



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**  
**ECOLOGÍA**

**ESTADO DE CONSERVACIÓN Y ESTRUCTURA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN**  
**BOSQUES SECUNDARIOS Y MADUROS DE UNA REGIÓN NEOTROPICAL**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**OMAR HERNANDEZ ORDOÑEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN**  
**ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**COMITÉ TUTORAL: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES**  
**INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**DR. JORGE ERNESTO SCHODOUBE FRIEDEWOLD**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN**  
**ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2015**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD**  
**ECOLOGÍA**

**ESTADO DE CONSERVACIÓN Y ESTRUCTURA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN**  
**BOSQUES SECUNDARIOS Y MADUROS DE UNA REGIÓN NEOTROPICAL**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**OMAR HERNANDEZ ORDOÑEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN**  
**ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**COMITÉ TUTORAL: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES**  
**INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**DR. JORGE ERNESTO SCHODOUBE FRIEDEWOLD**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN**  
**ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2015**

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

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en reunión ordinaria del Subcomité por Campo de Conocimiento (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas) del Posgrado en Ciencias Biológicas, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **Doctor en Ciencias** del alumno **Omar Hernández Ordóñez** con número de cuenta **96108949** con la tesis titulada: **"Estado de conservación y estructura de anfibios y reptiles en bosques secundarios y maduros de una región Neotropical"** bajo la dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**, Tutor Principal.-

Presidente: Dra. Julieta Benitez Malvido  
Vocal: Dr. Victor Arroyo Rodriguez  
Secretario: Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales  
Suplente: Dr. Eduardo Octavio Pineda Arredondo  
Suplente: Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de junio de 2015



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, la oportunidad de cursar el Doctorado en Ciencias Biológicas, así como el apoyo administrativo y económico por medio de PAEP para la asistencia a congresos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca brindada durante cuatro años para la realización de mis estudios. También se le agradece el financiamiento del proyecto Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO SEMARNAT-CONACYT 2002 C01-0597 y SEP-CONACYT CB-2005-01-510).

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (DGAPA), dentro del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), que financió el proyecto “Dinámica de bosques tropicales en ambientes naturales y transformados por actividades agropecuarias: exploración de principios de conservación de la biodiversidad”, PAPIIT-DGAPA, UNAM; financiamientos: IN-227210, IA-203111, IB-200812 y RR-280812).

Agradezco al Doctor Miguel Martínez Ramos, Dr. Jorge Schondube Friedewold y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, que como miembros de mi Comité Tutoral me acompañaron y asesoraron en el desarrollo de este trabajo.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A todos los trabajadores del campo y las ciudades del país que con su trabajo diario, la riqueza generada y sus impuestos sostienen a instituciones como la UNAM y el CONACYT.

A los estudiantes, trabajadores y académicos de la UNAM, que con su trabajo diario y visión crítica de la realidad, han mantenido y defendido en diferentes trincheras y momentos este proyecto, tan escaso pero tan necesario en México como el de la universidad pública, gratuita, científica y popular. Muy a pesar de la voces que pretenden silenciarla.

Agradezco el apoyo en todo el trabajo en campo de Gilberto Jamangape, Fermín Jamangape, Santos Jamangape, Antonio Jamangape, Pascual Jamangape, Manuel Jamangape, de la Comunidad de Loma Bonita, Selva Lacandona. Gracias por animarse a trabajar con uno de sus más grandes temores y por todas sus enseñanzas sobre el campo y convivencias a lo largo de todos estos años de trabajo.

Agradezco el apoyo y compromiso en el trabajo de campo de Martín Cervantes López, Regina Vega, Giovanni Russildi y Ricardo Bolaños.

Agradezco Rafael Lombera por todo su apoyo cada vez que lo necesité en campo, gracias por tus consejos y por dejarme trabajar en tu parcela.

Adriana González Hernández de la CNAR, por su apoyo incondicional en la identificación de los ejemplares colectados.

A los miembros de mi comité de Candidatura: Dra. Ella Vázquez Domínguez, Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Andrés García Aguayo, Dr. Luis Zambrano González y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales. Gracias por enriquecer este proyecto con sus observaciones.

A mi jurado: Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla, Dr. Eduardo Octavio Pineda Arredondo y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, gracias por sus observaciones y fortalecer mucho más esta tesis.

A Idea Wild que proporcionó equipos para la medición de temperatura y humedad, y geolocalización.

A Cleveland Metroparks a través de Zoo-Scott Neotropical Foundation, que apoyó parcialmente la fase final del proyecto de investigación.

Agradezco a mi asesor Miguel Martínez Ramos ocho años de asesoría académica, tu visión sobre la Ecología ha sido fundamental para que yo quiera seguir adelante en el camino de la generación y enseñanza del conocimiento. Muchas gracias Miguel, conciente e inconscientemente me formaste y me has dado las herramientas necesarias para seguir adelante.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, asesor de Licenciatura y miembro de mi comité tutorial de Maestría y Doctorado. Gracias por 13 años de asesoría y apoyo, gracias por apoyarme desde la CNAR, apoyarme durante mi candidatura y en esta última fase para la obtención del grado.

Al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez. Gracias por darme un espacio en tu laboratorio, por ser un buen amigo y un gran asesor y por dotarme de muchas herramientas en mi formación profesional.

Al Dr. Jorge Schodoube le agradezco seis años de asesoría, por aportar grandes ideas y darme la confianza necesaria y apoyo para terminar este proyecto

Al Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla, gracias por la confianza otorgada al compartir las clases en la ENES y por enseñarme tanto en tan poco tiempo.



Agradezco el apoyo técnico y administrativo en el IIES de el M.T.I. Heberto Ferreira, M.T.I. Alberto Valencia, Ing. Atzimba López, Dolores Rodríguez, Janik Equihua, Ileri Guzmán y Mariana Martínez.

Al M. en C. Jorge Rodríguez por el apoyo administrativo para poder salir al campo.

Agradezco a mis camaradas Mariana, Andrés y Héctor, el apoyo y paciencia. Y sobre todo los ideales compartidos.

A mis compañeros de los Laboratorios de Ecología de Paisajes Fragmentados, Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales y otros laboratorios, Martín, Giovanni, Alejandra, Carlos Muench, Juan Luis, Erika, Ana, Miriam, Emilia, Alejandro.

Agradezco el apoyo académico, las risas, los consejos y la confianza de mis amigos Diego Zarate, Carolina Santos y Leonardo Martínez.

Agradezco a Yaayé y a Ofelia el apoyarnos y alentarme en esta última etapa de escritura de la tesis.

A Verónica, Alfredo, Sofía, Omar y Ernesto, gracias por seguir conmigo y por hacer de la distancia algo relativo.

A mis tíos Jorge y Martín por ayudarme a conseguir el material y equipo para la realización de mi proyecto.

A mis eternos amigos de la Facultad de Ciencias Elia, Wendy, Vania, José León, Ricardo, Luis Arturo, Noé, Adriana, José Barrera, Margarita y Henry. Gracias por todo su apoyo y amistad.

## DEDICATORIAS

A mi hijo Félix Emiliano, gracias por llegar y gracias por sonreír.

A Citlalli y Carmen gracias por aparecer en el momento menos esperado, gracias por su apoyo y por dejarme entrar en sus vidas, esperando que este sea el principio de una bonita y larga historia.

A mis padres Norma y Félix y mi hermana Naye. Gracias por apoyarme en todas las decisiones que he tomado, por dejarme ser y no dejarme sólo.

A Camelia, Camilo, Mezcal, Chorrito, Kahela, Mia, Winnie, Luka, Flaca, Lula, Botas, Tomás y Rosco, por hacerme más humano, por seguirme y esperarme siempre con alegría, por toda la paciencia y amor que me han dado.

Nunca dejaré de admirar y respetar al bosque tropical húmedo, su vida, su verde, su azul y el reflejo innegable de millones de años de evolución.

Julio César Mondragón Fontes, Daniel Solís Gallardo, Yosivani Guerrero, Aldo Gutiérrez Solano, Abel García Hernández, Abelardo Vázquez Peniten, Adán Abrajan de la Cruz, Alexander Mora Venancio, Antonio Santana Maestro, Benjamín Ascencio Bautista, Bernardo Flores Alcaraz, Carlos Iván Ramírez Villarreal, Carlos Lorenzo Hernández Muñoz, César Manuel González Hernández, Christian Alfonso Rodríguez Telumbre, Christian Tomas Colon Garnica, Cutberto Ortiz Ramos, Dorian González Parral, Emiliano Alen Gaspar de la Cruz, Everardo Rodríguez Bello, Felipe Arnulfo Rosas, Giovanni Galindes Guerrero, Israel Caballero Sánchez, Israel Jacinto Lugardo, Jesús Jovany Rodríguez Tlatempa, Jonas Trujillo González, Jorge Álvarez Nava, Jorge Aníbal Cruz Mendoza, Jorge Antonio Tizapa Legideño, Jorge Luis González Parral, José Ángel Campos Cantor, José Ángel Navarrete González, José Eduardo Bartolo Tlatempa, José Luis Luna Torres, Jhosivani Guerrero de la Cruz, Julio César López Patolzin, Leonel Castro Abarca, Luis Ángel Abarca Carrillo, Luis Ángel Francisco Arzola, Magdalena Rubén Lauro Villegas, Marcial Pablo Baranda, Marco Antonio Gómez

Molina, Martín Getsemany Sánchez García, Mauricio Ortega Valerio, Miguel Ángel Hernández Martínez, Miguel Ángel Mendoza Zacarías, Saúl Bruno García.

**¡QUE NUNCA SE OLVIDEN SUS NOMBRES! ¡QUE NUNCA SE BORRE SU HISTORIA! ¡QUE SU  
PUEBLO LES HAGA JUSTICIA!  
¡VIVOS SE LOS LLEVARON VIVOS LOS QUEREMOS!**

## ÍNDICE

## Página

ÍNDICE DE FIGURAS.....	1-3
ÍNDICE DE CUADROS.....	4-7
RESUMEN.....	8-9
ABSTRACT.....	10-11
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	12-20
<b>CAPITULO 1</b>	
DISTRIBUTION AND CONSERVATION STATUS 1 OF AMPHIBIAN AND REPTILE SPECIES IN THE LACANDONA RAINFOREST, MEXICO: AN UPDATE AFTER 20 YEARS OF RESEARCH.....	21-46
<b>CAPITULO 2</b>	
RECOVERY OF AMPHIBIAN AND REPTILE ASSEMBLAGES OVER SECONDARY FOREST SUCCESSION IN A TROPICAL RAINFOREST REGION.....	47-71
<b>CAPITULO 3</b>	
IMPORTANCIA DE LOS ARROYOS PARA LA CONSERVACIÓN DE LOS ENSAMBLES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN UN PAISAJE TROPICAL HÚMEDO MODIFICADO.....	72-115
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	116-124
<b>BIBLIOGRAFÍA GENERAL</b> .....	125-136
<b>ANEXO I</b>	
NEW RECORDS AND RANGE EXTENSIONS OF AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE LACANDONA RAINFOREST, MEXICO.....	137-149

**ANEXO II**

FIRST RECORD OF THE MOUNTAIN CAECILAN *GYMNOPIS SYNTREMA* (AMPHIBIA:  
GYMNOPHIONA: CAECILIIDAE) IN MEXICO.....150-155

## ÍNDICE DE FIGURAS

### *CAPÍTULO I*

Figure 1. Location of the Lacandona region (1) within the Mayan Forest (yellow square), indicating mayor Mayan Forest regions as nominated in each country (Belize, Guatemala, and Mexico). Country limits (in red), province limits (in blue) and main Natural Protected Areas (in green).....25

Figure 2. Location of previous (circles) and new (squares) amphibian and reptile collecting sites within the Lacandona region. Forested areas are in gray and non-forested areas are in white.

Figure 3. Percentage of shared species (Jaccard index) of amphibians and reptiles between different tropical forests in southeastern Mexico and the Guatemala Mayan Forest.....26

### *CAPÍTULO II*

Figure 1. Study site location in southeastern Mexico. (A) Selva Lacandona study area. (B) Location of the study sites; forested areas are in gray and non-forested areas in white; and dotted lines enclose natural protected areas. (C) Symbols correspond to sites in different fallow age categories: 1–2 yr, squares; 4–7 yr, triangles; 9–14 yr, circles; 17–23 yr, hexagons; and old growth forest, rhombus. (D) Transect design on each secondary forest site.....49

Figure 2. Successional trajectories of different assemblage attributes of amphibians and reptiles in abandoned cornfields in southeastern Mexico. Assemblage size: (A) amphibians, (B) reptiles. Species richness: (C) amphibians, (D) reptiles. Species diversity (1D, Shannon exponential): (E) amphibians, (F) reptiles. White dots indicate mean values for old-growth forest (OGF) sites and vertical lines one standard error. Significant (\* $P < 0.05$ ) adjusted general linear models are indicated by continuous curves, and  $r^2$  and  $P$  values are shown inset; when neither model was significant, the overall mean value is indicated as a dashed horizontal line.....53

Figure 3. Species-rank abundance curves for (A) amphibian and (B) reptile assemblages, along five successional categories of abandoned cornfields and old-growth forest sites in southeastern Mexico. Symbols correspond to sites in different fallow age categories: rhombus, 1–2 yr; squares, 4–7 yr; triangles, 9–14 yr; asterisks, 17–23 yr; and circles, old-growth forest. Numbers correspond to amphibian species and letters to reptile species; the species name for each code is indicated in Appendix S3. Dashed lines correspond to adjusted regression models, exponential for amphibian assemblages and power ( $\log_{10}$ - $\log_{10}$ ) for reptile assemblages.....55

Figure 4. Non-metric multidimensional scaling ordination of chronosequence sites for (A) amphibian and (B) reptile assemblages from southeastern Mexico. Symbols represent sites in different fallow age categories resulting from a multi-response permutation procedure analysis: for amphibians, White dots (1–7 yr); gridded circles (9–14 yr); gray dots (17–23 yr); and black dots (OGF). For reptiles, white dots (1–2 yr); gray dots (9–23 yr); and black dots (OGF sites).....55

*CAPÍTULO III*

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio; en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México los sitios en donde se llevo acabo el muestreos. Los sitios con bosques secundarios intermedios se indican con círculos, los fragmentos de bosque maduro con triángulos y los sitios dentro del continuo de bosque (REBIMA) con rombos.....109

Figura 2. Relaciones entre la distancia al arroyo y los atributos del ensamble. a) Riqueza en anfibios; b) Riqueza de Reptiles; c) Número de individuos en anfibios y d) Número de individuos reptiles.....110

Figura 3. Relaciones entre la distancia al arroyo y los atributos del ensamble, a) Diversidad en anfibios; b) Diversidad de Reptiles; c) Similitud de especies (Sørensen) de anfibios y d) Similitud de especies (Sørensen) de reptiles.....111

Figura 4. Curvas de Rango Abundancia (CRA), para anfibios; a) Bosques secundarios intermedios; b) Fragmentos de bosque maduro; c) Bosque maduro continuo.....112

Figura 5. Curvas de Rango Abundancia (CRA), para reptiles; a) Bosques secundarios intermedios; b) Fragmentos de bosque maduro; c) Bosque maduro continuo.....113

#### ANEXO I

Figure 1. Location of previous and new records of amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest, Mexico.....143

#### ANEXO II

Figure 1. Distribution map of *Gymnopsis syntrema* based upon reported specimens. Belize: (a) Chiquibul, Cayo. Guatemala: (b) Sierra de Chinajá, Alta Verapaz; (c) Chisec, Alta Verapaz; (d) Finca El Volcán, Alta Verapaz; (e, f) Finca Semuc, Sierra de Santa Cruz, El Estor, Izabal; (g) Chichipate, Izabal; (h) Sierra de las Minas, Izabal; (i) Los Amates, Izabal (j); Sierra de Merendón (possibly Chiquimula). México: (k) Ocosingo, Chiapas.....153

Figure 2. Specimen CNAR-IBH 26015, first finding of the caecilian *Gymnopsis syntrema* in Mexico from Ruinas at the Montes Azules Biosphere Reserve, Municipality of Ocosingo, Chiapas, southern Mexico (16°06'35.21" N, 91°00'59.10" W; 300 m elev.).....154



## ÍNDICE DE CUADROS

### *CAPÍTULO I*

Table 1. Number of species of amphibians and reptiles in different protected tropical regions from Mexico (M) and Guatemala (G).....27

Table 2. Additional species that have been suggested to be present in the Lacandona rainforest, Mexico, based on previous studies.....28

Appendix 1. Updated list of the amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest, Mexico.....39-46

### *CAPÍTULO II*

Table 1. Species richness components of amphibian and reptile assemblages recorded along a chronosequence of secondary forest and old-growth forest sites in southeastern Mexico. Data are shown for four secondary successional categories (years) and old-growth forest (OGF) sites. Additionally, grouped data for all secondary forest (SF) and OGF sites are provided. In the ‘Species observed’ column, species richness rarified to the same sample size (N = 146 for amphibians and N = 400 for reptiles) in both forest types is shown. Confidence intervals (in parenthesis) are shown only for SF, which had a higher sample size than that used for rarefaction.....52

Table 2. Recovery times for assemblage attributes of amphibian and reptile assemblages predicted by general linear models adjusted to chronosequence data obtained in Marqués de Comillas, southeastern Mexico. For each attribute, the best model and the corresponding parameter values are provided. The regression coefficient ( $r^2$ ), F (for species diversity) or  $x^2$  (for assemblage size and species richness) values and their significance level (P) are also provided. Recovery time was estimated by solving for age in the equation models, considering the mean value of that attribute recorded in old-growth forest sites (OGF). The standard error (SE) of this mean is also provided. Estimated values are for 700 m<sup>2</sup>, considering a sampling effort of 80 h per person.....54

Appendix S1. Summary of environmental and vegetation characteristic mean values recorded in the 15 study sites at southeastern Mexico. Sites from PA to H17b are secondary forests while S1, LO, and RU corresponds to old-growth forest (OGF). a = Fallow age (years), b = patch area (hectares), c = minimum humidity (%), d = maximum temperature, e = minimum temperature, f = percentage of the ground area covered by graminoids and herbaceous creepers, g = percentage of forest floor covered by litterfall, h = number of non-woody plants per 4 m<sup>2</sup>, i = number of woody stems (> 50 cm height) with DBH (diameter at breast height in centimeters) < 3.0 cm per 4 m<sup>2</sup>, j = number of woody stems DBH = 3.1-30 cm per 4 m<sup>2</sup>, k = number of woody stems DBH > 30 cm in 4 m<sup>2</sup>, l = presence of streams, m = distance to streams (m), n = presence of ponds, o = distance to ponds (m), p = distance to nearest old-growth forest remnant.....61

Appendix S3. Abundance (number of individuals in 0.21 ha/240 person-hours) for each species of amphibians and reptiles recorded in four secondary successional categories (years, y) and in old-growth forest (OGF) sites in southeastern Mexico. Column “Code” shows the number or letters assigned to each amphibian and reptile species, respectively.....64-66

Appendix S4. Spearman rank correlation values resulting from pairwise comparisons between: I) assemblage attributes of amphibians (a) and reptiles (b) and PCA score axes, and II) site environmental characteristics and PCA score axes. NWP = abundance of ferns, palms, aroids, WP1 = abundance of woody stems > 50 cm height but < 3.0 cm DBH, WP2 = abundance of woody stems 3.1 – 30 cm DBH, WP3 = abundance of woody stems > 30 cm DBH; \* =  $P < 0.05$ , \*\* =  $P < 0.01$ , \*\*\* =  $P < 0.001$ .....67

Appendix S5. Studies evaluating changes in the assemblage attributes and composition of amphibians and reptiles in tropical secondary (SF) and old-growth (OGF) forests. For each study, the following is indicated: country, forest type (TRF = tropical rain forest, STF = seasonal tropical forest, TDF = tropical dry forest), land use previous to field abandonment, years after field abandonment (fallow age) and abundance, number of species per unit area and similarity (percent of species present in old-growth forest recorded in the older secondary forest) for a given amphibian or reptile group. Secondary forest values correspond to the older secondary forest site reported in each study.....68-70

### *CAPÍTULO III*

Tabla 1. Características los sitios. La edad calculada fue proporcionada por los dueños (van Breugel et al. 2006) y el área se calculó georeferenciando varios los puntos periféricos y plasmándolos en Google Earth. Previo a la selección de los arroyos se recorrieron los sitios y sus alrededores para caracterizar el tipo la vegetación y manejo agropecuario. A lo largo de 70 metros se tomó el ancho cada 10 metros y se calculó el promedio del ancho de cada arroyo....102

Tabla 2. Atributos de los ensambles (riqueza y número de individuos) de anfibios y reptiles registrados en los diferentes los diferentes elementos del paisaje a través del gradiente de distancia al arroyo en la región de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, México. De los nueve sitios tres dentro de cada categoría (BSI, FBM y CBM), se establecieron cinco categorías de distancia; se compararon las diferentes categorías de distancias, con un modelo lineal generalizado, el número de individuos y el número de especies.....103-104

Tabla 3. Resultados del Análisis de Covarianza que muestran el efecto de la distancia al arroyo (Log distancia) y el elemento del paisaje (EP) sobre diferentes atributos de ensamblajes de anfibios y reptiles en la región de la Selva Lacandona, sureste de México. Solamente se muestran los factores que fueron significativos (  $P < 0.05$ ), así como la proporción total de la variación explicada por estos factores (Suma de  $r^2$ ).....105-106

Tabla 4. Resultados del Análisis de Covarianza que muestran el efecto de la categoría de distancia a los arroyos y el tipo de elemento del paisaje sobre la equitatividad en la abundancia de especies de ensambles de anfibios y reptiles en la región de la Selva Lacandona, sureste de México. EP indica los tres elementos del paisaje estudiados (BSI, FBM, CBM), CD corresponde a las cinco categorías de distancia (2.5 m intervalo: 0-5m, 17.5 m intervalo:15-20m, 32.5 m intervalo: 30-35m y 62.5 m intervalo:60-65m ) a los arroyos. Rango es una escala ordinal que indica la posición jerárquica en abundancia que ocupan las especies, siendo 1 la especie más abundante, 2 la que sigue en abundancia y así sucesivamente, en el ensamble encontrado en una categoría de distancia y un elemento del paisaje. En la tabla solamente se indican las variables e sus interacciones que fueron significativas ( $P < 0.05$ ); además se indica el total de la varianza explicada por las variables significativas (Suma de  $r^2$ ). Diferencias en equitatividad se indican por una interacción significativa entre CD y Rango y entre EP y Rango.....107

*ANEXO I*

Table 1. Updated list of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico.....140-142

## RESUMEN

Entender cómo se estructuran los ensamblajes de especies es uno de los principales objetivos de la ecología de comunidades. Este entendimiento ha cobrado crucial relevancia en las últimas décadas, con la rápida alteración de los ecosistemas que han modificando la estructura y composición de los ensamblajes de especies a nivel global. Por tanto, si queremos conservar y mantener dicha biodiversidad a largo plazo, necesitamos entender cómo responden los ensamblajes de especies a los disturbios antropogénicos. La construcción de este conocimiento es particularmente necesaria para la mayoría de bosques tropicales húmedos, no sólo porque son los ecosistemas terrestres más diversos del mundo, sino porque también son unos de los ecosistemas más deforestados y fragmentados. Además, este conocimiento debe ser mejorado para grupos con importancia ecológica, pero poco conocidos, como los anfibios y reptiles. Ambos grupos tienen diversas funciones ecológicas (e.g. ciclo de nutrientes, polinización etc.) Además tienen un alto porcentaje de especies amenazadas debido a factores directos tales como pérdida y modificación del hábitat, contaminación, introducción de especies exóticas y enfermedades emergentes. En paisajes tropicales húmedos modificados por actividades humanas los fragmentos de bosque, bosques secundarios y la presencia de cuerpos de agua pueden servir como elementos del paisaje que permita la sobrevivencia, refugio, alimentación y reproducción de anfibios y reptiles. Es necesario el saber tanto el número de especies como la identidad de las mismas de una región de estudio, esto es esencial para los estudios ecológicos y biología de la conservación. La selva Lacandona es la porción más grande de bosque tropical lluvioso de Mesoamérica; desafortunadamente hay un vacío de información sobre la composición de especies, el estado de conservación y el efecto del cambio de uso de suelo sobre los anfibios y reptiles. En esta tesis se actualizó el listado de especies de la región (35 especies de anfibios y 90 especies de reptiles), y se revisó el estado de conservación de ambos grupos a partir de la Lista Roja (IUCN) y la NOM-059. Encontramos que el 10.1% para la IUCN y el 20% para NOM-059 de las especies se encuentran dentro de una categoría en riesgo. Nueve especies de anfibios y dos de reptiles son endémicos para la Selva Maya (desde la Selva Lacandona, México hasta la Montañas Mayas, Belice). La selva Lacandona comparte el cincuenta por ciento de las especies de anfibios y reptiles con otras regiones tropicales húmedas de México,

son diferentes a las de otras selvas tropicales del sureste mexicano, pero esta región comparte el 80% de las especies de la región del Petén en Guatemala. Además evaluamos la importancia de bosques secundarios y la presencia de arroyos para la conservación de anfibios y reptiles en un paisaje tropical modificado. Analizamos los cambios en los atributos de los ensamblajes en 12 bosques secundarios con una edad de abandono de 1 a 23 años de abandono. En anfibios los valores de riqueza de especies, tamaño del ensamblaje y diversidad ( $^1D$ ), se incrementaron rápidamente con la edad de los bosques secundarios, pero la composición y la estructura del ensamblaje de los bosques secundarios difirió significativamente a la de los bosques maduros. Por tanto, el tiempo de recuperación de la composición de especies de anfibios debe ser mayor a 23 años. La riqueza de especies y tamaño del ensamblaje en los bosques secundarios no varió significativamente a la de los bosques maduros, y la composición de especies y estructura del ensamblaje en los bosques secundarios de 23 años fueron muy similares a los ensamblajes en bosques maduros. Evaluando la presencia de arroyos, establecimos un gradiente de distancia al arroyo (2.5-62.5 m). Medimos atributos del ensamblaje como abundancia, riqueza, diversidad y composición de especies en tres diferentes elementos del paisaje (bosques secundarios intermedios, fragmentos de bosque remanente y continuo de bosque maduro). Para los anfibios, la riqueza de especies, abundancia y diversidad documentamos un aumento significativo en sitios cercanos a los arroyos. En reptiles, la riqueza de especies y la abundancia aumentó cerca de los arroyos, pero los valores en diversidad no difirieron entre rangos de distancia. En ambos grupos se registraron cambios en composición de especies, principalmente entre la distancia más cercana a los arroyos (2.5 m) y las demás distancias, por lo que muchas especies parecen ser exclusivas (o mostrar una mayor preferencia) por sitios cercanos a los arroyos. Nuestros resultados indican que en paisajes modificados, los bosques secundarios podrían servir para recuperar algunos atributos de los ensamblajes de anfibios y reptiles. La protección de fragmentos de bosque remanente y bosques secundarios con la presencia de arroyos es crucial para mantener la diversidad de estos dos grupos.

## ABSTRACT

Understanding how species assemblages are structured is one of the main goals of community ecology. This understanding has become crucial importance in the recent decades, with the rapid disruption of ecosystems that had been changed the assemblage structure and species composition globally. Therefore, if we want to preserve and maintain the biodiversity on a long term way and its functions, we need to understand how assemblages respond to anthropogenic disturbances. The construction of this knowledge is particularly necessary for moist tropical forests, not only because they are the most diverse terrestrial ecosystems in the world, also because they are one of the most deforested and fragmented ecosystems. Furthermore, this knowledge must be improved for groups with ecological importance, but little known, such as amphibians and reptiles. Both groups have important ecological functions (e.g. nutrient cycling, pollination etc.). Also amphibians and reptiles have a high proportion of threatened species because direct factors such as land use change, pollution, alien species and emerging diseases. In tropical rainforests landscapes modified by human activities, fragments, secondary forests and the presence of water bodies, can serve as elements that allow the survival, refuge, feeding and reproduction of amphibians and reptiles. It is necessary to know the species number and all species identity of a study region; this is essential for ecological studies and conservation biology. Lacandona rainforest is one the largest tropical rain forest portion Mesoamerica; unfortunately there is an information gap on species composition, conservation status and the effect of land use change on amphibians and reptiles. In this thesis we updated the species list for the region (35 amphibians species and 90 reptiles species), and we reviewed the conservation status of the species based on the IUCN-Red List (IUCN 2015) and NOM-059. We found that 10.1% from IUCN and 20% from NOM-059 of herpetofaunal species are in a risk category. Nine species of amphibians and two reptiles are endemic for the Selva Maya (from Lacandona rainforest, Mexico to the Maya Mountains, Belize). Lacandona rainforest share the fifty percent of amphibian and reptile species with other tropical humid regions in Mexico, but this region share at least the 80% of the species with the Petén in Guatemala region. Also were evaluated the importance for the conservation of secondary forests and the presence of streams in a modified tropical landscape. We analyzed changes in assemblage attributes in 12 secondary forests with a

fallow age from 1 to 23 years, where we used the chronosequence method. For amphibians, species richness, assemblage density and diversity ( ${}^1D$ ) values increased rapidly with the fallow age, but species composition and assemblage size differs from that of old growth forests. Therefore, the recovery time of the composition of amphibian species should be greater than 23 years. Species richness and assemblage size in reptiles did not differ significantly from that of old growth forests, and species composition and assemblage structure in secondary forests of 23 years were similar to old growth forests. Assessing the importance of streams, we established a distance gradient to the stream (2.5-62.5 m). We measured assemblage attributes as abundance, richness, diversity and species composition in three different landscape elements (intermediate secondary forest, old growth forest fragment, and old growth forest continuous). For amphibians, species richness, abundance and diversity we documented a significantly increased in the nearest transects to the stream. In reptiles, only species richness and abundance increased near streams, but diversity values did not differ between stream distances. In both groups we found changes on species composition, mainly between the nearest distance to streams (2.5 m) and the other distances, so many species appear to be unique (or show a greater preference) from those sites. Our results indicate that in modified tropical landscapes, secondary forests could be used to recover some amphibians and reptiles assemblage attributes. The conservation of old growth forest fragments and secondary forests with the presence of streams is crucial to maintaining the diversity of these two groups.



# Introducción general

Uno de los objetivos principales de la ecología de comunidades es entender cómo se estructuran los ensambles de especies dentro de los ecosistemas, y explicar los patrones y procesos que conllevan a la estructuración de un determinado grupo de especies en determinado tiempo y espacio (Losos 1996, Temperton et al. 2004). Además, es importante entender cómo las especies responden a la variación ambiental a través del espacio (MacArthur 1984).

Las Reglas de Ensamblaje sirven para predecir la presencia y abundancia un conjunto de especies dentro un determinado hábitat a partir de un grupo de especies potenciales (Hobbs y Norton 2004, Keddy 1992). El conjunto de especies que comparten un hábitat está determinado en gran parte por los “filtros ecológicos”; es decir, por los factores que permiten que un conjunto de especies (del grupo total de especies posibles) se adapte a las condiciones abióticas y/o bióticas de dicho hábitat (Hobbs y Norton 2004, Weiher y Keddy 2001). Así, los filtros ecológicos son factores que limitan la llegada, establecimiento, persistencia y reproducción de las especies, incluyendo factores abióticos (e.g. clima, sustrato y estructuración del paisaje) y bióticos (e.g. interacciones bióticas como competencia, interacciones tróficas, mutualismo, etc.). En este aspecto el que una especie desaparezca o no haya podido colonizar un hábitat determinado, se debe a que esta carecía de la combinación de atributos funcionales que le permitirían la supervivencia en ese lugar (Hobbs y Norton 2004, Keddy 1992, Violle et al. 2007).

En este sentido y considerando la actual crisis de pérdida de diversidad que generan las actividades antrópicas (Myers y Knoll 2001), entender cómo se estructuran las comunidades bióticas y qué factores operan sobre su dinámica, a partir de una perturbación, es una tarea de investigación necesaria y urgente para la conservación y restauración de la biota afectada por las actividades humanas (Cavender-Bares et al. 2009, Chazdon et al. 2009a).

El cambio de uso del suelo por actividades agropecuarias ha provocado la pérdida de gran parte de la cobertura original de las selvas tropicales húmedas y como consecuencia directa la desaparición de la biodiversidad (Aide et al. 2013, Fahrig 2003, Laurance et al. 2002, Prugh et al. 2008, Sala et al. 2000). Por esta razón, gran parte los paisajes tropicales previamente cubiertos por extensas áreas de bosques, son transformados a mosaicos en donde se mezclan sistemas agropecuarios (e.g. pastizales ganaderos, cultivos forestales, monocultivos), fragmentos de

bosque maduros y bosques secundarios con diferentes edades de abandono (De Jong et al. 2000, García-Barrios et al. 2009).

Estas alteraciones de origen antrópico generan paisajes con una configuración distinta a la de los paisajes originales, y por ende con condiciones bióticas y abióticas, e impone nuevas condiciones, tales como la disponibilidad de hábitat y recursos (Dunning et al 1992, Tschardt et al. 2012). Por lo que modificación de condiciones generan ambientes distintos y modifican las interacciones bióticas de las especies y por lo tanto se establecen nuevos filtros ambientales que afectan directamente la sobrevivencia de las mismas. Y dependiendo de los atributos funcionales de las especies estas tendrán diferentes estrategias de responder a la nueva configuración del paisaje y utilizar nuevos elementos del paisaje para su sobrevivencia (Dunning et al 1992).

En el caso de la fragmentación del hábitat causada por el cambio de uso de suelo, las nuevas condiciones ambientales, ocasionan que especies tolerantes a la matriz, adaptadas al disturbio y especies con requerimientos de área pequeña a ser dominadas a lo largo (Laurance et al 2002), la cercanía a los bosques conservados permite es importante para muchas poblaciones y comunidades (Laurence et al. 2013).

Muchas regiones del mundo han sido poco estudiadas, a pesar de la altas tasas de cambio de uso de suelo en regiones tropicales húmedas (Malhi et al. 2014), los inventarios de especies de estas regiones están incompletos. El tener conocimiento de la identidad y del registro de la mayoría de las especies dentro de una región, así como de la distribución geográfica de las mismas, es esencial para los estudios ecológicos y biología de la conservación (Mace 2004, Gotelli 2011).

Los bosques tropicales húmedos son los biomas terrestres más diversos del planeta (Gentry 1992, Wilson 1988); aunque este bioma cubre sólo el 7% de la superficie terrestre. Este bioma presenta una de la mayores tasas de deforestación (FAO 2011), originado principalmente por actividades antropogénicas como ganadería y agricultura (Hansen et al. 2013, Malhi et al, 2014). La diversidad de los bosques tropicales en Mesoamérica es considerada una de las más altas e importantes del mundo (Brooks et al. 2002, Myers et al. 2000). Dentro de este contexto durante las últimas décadas, se han reportado disminuciones en la tasa neta de pérdida de bosques tropicales húmedos para algunos países, tales como México, Costa Rica, Panamá y

Puerto Rico (Aide et al. 2013, FAO 2011). Aunque los procesos de reforestación y deforestación varía entre países, regiones y ecosistemas de Mesoamérica, el cambio neto de cobertura forestal entre 2001 y 2010 fue negativo, con pérdidas anuales de más de 500 km<sup>2</sup> (Aide et al. 2013).

La diversidad de especies de anfibios y reptiles en los bosques tropicales húmedos es muy alta (Duellman 1999, Gentry 1992, Vitt y Caldwell 2009). Esto se debe a los altos niveles de precipitación, estabilidad climática y heterogeneidad del microhábitats que están presentes en estos ecosistemas (Duellman 1999). En algunas regiones tropicales del mundo los niveles de endemismo en algunas familias de anfibios y reptiles son altos, inclusive llegando a ser considerados como centro de origen y diversificación de muchas familias. El Neotrópico es considerado centro de diversificación de familias de anfibios como Craugastoridae y Brachycephalidae (Terrana), Dendrobatidae y Plethodontidae, y en el caso de reptiles, las lagartijas del género *Anolis* (Hedges et al. 2008, Poe 2004, Wake y Lynch 1976).

La pérdida de hábitat es la principal amenaza para la diversidad de anfibios y reptiles (Böhm et al. 2013, Stuart 2008). De hecho, estos dos grupos son considerados los vertebrados terrestres más amenazados a nivel mundial (Böhm et al. 2013, Stuart 2008), ya que son muy sensibles a las alteraciones de su hábitat (Böhm et al. 2013, Stuart 2008). Esta elevada susceptibilidad se ha relacionado a que son animales ectotérmicos, por lo que su conducta y rendimiento dependen directamente de las condiciones ambientales (Huey 1991, Owen 1989, Vitt y Caldwell 2009). Ambos grupos, a diferencia de la mayoría de aves y mamíferos, no tienen una alta movilidad espacial (Gibbons et al. 2000) y debido a sus tamaños pequeños, estos grupos son muy sensibles a las alteraciones ambientales a escalas locales.

En el caso de los anfibios el 30% de las especies descritas en todo el mundo se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo (Stuart 2008); y para los reptiles de 1500 especies evaluadas a nivel mundial, el 20% están amenazadas (Böhm et al. 2013, Stuart 2008).

La modificación de paisajes tropicales húmedos por las actividades humanas tienen como consecuencia directa la pérdida y/o modificación del hábitat (e.g. tala selectiva, fuego, contaminación, deforestación y fragmentación); en este caso, la diversidad y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles se han visto afectados considerablemente (Gardner et al. 2007). Esta modificación de los paisajes tropicales húmedos ha ocasionado en muchos casos la

extinción local e incluso regional de algunas poblaciones, al modificarse las condiciones ambientales del hábitat y al disminuir la cantidad de hábitat disponible (Cushman 2006, Gardner et al. 2007). En los paisajes fragmentados, el aislamiento y la pérdida del hábitat, la tendencia es que ocurra una declinación en el número de especies a lo largo del tiempo (Gardner et al. 2007); además del aislamiento y alteración de las poblaciones de algunas especies (Caldwell et al. 1991, Tocher et al. 1997). Inclusive se ha registrado un incremento en el parasitismo de algunas especies de anfibios relacionado con la modificación del paisaje (McKenzie 2007).

La persistencia de los fragmentos de bosque, bosques secundarios y la presencia de arroyos dentro de estos son importantes para conservar la diversidad herpetofaunística en paisajes por las actividades humanas. Los fragmentos de bosque maduro y los bosques secundarios juegan un papel importante para la conservación de anfibios y reptiles (Chazdon et al. 2009a, Fahrig 2003, Vallan 2000). Por lo que la persistencia de los mismos en paisajes modificados son cruciales para conservar la diversidad herpetofaunística en regiones tropicales. Estos elementos del paisaje poseen características ambientales y diversidad de microhábitats que pueden ser importantes para la supervivencia de especies que son sensibles a severas perturbaciones antrópicas (Bell y Donnelly 2006, Cabrera-Guzmán y Reynoso 2012, Lehtinen et al. 2003, Pineda y Halfpter 2004). Existe evidencia de que la abundancia, riqueza y diversidad de especies, así como los grupos funcionales y/o taxonómicos de anfibios y reptiles se reducen bajo el efecto de la fragmentación del paisaje por actividades agropecuarias (Laurance et al. 2002, Pineda y Halfpter 2004, Urbina-Cardona et al. 2006). Características como el tamaño de fragmento y la distancia al borde en los mismos pueden tener un efecto positivo sobre la biodiversidad de anfibios y reptiles en paisajes fragmentados (Bell y Donnelly 2006, Cabrera-Guzmán y Reynoso 2012, Vallan 2000). Sin embargo, en algunos casos se ha registrado que los bordes y la matriz que rodea a los fragmentos de bosque pueden tener efectos negativos sobre algunos atributos de los ensambles (riqueza y abundancia; Gascon et al. 1999, Suazo-Ortuño et al. 2008, Santos-Barrera y Urbina-Cardona 2011).

En el caso de los bosques secundarios la edad de abandono es el principal factor que influye positivamente sobre la recuperación de los ensambles de anfibios y reptiles (Dunn 2004). La edad de los bosques secundarios influye directamente sobre la estructura de la vegetación y

por ende determina las características micro-ambientales de los mismos (Chazdon et al. 2007, van Breugel et al. 2006). Estudios de cronosecuencias de bosques secundarios han sugerido que se requieren entre 20 y 40 años para que las comunidades de anfibios y/o reptiles alcancen una estructura y composición semejante al de los bosques maduros (Dunn 2004, Pawar et al. 2004). Estas tendencias contrastan con el estudio dinámico realizado en Puerto Rico, por Ríos-López y Aide (2007) se documentó un rápido aumento del número de especies de herpetofauna durante los primeros trece meses de regeneración de un pastizal abandonado y reforestado con plantas nativas. La estructura de la comunidad vegetal, la historia del uso del suelo, el tiempo de abandono, el origen biogeográfico de las especies y la configuración de la matriz (e.g. proporción de bosque remanente y campos agropecuarios), son factores importantes que afectan la estructura y composición de los ensambles de anfibios y reptiles en los bosques secundarios (Glor et al. 2001, Heinen 1992, Kanowski et al. 2006, Rios-López y Aide 2007). Hace falta generar información sobre el tiempo de recuperación de los atributos de los ensambles y la composición de especies durante el proceso de sucesión secundaria vegetal y evaluar los cambios en la estructura de los ensambles a través del tiempo de sucesión.

Los arroyos forman parte importante de los ecosistemas y tienen efectos importantes en la formación y estabilidad del hábitat (Dudgeon 2011), contribuyendo de forma positiva a la vegetación ribereña, la geomorfología, el microclima y en la diversidad de especies y funciones ecológicas de las mismas, las cuales son condiciones importantes para el desarrollo de vida de muchas especies de vertebrados (Dudgeon 2011, Naiman et al. 1993). Estos juegan un rol importante para el mantenimiento de la integridad del ecosistema (Dudgeon 2011); además, la vegetación que rodea los arroyos son hábitat núcleo para muchas especies semiacuáticas (Semlitsch y Bodie 2003) y pueden albergar una mayor riqueza de especies y abundancia, que cualquier otro tipo de hábitat (Dudgeon 2011, Sabo et al. 2005, Vallan 2000).

La mayoría de las especies de anfibios y algunas de reptiles requieren estar cerca de los arroyos o de cuerpos de agua en algún ciclo de su vida, o para la obtención de su alimento (Bodie 2001, Brode y Bury 1984, Rodríguez-Mendoza y Pineda 2010, Suazo-Ortuño et al. 2008); también por tener condiciones idóneas para la reproducción de varias especies de anuros

(Eterovick y Barata 2009, Haddad y Sawaya 2000, Haddad y Prado 2005). La presencia de cuerpos de agua dentro de paisajes tropicales modificados y su influencia sobre la biodiversidad de anfibios y reptiles ha sido poco evaluada. Sin embargo, se sabe que en paisajes fragmentados los fragmentos ribereños inmersos en una matriz de campos ganaderos, pueden mantener la misma riqueza y estructura del ensamble similar a la de fragmentos más grandes y de forma regular (Rodríguez-Mendoza y Pineda 2010). Vallan (2000) menciona que el 80% de las especies en fragmentos de bosque tropicales de Madagascar se encuentran entre 0 y 10 m del arroyo. Durante el período de sequía en bosques tropicales estacionales la presencia de arroyos es crucial para el mantenimiento de la diversidad de anuros, lagartijas y serpientes bosques perturbados por actividades humanas (Suazo-Ortuño et al. 2011).

En México de la extensión original de selvas húmedas (18 millones de hectáreas), para el 2002 sólo persistía el 17.5%; del cual el 33.3% era vegetación conservada y el 65.7% restante constituía a vegetación secundaria con diferentes grados de perturbación (Challenger y Soberón 2010). De hecho, los bosques húmedos mexicanos mostraron una pérdida neta de 7647 km<sup>2</sup> entre 2001 y 2010 (Aide et al. 2013). La porción mexicana de la región Lacandona se localiza en el sureste del estado de Chiapas. Es la porción noroeste de lo que se denomina la Selva Maya (Centro-Sur de la península de Yucatán, El Péten en Guatemala y las Montañas Mayas en Belice; Rodstrom et al. 1999). La selva Lacandona es la porción de bosque tropical húmedo más extensa de México, y uno de los relictos de selva húmeda más importantes de Mesoamérica (Dirzo y Robles Gil 1994). A pesar de que grandes porciones de bosque han sido establecidas como reserva (Parque Nacional Palenque con 1771.95 ha; Monumento Natural Yaxchilán con 2632 ha; Reserva de Biósfera Montes Azules con 331000 ha; Reserva de la Biosfera Lacantún con 61874 ha; Reserva Comunal Sierra La Cojolita con 42000 ha). Esta región ha sufrido una alta tasa de deforestación; por ejemplo entre 1990-2010, en la región de Marqués de Comillas (porción sureste de la región) la a tasa anual de pérdida de bosque fue del 2.1% (De Jong et al. 2000). Finalmente fuera de las áreas protegidas solamente queda 40% del bosque remanente (Couturier et al. 2012, De Jong et al. 2000). Desafortunadamente las presiones antrópicas sobre el bosque remanente continúan en la región Lacandona, principalmente por actividades pecuarias y el cultivo de palma africana (Couturier et al. 2012).

Los anfibios y reptiles ocupan el quinto y segundo lugar de la riqueza de especies a nivel mundial respectivamente (Parra-Olea et al. 2014, Flores-Villela y García-Vázquez 2014). Además, un 60% de las especies de anfibios (Flores-Villela 1993) y el 57.1% para reptiles son endémicas el para México (Flores-Villela y García-Vázquez 2014). A pesar del nivel bajo de endemismo de estos grupos para los bosques tropicales húmedos en México, este tipo de ecosistemas presentan altos niveles de riqueza de especies (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006), y regiones como la región Lacandona, Los Tuxtlas, La Sierra Madre del Sur de Chiapas, el Sur de Veracruz y Norte de Oaxaca de son considerados como sitios de extrema prioridad para la conservación de anfibios y reptiles (CONABIO CONANP TNC PRONATURA FCF U 2007). En México desafortunadamente, el 58% de las especies de anfibios son consideradas dentro de alguna categoría en riesgo; además existen pocos trabajos formales demográficos y genéticos que señalen las tendencias poblacionales de los anfibios mexicanos (Frías-Álvarez et al. 2010), en el caso de los reptiles existe poca información sobre el estado de conservación de las especies en México.

Partiendo de que más de un 75% de los ecosistemas han sido modificados por actividades humanas (Ellis et al. 2010) y la necesidad de tener el listado completo de las especies que hay en la región (Gotelli 2011), además estatus de conservación de las mismas; en el presente trabajo se evaluó la importancia de los bosques secundarios para la conservación y la presencia de arroyos, para el mantenimiento de la diversidad de anfibios y reptiles en paisajes modificados por actividades agropecuarias, en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México. La tesis incluye cinco capítulos y dos anexos. En el Capítulo 1 se presenta un análisis sobre el estado de conservación y principales amenazas de especies de anfibios y reptiles de la región Lacandona. Además se indica la importancia sobre la generación de más estudios ecológicos y la importancia para conservación de estos dos grupos en la Selva Lacandona, la Selva Maya (México, Belice y Guatemala). Finalmente, se presentan perspectivas de investigación y conservación de anfibios y reptiles en paisajes transformados por actividades humanas.

En el Capítulo 2 se evalúa la importancia para los anfibios y reptiles de los bosques secundarios desarrollados en campos agrícolas abandonados. Los bosques secundarios al ser unos de los principales componentes de biodiversidad en regiones tropicales; se exploraron las



trayectorias sucesionales, rapidez y el nivel con que se recuperan los ensamblajes de anfibios y reptiles (riqueza, abundancia, diversidad y composición) en campos abandonados, mostrando la importancia de los bosques secundarios para mantener la biodiversidad herpetofaunística.

En el Capítulo 3 evalúa la importancia de los arroyos en diferentes elementos del paisaje: bosques secundarios intermedios, fragmentos de bosque maduro y bosque continuo no alterado por factores humanos, para el mantenimiento de los ensamblajes de anfibios y reptiles. Se analizaron las diferencias en riqueza, abundancia, diversidad y composición de especies en un gradiente de distancia con respecto a los arroyos, además de determinar el grado de dependencia de algunas especies a la cercanía a los arroyos.

Finalmente, se realiza una discusión general con perspectivas hacia la conservación, en donde se concluye que la persistencia de los bosques secundarios y la presencia de arroyos son importantes para conservar la diversidad herpetofaunística en paisajes modificados. Se propone líneas de investigación y prioridades para la conservación.

Durante la realización del trabajo de tesis se registraron nuevas taxas para la región y ampliaciones de su ámbito de distribución de muchas especies (Anexo I). Además se documentó el primer registro de la *Cecilia Gymnopsis syntrema* para México (Anexo II).

# CAPÍTULO I

## DISTRIBUTION AND CONSERVATION STATUS OF AMPHIBIAN AND REPTILE SPECIES IN THE LACANDONA RAINFOREST, MEXICO: AN UPDATE AFTER 20 YEARS OF RESEARCH

## Review Article

# Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: an update after 20 years of research

**Omar Hernández-Ordóñez<sup>1, 2, \*</sup>, Miguel Martínez-Ramos<sup>2</sup>, Víctor Arroyo-Rodríguez<sup>2</sup>, Adriana González-Hernández<sup>3</sup>, Arturo González-Zamora<sup>4</sup>, Diego A. Zárate<sup>2</sup> and, Víctor Hugo Reynoso<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Universidad 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Mexico City, Mexico.

<sup>2</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico.

<sup>3</sup>Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Mexico City, Mexico.

<sup>4</sup>División de Posgrado, Instituto de Ecología A.C. Km. 2.5 Camino antiguo a Coatepec No. 351, Xalapa 91070, Veracruz, Mexico.

\* Corresponding author: Omar Hernández Ordóñez, email: omarhdzor@gmail.com

### Abstract

Mexico has one of the richest tropical forests, but is also one of the most deforested in Mesoamerica. Species lists updates and accurate information on the geographic distribution of species are necessary for baseline studies in ecology and conservation of these sites. Here, we present an updated list of the diversity of amphibians and reptiles in the Lacandona region, and actualized information on their distribution and conservation status. Although some studies have discussed the amphibians and reptiles of the Lacandona, most herpetological lists came from the northern part of the region, and there are no confirmed records for many of the species assumed to live in the region. After reviewing databases of scientific collections and published herpetological lists, and adding new information from our 2007 to 2013 inventories of the southeastern Lacandona rainforest, we recorded 124 species (89 reptiles and 35 amphibians) for the region. Nine amphibians (25.7%) and 2 (2.2%) reptiles are endemic to the Mayan forest (from the Lacandona, in Mexico, to the Mayan Mountains in Belize). Four amphibians and three reptiles appeared to be restricted to the Montes Azules Biosphere Reserve, suggesting that they are particularly vulnerable to habitat loss and degradation. On average, the region shares less than 60% of the species with neighboring Mexican tropical forests (e.g., Las Choapas region and Los Tuxtlas, Calakmul, and Sian-Ka'an Biosphere Reserves). Of the herpetofauna evaluated, the Mexican government threatened species list (NOM 059) indicates that seven species (20%) are under a risk category, while the IUCN indicates that only seven species (10.1%) are at risk. Our findings indicate that Lacandona is of great importance for the conservation of the Mesoamerican herpetofauna. Nevertheless, increasing deforestation levels add further uncertainties to the maintenance of amphibians and reptiles among other vertebrates in the region.

**Keywords:** herpetofauna · Mesoamerican Biological Corridor · Montes Azules Biosphere Reserve · species richness

Received: 2 September 2013; Accepted 2 January 2014; Published: 24 March 2014

**Copyright:** © Omar Hernández-Ordóñez, Miguel Martínez-Ramos, Víctor Arroyo-Rodríguez, Adriana González-Hernández, Arturo González-Zamora, Diego A. Zárate and Víctor Hugo Reynoso. This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 3.0 license <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/>. The license permits any user to download, print out, extract, archive, and distribute the article, so long as appropriate credit is given to the authors and source of the work. The license ensures that the published article will be as widely available as possible and that your article can be included in any scientific archive. Open Access authors retain the copyrights of their papers. Open access is a property of individual works, not necessarily journals or publishers.

**Cite this paper as:** Hernández-Ordóñez, O., Martínez-Ramos, M., Arroyo-Rodríguez, V., González-Hernández, A., González-Zamora, A., Zárate, D. A. and V. H. Reynoso. 2014. Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: an update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science* Vol.7 (1):1-25. Available online: [www.tropicalconservationscience.org](http://www.tropicalconservationscience.org)

## Introduction

Biotic surveys and information on geographic distribution of the species are essential for biogeographic studies, and can provide a baseline for ecological and biodiversity conservation studies as a whole [1, 2]. This information is particularly important for amphibians and reptiles, as they are among the most threatened vertebrate animals in the world [3,4]. It is critical to improve herpetological surveys within wet tropical forests, the most species-rich biome on Earth [5], but at the same time, the most deforested and fragmented biome worldwide [6]. Deforestation and fragmentation are among the most important human-induced threatening factors for amphibians and reptiles [3, 4, 7], and monitoring habitats under degradation is urgent to assess real threats on species of these groups.

During recent decades, declines in the net rate of forest loss have been reported for some Neotropical countries (e.g., Mexico, Costa Rica, Panama, Puerto Rico; [6]), but deforestation in highly diverse tropical wet forests is still increasing [8]. This is particularly evident in Mexico, where wet tropical forests showed a net loss of 7,647 km<sup>2</sup> between 2000 and 2010 [8]. The Lacandona region has the largest rainforest remnant in Mexico, and one of the most important in Mesoamerica [9]. Although some large protected areas have been established within the region, including the Montes Azules Biosphere Reserve (ca. 331,000 ha), the Lacantún Biosphere Reserve (61,874 ha), the Communal Reserve Sierra La Cojolita (42,000 ha), several other Flora and Fauna Protection Areas (e.g., Chan-Kin, Metzabok, and Naha) and Natural Monuments (Bonampak and Yaxchilán), it has suffered a particularly high annual deforestation rate over the last four decades, particularly in the Marqués de Comillas and Ocosingo municipalities where 2.1% per year of the forest was lost between 1990 and 2010 [10]. Contemporaneous human colonization and expansion of the agriculture started in the late 1950's, and nowadays, with a population over 10,000 people [11], only about 31% of the original old-growth forest remains outside the protected areas [10,12].

The Lacandona rainforest is highly diverse in terms of faunal species richness, with at least 112 species of mammals and 345 species of birds among vertebrates [13, 14]. The herpetofauna in the region is also highly diverse, but the total number of species is still uncertain. Although

herpetofaunal studies in the region started in the first half of the twentieth-century with Smith and Taylor expeditions [15], the first formal species list was published in 1992 [16], indicating a species richness of 23 amphibian and 54 reptile species for the region. Other complementary local studies have reported lower numbers of species, e.g., 14 amphibians and 41 reptiles for the Yaxchilán area [17]. Most species lists are preliminary, and focus on the northern part of the region, and many species were simply considered as “possibly present in the region” [16, 17] with no observation, photograph or voucher specimen available to certify them.

Here, we provide a comprehensive herpetofaunal survey in the Lacandona region to assess current composition, habitat type, distribution and conservation status of the amphibian and reptile species. Our study was largely based on four years of field work in the less surveyed southern portion of the Lacandona region, intensive literature review, and databases from scientific collections, noting the uniqueness of the herpetofauna composition of the Lacandona region compared to other neighboring tropical forest areas in Mexico and Guatemala.

## Methods

### *Study Area*

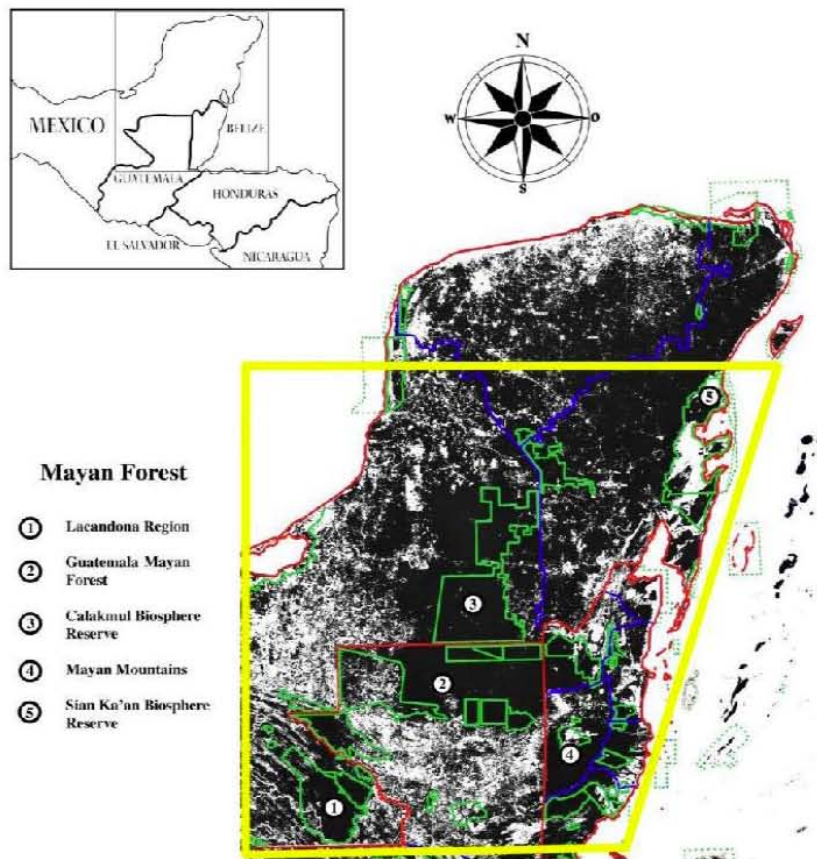
The Lacandona region is located in the southern part of Chiapas, Mexico (100 to 1,500 m elevation; Fig. 1). The region has an extension of 13,000 km<sup>2</sup>, bordered to the north by the Mexican state of Tabasco and the Chiapas highlands, and to the south and east by Guatemala; Palenque National Park represents the northernmost limit of the region [18]. The Lacandona rainforest represents the westernmost part of the Mayan forest, which extends through Guatemala to the Belize Mayan Mountains, and north to the middle portion of the Yucatán Peninsula. Altogether it represents the largest forested area in Mesoamerica [19]. Several vegetation types comprise the Mayan forest. In the northern part, the Yucatán Peninsula (Calakmul and Sian Ka’an in Mexico) and northern Petén (in Guatemala), the vegetation is tropical seasonal dry forest (TDF) and evergreen tropical wet forests (TWF) in southern Petén, Cobán and Alta Verapaz (Guatemala); Lacandona (Mexico) and the Mayan Mountains (in Belize) the vegetation is tropical moist forests (TMF) and tropical wet forests (TWF; Table 1, [20]).

### *Herpetological inventories*

Surveys were focused on low (< 500 m elevation) tropical rainforest areas, with a hot and humid climate (e.g., mean annual precipitation and temperature of 2,874 mm and 25 °C, respectively; [18]), along two adjacent areas separated by the Lacantún river: the Marqués de Comillas region (MCR) and the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR), located in the southeastern Lacandona region at approximately 16° 04' N; 90° 45' W, with an altitude range of 100–500 m elevation (Fig. 1). In MCR, approximately 31% of the forest extends over different-sized forest fragments (< 1 to > 1,500 ha), surrounded by secondary forests, pastures, and agricultural lands [12]. The MABR is a fully preserved old growth natural forest [18].

Inventories were conducted during 2007 (February, April, July, September, November), 2008 (January, March, July), 2010 (July, October), 2011 (March and August), 2012 (May and June) and 2013 (February) as part of a M.Sc. thesis [21] and a Ph.D. thesis (O. Hernández-Ordóñez, unpublished data). In MCR, inventories were done in all available landscape elements in the region, including areas of continuous old-growth forest, old-growth forest patches, secondary forests, crops, bean fields, cocoa plantations, pastures, rivers and streams, human settlements,

and roads. We used multiple sampling techniques, including visual encounter surveys, acoustic encounter surveys, drift fences, pitfall traps, and boat tours through the Lacantún river (see details in [22-24]). We also included roadkill records and those of species found during fieldwork of other research projects carried out in the region. All collected specimens were sampled for DNA sequence, carefully prepared and shelved in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM.



**Fig. 1. Location of the Lacandona region (1) within the Mayan Forest (yellow square), indicating mayor Mayan Forest regions as nominated in each country (Belize, Guatemala, and Mexico). Country limits (in red), province limits (in blue) and main Natural Protected Areas (in green).**

*Species list of amphibians and reptiles*

To update the list of amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest, we reviewed all publications and range distribution notes from the region ([15-17, 25-33]; Fig. 2). We also consulted databases of the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) of the Instituto de

Biología and the Museo de Zoología (Facultad de Ciencias), both at the Universidad Nacional Autónoma de México (Mexico City), and the Global Biodiversity Information Facility and HerpNet databases. We considered only the records from specimens shelved in scientific collections, with a catalog name and number.

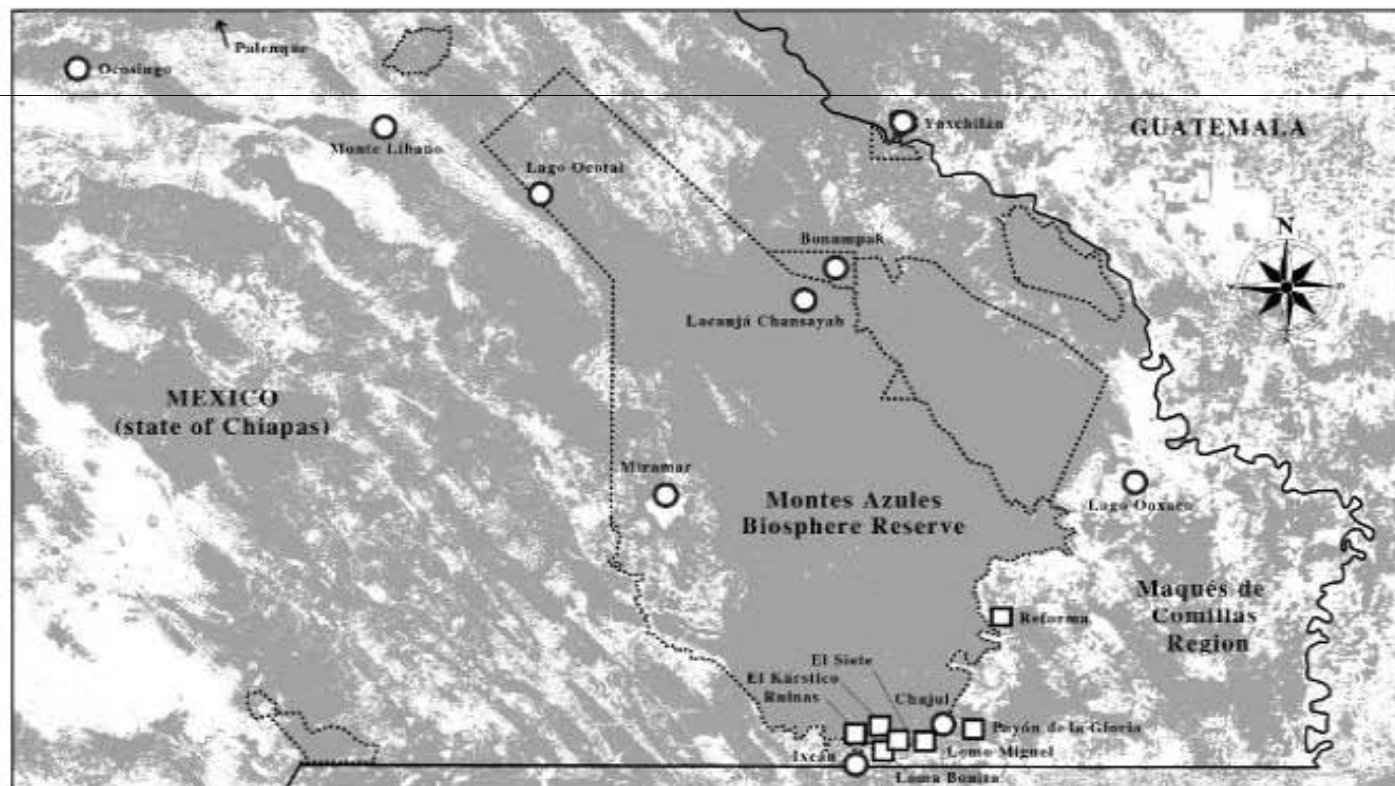


Fig. 2. Location of previous [circles] and new [squares] amphibian and reptile collecting sites within the Lacandona region. Forested areas are in gray and non-forested areas are in white.

#### *Conservation status, geographic distribution, and habitat use*

To assess the habitat used by each species, we considered only our herpetological surveys in the southeastern area of the Lacandona region. The geographic distribution of each species was evaluated based on information from different publications [15, 34-38]. Finally, we reviewed the conservation status and population trends of each species reported by the Mexican government threatened species list (NOM 059; [39]) and the IUCN Red List of Threatened Species [36].

#### *Comparison with other Neotropical forests*

To assess the importance of the Lacandona rainforest for the conservation of amphibians and reptiles, we compared the species richness and composition of amphibians and reptiles in this region with those found in other neighboring and well-studied Neotropical forests (Fig. 3; Table 1). Because we do not have data on the abundance of individuals within each study site, we based our comparisons on the Jaccard similarity index, which is based on presence/absence data [40].

The analysis includes all published species lists from the Guatemalan Mayan Forest [15, 34], the Calakmul [15, 41-44] and Sian-Ka'an Biosphere Reserves [15, 45, 46] in the Yucatán peninsula, farther sites such as Los Tuxtlas [47-49] and El Ocote Biosphere Reserves [50-52], and a well-known, not preserved area in Las Choapas region (southern Veracruz [53-55]). In all these comparisons, we considered only species reported for lowland tropical forests (0-500 m elevation). In general, Los Tuxtlas and Las Choapas, used as comparison sites, have tropical wet forests (with annual precipitation > 2,000 mm); and El Ocote has tropical dry forest (with annual precipitation < 2,000 mm) and tropical moist forest (with annual precipitation 2,000–2,800 mm; Table 1).

## Results

### Updated inventories

Our research, including our herpetological surveys and revision of scientific collection databases and published herpetological lists, revealed a total of 35 species of amphibians and 89 species of reptiles for the Lacandona rainforest (Table 1; Appendix 1). Among amphibians, the anurans had a high number of species (30 species), followed by salamanders (four species), and caecilians (one species). Squamates was the richest group among reptiles, with 51 species of snakes and 29 species of lizards, followed by seven turtles and two crocodiles (Table 1). We also found evidence for the probable occurrence of five additional species of amphibians and 16 species of reptiles based on the extrapolation of species distributed in the Guatemalan Mayan forest, as suggested by Lazcano-Barrero et al. [16], Lee [15] and Campbell [34]; (Table 2).

**Table 1.** Number of species of amphibians and reptiles in different protected tropical regions from Mexico (M) and Guatemala (G).

Regions	Amphibians				Reptiles				Total	SS (%) <sup>a</sup>	Vegetation type <sup>b</sup>	Annual precipitation (mm)	
	Caecilians	Salamanders	Frogs	Total	Lizards	Snakes	Turtles	Crocodiles					
Lacandona (M)	1	4	30	35	-	29	51	7	2	89	-	TMF	2,226
Calakmul (M)	0	2	18	20	51.3	26	38	8	1	73	48.1	TDF	1,076
El Ocote (M)	1	5	24	30	46.6	21	27	3	1	52	41.4	TDF and TMF	1, 200-2,500
Las Choapas (M)	1	2	19	22	48.7	21	27	7	1	56	44.4	TWF	3,500-4,500
Los Tuxtlas (M)	1	5	32	39	54.1	33	63	9	1	106	56.6	TWF	3,500
Mayan Forest (G)	2	6	32	40	81	35	52	9	1	97	75.8	TDF to TWF	1,000-3,000
Sian Ka'an (M)	0	2	19	21	50	28	43	6	1	78	45.6	TDF	1,300

<sup>a</sup>Percentage of shared species with the Lacandona rainforest (based on the Jaccard index of similitude).

<sup>b</sup> Following Gentry [20], we grouped forest types into evergreen tropical wet forests (TWF, >2,800 mm rain/year), seasonal tropical moist forests (TMF: 2,000–2,800 mm rain/year) and seasonal tropical dry forests (TDF: < 2,000 mm rain/year).

### Geographic distribution and habitat use

Overall, 25.7% of amphibians are endemic to the Mayan forest region (Appendix 1). Most amphibians (14 species, 40%) are widely distributed, ranging from southeastern Mexico to parts of Mesoamerica (Appendix 1). Moreover, 10 species (27.7%) are distributed from Mexico to northern South America, and seven species have Nearctic affinities. Endemic species (25%) are restricted to the Mayan forest, including southeastern Mexico, Guatemala and Belize: West Forest Caecilian (*Gymnopsis syntrema*), Müller Mushroom-tongued Salamander (*Bolitoglossa mulleri*), Central American Worm Salamander (*Oedipina elongata*), Bromeliad Treefrog (*Bromeliohylia bromeliacia*), Yucatecan Casque-headed Treefrog (*Tripirion petasatus*), Campbell's Rainforest Toad



(*Incilius campbelli*), Huge-crested Toad (*Incilius macrocristatus*), Broad-headed Rainfrog (*Craugastor laticeps*), and Palenque Robber Frog (*Craugastor palenque*), with a distributional range of less than 20,000 km<sup>2</sup>. Similarly, most reptiles (45 species, 50.5%) are distributed from Mexico to northern South America, 42 species (47.1%) range from southeastern Mexico to parts of Mesoamerica, and two species (2.2%), Schwartz's Skink (*Mesoscincus schwartzei*) and Faded Black-striped Snake (*Coniophanes schmidtii*), are restricted to southeast Mexico, Guatemala, Belize, and northern Honduras (Appendix 1).

**Table 2.** Additional species that have been suggested to be present in the Lacandona rainforest, Mexico, based on previous studies.

Class	Order	Family	Species	Common name	References <sup>a</sup>
Amphibia	Gymnophiona	Dermophiidae	<i>Dermophis mexicanus</i>	Mexican Caecilian	1, 2
	Urodela	Plethodontidae	<i>Bolitoglossa dofleini</i>	Doflein's Salamander	1
	Anura	Hylidae	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	Cloud Forest Stream Frog	1
		Craugastoridae	<i>Craugastor chac</i>	Chac's Rainfrog	1,2
			<i>C. psephosypharus</i>	Warty Forestfrog	2
Reptilia	Squamata	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus chrysostictus</i>	Yellow-spotted Spiny Lizard	3
		Polychrotidae	<i>Anolis petersi</i>	Peters's Anole	1
		Xenosauridae	<i>Xenosaurus grandis</i>	Knob-scaled Lizard	1
		Teiidae	<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	Yucatán Whiptail	3
		Xantusidae	<i>Lepidophyma mayae</i>	Mayan Tropical Night Lizard	2
		Leptotyphlopidae	<i>Epictia goudotii</i>	Black Threadsnake	1
		Typhlopidae	<i>Typhlops tenuis</i>	Coffee Blindsnake	1
		Colubridae	<i>Dendrophidion nuchale</i>	Peters's Forest Racer	3
			<i>D. vinitor</i>	Barred Forest Racer	1
			<i>Ficimia publia</i>	Blotched Hook-nosed Snake	1, 4
			<i>Coluber mentovarius</i>	Neotropical Whipsnake	1
			<i>Conopsis vittatus</i>	Striped Road Guarder	3
			<i>Storeria dekayi</i>	Dekay's Brownsnake	2, 3
			<i>Thamnophis proximus</i>	Western Ribbonsnake	2
			<i>Claudius angustatus</i>	Narrow-bridged Musk Turtle	1, 4
	Testudines	Kinosternidae	<i>Kinosternon scorpioides</i>	Scorpion Mud Turtle	4

<sup>a</sup>References: 1) Lazcano-Barrero et al. [16] ; 2) Lee [15]; 3) Campbell [33]; 4) Ferreira-García and Canseco-Márquez [17].

Most species (75%; 31 amphibians and 62 reptiles) were recorded in our herpetological surveys in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Appendix 1). Of these, 33 out of 93 species (35.4%) were recorded in old-grown forest within the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR)

and neighboring forest patches (Appendix 1). Only seven species (7.5%), *Gymnopsis syntrema*, Mexican Mushroom-tongued Salamander (*Bolitoglossa Mexicana*), Blue-spotted Mexican Treefrog (*Smilisca cyanosticta*), Alfred's Rainfrog (*Craugastor alfredi*), Spotted Dwarf Gecko (*Sphaerodactylus millepunctatus*), Big-headed Anole (*Anolis capito*), and Calico False Coral Snake (*Oxyrhopus petola*) appeared to be restricted to the continuous forest in the MARB, whereas 24 species (25.8%) were recorded in all habitat types, including old-growth forest, forest fragments, secondary forests, pastures, croplands, and human settlements (Appendix 1).

#### *Comparison with other neighboring tropical forests*

The herpetofauna diversity found in the Lacandona rainforest (125 species) is notably richer than that recorded in other neighboring tropical regions in Mexico (Las Choapas, El Ocote, Calakmul, and Sian-Ka'an), but poorer than others (Los Tuxtlas in Mexico, and the Guatemalan Mayan forest; Table 1). We found important differences between the composition of evergreen tropical wet forests (Los Tuxtlas, Las Choapas, and El Ocote) and seasonal tropical dry forests (Calakmul and Sian-Ka'an; Fig. 3). Both amphibian and reptile assemblages of the Lacandona region were very similar to those found in the Guatemalan Mayan forest, with 81% of shared species in the case of amphibians, and 75.8% for reptiles (Fig. 3). These two rainforests shared 54% of the species with the Los Tuxtlas rainforest. However, neighboring tropical dry forests were very similar to each other, only sharing between 50% and 51% of the amphibian species and between 46% and 48% of the reptile species with the Lacandona rainforest (Fig. 3).

#### *Conservation status and population trends*

Mexican government threatened species list (NOM 059; [39]) considers that eight species of amphibians (22.8%) and 24 species of reptiles (26.9%) are subject to "Special protection," eight species of reptiles (9%) are "Threatened", and one species (1%) is "Endangered" (Appendix 1). This list, however, does not address species not considered threatened, or lacking ecological data.

All amphibian species recorded from the Lacandona rainforest have been evaluated by the IUCN [36]. Compared to NOM 059 list, the IUCN lists only one species of amphibian as "Endangered;" four as "Vulnerable;" and, three as "Near threatened" (Appendix 1). The remaining 25 species are considered of "Least Concern" and two species with "Data deficient" (Appendix 1). For reptiles, the IUCN has evaluated only the conservation status of 34 species (38.2% of the species reported for the Lacandona region). Only one species is classified as "Critically Endangered;" one as "Vulnerable," and five as "Near threatened." The remaining 27 species are of "Least Concern" (Appendix 1).

Considering all species recorded for the Lacandona, the IUCN identifies 12 amphibian species (34.3%) with population sizes decreasing, 16 species (45.7%) with stable populations, three species (8.6%) with increasing population sizes, and four species (11.4%) with unknown population trends. Within reptiles, most of the 34 species evaluated by IUCN (76%) have stable populations, and only one species (3%) has its population increasing, four (12%) have decreasing trends, and there is not enough information on the population trends of three species (9%; Appendix 1).

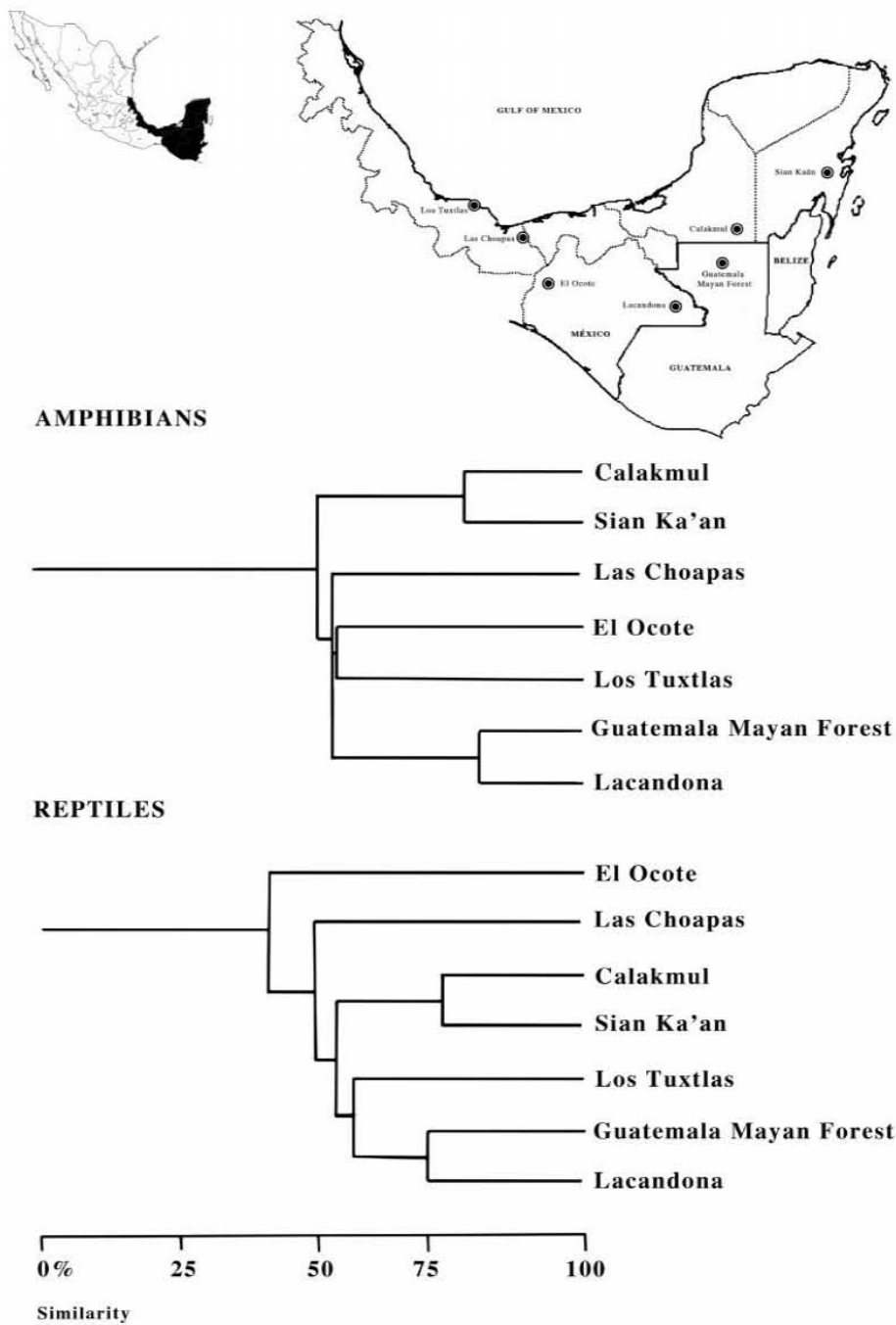


Fig. 3. Percentage of shared species (Jaccard index) of amphibians and reptiles between different tropical forests in southeastern Mexico and the Guatemala Mayan Forest.

## Discussion

The number of amphibian and reptile species found in the Lacandona rainforest is particularly high (124 species; Table 1) and only the Los Tuxtlas rainforest (Veracruz, Mexico) and the Guatemalan Maya forest showed higher species richness (145 and 137 species, respectively). The Lacandona region is therefore one of the most species-rich Mexican forests in terms of herpetofauna.

It is particularly interesting that almost 25% of the amphibian species and 2% of the reptile species are endemic to the Lacandona and neighboring areas, and that Lacandona shares less than 60% of the species with neighboring Mexican tropical forests (Fig. 3). These results highlight the relevance of this region for the conservation of amphibians and reptiles. The Lacandona rainforest covers only 0.66% of the Mexican continental territory (about 2,000,000 km<sup>2</sup>), but contains approximately 9.4% and 11% of the total number of Mexican amphibian and reptile species diversity, respectively [32, 37, 56]. These figures are of particular importance considering that Mexico is the second and fifth country in the world in numbers of reptile and amphibian species, respectively [57].

Climatic and biogeographic factors may explain differences in species composition between the Lacandona and other Mexican tropical forests. From a climatic point of view, in the northwestern part of the Mayan forest (Calakmul and Sian Ka'an) the vegetation is dominated by seasonal forests with less rainfall and humidity levels, and soils with very low water retention capacity [58]. These conditions may cause the absence of some amphibians as *Gymnopsis syntrema*, *Bolitoglossa mexicana*, *B. mulleri*, *Oedipina elongata*, *Craugastor alfredi*, *C. laticeps*, *C. palenque*, (Fleischmann's Glass Frog) *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Incilius campbelli*, *Smilisca cyanosticta* and reptiles as *Anolis capito*, (Lesser Scaly Anole) *A. uniformis*, (Common Green Iguana) *Iguana iguana*, (Rusty-headed Snake) *Amastridium sapperi*, *Oxyrhopus petola*, (Tabasco Mud Turtle) *Kinosternon acutum*, (Central American River Turtle) *Dermatemys mawii*, (Snapping Turtle) *Chelydra serpentina*, which usually inhabit more humid forests or need the presence of rivers and streams [15, 34]

Biogeographically, neighboring tropical forests Los Tuxtlas, Las Choapas, and El Ocote are part of the Veracruz herpetofaunistic province [59]. This province shows endemic species of amphibians as San Martin Worm Salamander (*Pseudoeurycea orchimelas*), Broad-footed Salamander (*Bolitoglossa platydactyla*), Berkenbusch's Stream Frog (*Craugastor berkenbuschii*), Volcán San Martín Rainfrog (*C. vulcani*) and Mountain Toad (*Incilius cavifrons*) and reptiles as Chiszar's Arboreal Alligator Lizard (*Abronia chiszari*), Pajapan Tropical Night Lizard (*Lepidophyma pajapanensis*) and Tuxtla Tropical Night Lizard (*L. tuxtlae*; [49]) that are not present in the Lacandona region. The Lacandona region is more strongly influenced by the El Péten herpetofaunistic province [59], which includes the Guatemala Mayan forest, explaining why the Lacandona region shares up to 80% of species with the Guatemala Mayan forest (Fig. 3). The Lacandona region itself does not have any endemic species that is not shared with the Guatemala Mayan forest. Although five amphibians species *Gymnopsis syntrema*, *Bolitoglossa mulleri*, *Oedipina elongata*, *Incilius campbelli*, and *Craugastor palenque* and two reptiles Eyelash Palm-Pitviper (*Bothriechis schlegelii*) and Rainforest Hog-nosed Pit Viper (*Porthidium nasutum*) are not endemic to Mexico, within the country their distribution is restricted to the Lacandona region [15, 35, 36]. The Mexican government considered them as part of its species protection policies. This

is particularly important to prevent their extinction, considering the strong deforestation rates that Guatemala is facing [8, 60].

The Mexican government threatened species list (NOM 059) considers only seven of the 89 species of reptiles in the Lacandona region to be high risk (either threatened or endangered), but not a single amphibian is listed. In contrast the IUCN considered in the high-risk categories (vulnerable, endangered and critically endangered) five amphibians and two reptiles. Strikingly, of all listed species, only the Central American River Turtle (*Dermatemys mawii*) coincides in both lists. Among amphibians *Craugastor laticeps*, listed as near threatened by IUCN, is on special protection according to the NOM 059, as are the lizard Rozella's Canopy Lizard (*Celestus rozellae*), the turtle *Kinosternon acutum*, and the Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) among reptiles. The Mexican Giant Musk Turtle (*Staurotypus triporcatus*), considered near threatened by IUCN, is not listed in the NOM 059.

Some species like *Gymnopsis syntrema* recently recorded for Mexico [32], *Bolitoglossa mulleri* and *Craugastor palenque* are marginally distributed in Mexico, although their distribution range extends into Central America. These species tend not to be included in any risk category by Mexican standards, because they are not endemic. However, we consider that every country has the obligation to take care of its biota, independently of the species endemicity or distribution range. Local evaluations therefore need to consider only data of local populations. Preserving these species within country boundaries will provide additional local protection to every species worldwide. Four amphibian and three reptile species endemic to the Mayan forest appeared to be restricted to the Montes Azules Biosphere Reserve, suggesting that they can be particularly vulnerable to habitat loss and degradation.

The major threats affecting amphibian and reptile diversity are habitat loss and forest degradation [3, 4]. Within the Mayan forest, most amphibian and reptile species inhabit the evergreen wet forest along the Lacandona rainforest, the southern portion of the Guatemalan Mayan forest, and the southern Maya mountains in Belize [61, 62] (see [15, 34]; Table 1). The Mayan forest is considered one of the largest tropical forests worldwide [19] and a diversity hot spot [63]. Unfortunately, during recent decades the evergreen wet forests have been extremely fragmented and deforested [8, 60]. During the last four decades the Marqués de Comillas region in the Lacandona area (Fig. 2) has lost about 69% of its original forest cover, mainly to establish cattle ranches and agricultural lands [10]. In this scenario, the long-term conservation of amphibians and reptiles diversity in the Lacandona and Mayan forests is uncertain. Severe habitat modification caused by habitat degradation, fragmentation or habitat loss, will affect more amphibian and reptile species than any other vertebrate group. As ectotherms, their daily activity and fitness directly depend on environmental conditions [64, 65], and drastic shifts in environmental conditions caused by habitat modification could alter significantly their reproduction and survival performance [3, 66, 67]. Contrary to large mammals, bats, and birds, the low vagility of amphibians and reptiles will constrain their movements to other sites after habitat modification.

Synergic negative effects on the herpetofauna could emerge from global climate change and forest fragmentation [68]. Increasing environmental temperature and decreasing rainfall could be especially critical for the herpetofauna in deforested areas and small forest fragments. The low

dispersal capabilities of amphibians and reptiles make their movements between fragments very limited, preventing movement from unfavorable to favorable habitats [66, 67]. Although vegetation corridors could allow these species to move between habitats [68], the spatial configuration and functionality of such corridors needs to be studied.

Amphibians and reptiles face other important threats in fragmented landscapes, directly related to human activities such as hunting, or killing out of fear. The Central American River Turtle (*Dermatemys mawii*) is the most threatened species in the Lacandona region (Appendix 1), as it has been widely hunted and consumed [69]. However, other reptile species as *Iguana iguana*; Boa (*Boa constrictor*), Lancehead (*Bothrops asper*), Central American Snapping Turtle (*Chelydra rossignonii*), American crocodile (*Crocodylus acutus*) are principally hunted for their skin, eggs, or simply out of fear ([16], *personal observation*). Further studies are required to quantify the impact that these activities may have on the population size and structure of these and other threatened species.

Today there is a strong debate about the role played by secondary forests in maintaining biodiversity in human-modified landscapes [70, 71]. This role depends on the extent of old-growth forest remaining in the landscapes, the degree of connectivity among forest fragments, and the regimes of agricultural land uses [71]. In landscapes where remaining forest and connectivity are high, secondary forests may harbor high levels of biodiversity. Yet when agricultural landscapes are dominated by permanent monocultures extended over most landscape areas, secondary forests tend to be impoverished in biodiversity [71]. The Lacandona landscape is still in the middle of these two extremes, as it maintains about 31% of forest cover (including old-growth and secondary forests) immersed in a heterogeneous matrix of cattle pastures, shrub crops, tree crops and human settlements. However, extensive cattle pastures and oil palm plantations have increased over time [10]. Ecological studies in the Lacandona show that between 38 to 88% of the amphibian and reptile species found in old-grown forest are absent in secondary forests up to 25 years old [21]. We can predict that if current land-use changes continue, we could witness a strong decline of amphibian and reptile diversity in the following years in the region.

### **Implications for conservation**

In the face of strong habitat modification rates in the Lacandona and other neighboring tropical rainforests, it is urgent to consider several management strategies to conserve amphibian and reptile faunas and biodiversity as a whole [71-73]. These strategies include: (1) to protect forest remnants with the participation of local, municipal, state, or federal governance mechanisms; (2) promote and support agroforestry and agro-ecological systems based on poly-cultures and compatible with conservation; (3) the inclusion of lengthy fallow periods; and (4) the restoration of degraded lands. Also, long-term monitoring programs of species diversity within reserves and agricultural landscapes are necessary to assess population and community trends, as well as the conservation status of the species and the effects of land-use policies and practices on such status. Finally, the creation and protection of new forest reserves are also urgent, particularly those with the participation of local people. Considering that Lacandona is part of an international forest (the Mayan forest), multinational conservation strategies should be enforced. The Mesoamerican Biological Corridor — a system of land planning coordinated by the governments of several Mesoamerican countries — would help to maintain the connections among Lacandona reserves

in Mexico, Guatemala and Belize. Such actions could have a crucial positive impact for the conservation of the herpetofauna in this Mesoamerican biodiversity hotspot [63].

### Acknowledgments

We thank Gilberto, Fermín, Miguel, Pascual, Emanuel and Santos Jamangape, Regina Vega, Martín Cervantes, Giovanni Russildi, Whaleeha Gudiño and Ricardo Bolaños for their invaluable assistance in the field. Luis Canseco (Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM) verified all collected specimens. OHO thanks Jorge Schondoube for his advice. This research was supported by several grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (MABOTRO project), and the Dirección General de Asuntos del Personal Académico (PAPIIT-DGAPA, UNAM) (grants IN-227210, IA-203111, and IB-200812). Idea Wild provided field equipment and the Scott Neotropical Fund (Cleveland Metroparks Zoo) provided financial support. OHO thanks CONACyT for his MSc and PhD scholarships. Specimens were collected under permit Oficio Núm/SGPA/DGVS/02132, SEMARNAT to VHR. This paper constitutes a partial fulfillment of the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

### References

- [1] Mace, G. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 359: 711-719.
- [2] Gotelli, N. J. 2011. A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 359: 585–597.
- [3] Stuart, S. N., Hoffmann, M., Chanson, J. S., Cox, N. A., Berridge, R. J., Ramani, P, and Young, B. E. 2008. *Threatened amphibians of the world*. Lynx Editions, Barcelona, Spain.
- [4] Böhm, M., Collen, B., Baillie, E.M., et al. 2013. The conservation status of the world’s reptiles. *Biological Conservation* 157: 372-385.
- [5] Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. In: *Biodiversity*. Wilson, E. O. (Ed.), pp.1-18. National Academy Press, Washington, DC.
- [6] FAO. 2011. State of the World's Forests. Food and Agriculture Organization, Rome, Italy. <http://www.fao.org/docrep/013/i2000e/i2000e00.htm>.
- [7] Groom, M. J. 2006. Threats to biodiversity. In: *Principles of conservation Biology*. Groom, M. J. and Carroll, C. R. (Eds.), pp. 63-109. Sinauer Associates Sunderland, MA, USA.
- [8] Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., Lopez-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Nunez, M. J. and Muniz, M. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262-271.
- [9] Dirzo, R. 1994. *Diversidad de la flora mexicana*. Agrupación Sierra Madre, Mexico City, Mexico.
- [10] Courtier S., Núñez, J. M., and Kolb, M. 2012. Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in south-eastern Mexico. In: *Tropical Forests*. Sudarshana, P. (Ed.), pp. 269-296. InTech Shanghai, China.
- [11] INEGI. 2013. *Instituto Nacional de Estadística y Geografía*. [www.inegi.org.mx/](http://www.inegi.org.mx/)
- [12] De Jong, B., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial N., and Cairos, A. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona Mexico. *Ambio* 29:504-511.
- [13] González-García, F. 1993. Avifauna de la reserva de la biosfera “Montes Azules” selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 55: 1-86.

- [14] Medellín, R. A. 1994 Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8:780–799.
- [15] Lee, J. C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca, USA.
- [16] Lazcano-Barrero, A. M., Gongora-Arones, E. and Vogt, R. C. 1992. Anfibios y reptiles en la selva Lacandona. In: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Vásquez- Sánchez M. A., Ramos, M. A. (Eds.), pp. 145-171. Ecosfera, Mexico City, Mexico.
- [17] Ferreira-García, M. E., Canseco-Márquez, L. 2006. Estudio de la herpetofauna del Monumento Natural Yaxchilán, Chiapas, México. In: *Inventarios Herpetofaunísticos de México: Avances en el Conocimiento de su Biodiversidad*. Ramírez-Bautista, A., Canseco-Márquez, L. and Mendoza-Quijano, F. (Eds.), pp. 293-310. Sociedad Herpetológica Mexicana AC, Mexico City, Mexico.
- [18] INE. 2000. *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules*. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, INE-Semarnap, Mexico City, Mexico.
- [19] Rodstrom, C., Olivieri, S., Tanglely, L. 1999. *Un enfoque regional de la conservación en la Selva Maya*. In: *La selva Maya, conservación y desarrollo*. Primack, R. B., Bray, D., Galleta, H. A. and Ponciano, I. (Eds.), pp. 3-21. Siglo XXI, Mexico City, Mexico.
- [20] Gentry A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolution Biology* 15:1–8.
- [21] Hernández-Ordóñez, O. 2009. Cambios de composición y estructura de comunidades de anfibios y reptiles en una cronosecuencia de bosques secundarios de una región tropical cálido-húmeda. MSc Thesis, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Mexico.
- [22] Crump, M.L. and Scott, Jr. N. J. 1994. Visual encounter surveys. In: *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. C., Foster, M. S. (Eds.), pp. 84-92. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- [23] Corn, S. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. C., Foster, M. S. (Eds.), pp. 109-117. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- [24] Zimmerman, B. L. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. C., Foster, M. S. (Eds.), pp. 92-96. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- [25] Paredes-León, R. and Reynoso, V. H. 2005a. *Scinax staufferi*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 36: 464.
- [26] Paredes-León, R. and Reynoso, V. H. 2005b. *Sceloporus serrifer*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 36: 468.
- [27] Paredes-León R. and Reynoso, V. H. 2005c. *Hemidactylus frenatus*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 36: 467-468.
- [28] Paredes-León, R. and Reynoso, V. H. 2005d. *Triprrion petasatus*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 36: 465.
- [29] Reynoso, V. H., Paredes-León R. and González-Hernández A. 2011. Anfibios y reptiles de Chiapas con comentarios sobre los reportes y estudios de diversidad herpetofaunística en la región, su endemismo y conservación. In: *Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica*. Álvarez F. (Ed.), pp. 459-509. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico.



- [30] Percino-Daniel, E., Barcenas, A. R. and Sarabia, R. A. 2012 Ampliación de la distribución de *Mesoscincus schwartzei* (Squamata: Scincidae) en el Estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 28:644-648.
- [31] Percino-Daniel, E., Bénard-Valle, M., García del Valle, Y. and Mendelson, III J. R. 2013. *Incilius campbelli* (Campbell's Forest Toad). *Herpetological Review* 44:103.
- [32] González-Hernández A., Hernández-Ordoñez O., Cervantes-López M. and Reynoso V (in press). First Record Of The Mountain Caecilan Gymnopsis syntrema (Amphibia:Gymnophiona:Caeciliidae) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.
- [33] Muñoz A. A. 2013. *Riqueza, diversidad y estatus de los anfibios amenazados en el sureste de México; una evaluación para determinar las posibles causas de la declinación de sus poblaciones*. El Colegio de la Frontera Sur - Critical Ecosystem Partnership Fund-Arizona State University. [http://www.cepf.net/Documents/final\\_Ecosur\\_amphibians\\_mexico.pdf](http://www.cepf.net/Documents/final_Ecosur_amphibians_mexico.pdf)
- [34] Campbell, J. A. 1998. *Amphibians and reptiles of Northern Guatemala, the Yucatán, and Belize*. Animal Natural History Series. University of Oklahoma Press, Oklahoma, USA.
- [35] Global Biodiversity Information Facility. 2012. *Biodiversity occurrence data published*. <http://data.gbif.org/species/2430979/>.
- [36] IUCN. 2012. *IUCN Red List of Threatened Species*. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- [37] Frost, D. R. 2013. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- [38] National Science Foundation and National Biological Information Infrastructure. 2013. *HerpNet database*. <http://www.herpNet2.org/>
- [39] SEMARNAT. 2010. *Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Diario oficial de la federación, Mexico City, Mexico.
- [40] Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford. UK.
- [41] Calderón-Mandujano, R. R., Cedeño-Vázquez, J. R., Pozo, C. 2003. New distributional records for amphibians and reptiles from Campeche, Mexico. *Herpetological Review* 43:269-272.
- [42] Cedeño-Vázquez, J. R., Calderón-Mandujano, R. R., Pozo, C. 2006. *Anfibios de la región de Calakmul, Campeche, México*. CONABIO, Mexico City, Mexico.
- [43] Calderón-Mandujano, R. R., Galindo-Leal, C., Cedeño-Vázquez, J. R. 2008a. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* 24: 95-114.
- [44] Calderón-Mandujano, R. R., Pozo, C. and Cedeño-Vázquez, J. 2013. *Guía rústica de los reptiles de la región de Calakmul, Campeche, México*. CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/Q049-Guia%20reptiles.pdf>.
- [45] Calderón-Mandujano, R. R., Moratembre, L. 2004. New distributional records and comments on amphibians and reptiles from Quintana Roo, Mexico. *Herpetological Review* 35:295-296.
- [46] Calderón-Mandujano, R. R., Bahena-Basave, H. and Calmé, S. 2008b. *Anfibios y reptiles de la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an y zonas aledañas*. ECOSUR, CONABIO, Sociedad Herpetológica Mexicana, Reserva de la Biósfera de Sian ka'an, Mexico City, Mexico.
- [47] Urbina-Cardona, J. N., Olivares-Pérez, M., Reynoso, V. H. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61-75.

- [48] Cabrera-Guzman, E., Reynoso, V. H. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity and Conservation* 21:3243-3265.
- [49] López-Luna, M. A. *in press*. Estado actual de la diversidad y poblaciones de los anfibios y reptiles de Los Tuxtlas. In: *Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: la región de Los Tuxtlas*. Reynoso, V.H. and Coates, R. I. (Eds.), pp. 331-353. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico.
- [50] Muñoz, A., Martínez-Castellanos, R. and Hernández-Martínez, P. 1996. Anfibios y reptiles de la Reserva El Ocote. In: *Conservación y desarrollo sustentable en la selva El Ocote, Chiapas*. Vázquez, M. and March, I. (Eds.), pp.87-147. ECOSUR-CONABIO, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, Mexico.
- [51] Martínez, R. and Muñoz, A. 1998 La herpetofauna de la Reserva el Ocote, Chiapas, México: Una comparación y análisis de su distribución por tipos de vegetación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica de México* 8:1-14.
- [52] Espinoza, M. E., Núñez, H., González, P., Luna, R., Navarrete, G. D., Cruz, E. and Guichard, C. 1999. Lista preliminar de los vertebrados terrestres de la selva "El Ocote", Chiapas. *Instituto de Historia Natural* 2:1-40.
- [53] Carmona-Torres, F. H. 2005. Diversidad herpetofaunística de un remanente de selva alta perennifolia al sur de Veracruz y su afinidad con zonas cercanas. BS Thesis, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico City, Mexico.
- [54] Reynoso-Rosales, V. H., Mendoza-Quijano, F., Valdespino-Torres, C. S. and Sánchez-Hernández, X. 2005. Anfibios y reptiles. In: *Biodiversidad del estado de Tabasco*. Bueno, J., Álvarez, F. and Santiago, S. (Eds.), pp. 241-260. Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, Mexico City, Mexico.
- [55] Aguilar-López, J. L. and Canseco-Márquez, L. 2006. Hepetofauna del Municipio de las Choapas, Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 14:20-37.
- [56] Flores-Villela, O. and Canseco-Márquez, L. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 2:115-144.
- [57] Espinosa, O. and Ocegueda, C. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In: *Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Soberón, J., Halffter, G. and Llorente-Bousquets, J. (Eds.), pp. 34-65. CONABIO. Mexico City, Mexico.
- [58] Pennington, T. D. and Sarukhán J. 2005. *Arboles Tropicales de Mexico. Manual Para Identificación de Las Principales Especies*. UNAM, Mexico City, México.
- [59] Casas-Andreu, G. and Reyna-Trujillo. 1990. Provincias herpetofaunísticas, escala 1:8000000. In: *Herpetofauna (Anfibios y Reptiles). Tomo II, Sección IV, 8.6. Atlas Nacional de México (1990-1992)*. Instituto de Geografía, Mexico City, México.
- [60] Bray, D. B., Duran, E., Ramos, V. H., Mas, J. F., Velazques, A, Mcnab, R. B., Barry, D. and Radachowsky, J. 2008. Tropical deforestation, community forests, and protected areas in the Maya forest. *Ecology and Society* 13: 56-74.
- [61] CONAP. 2001. *Plan maestro de la Reserva de la Biósfera Maya RBM 2001-2005*. Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Guatemala, Guatemala.
- [62] Penn, M. G., Sutton, D. A. and Monro, A. 2004. Vegetation of the greater Maya mountains, Belize. *Systematics and Biodiversity* 2:21-44.
- [63] Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- [64] Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* 137: S91-S115.
- [65] Navas, C. A. and Otani, L. 2007. Physiology, environment change, and anuran conservation. *Phyllomedusa* 6:83-103.
- [66] Gardner, T. A., Barlow, J. and Peres, C. A. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 138:166-179.
- [67] Becker, C. G., Fonseca, C. R., Baptista-Haddad, C. F., Fernández-Batista, R. and Prado, P. I. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Nature* 318:1775-1777.
- [68] Ewers, R. M. and Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117-142.
- [69] Vogt, R. C. and Flores-Villela O. A. 1992. Aspectos de la ecología de la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) en la Reserva de la Biosfera Montes Azules. In: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Vásquez- Sánchez M. A., Ramos, M. A. (Eds.), pp, 221-231. Ecosfera, Mexico City, Mexico.
- [70] Wright, S. J. and Muller-Landau, H. C. 2006. The future of tropical forests species. *Biotropica* 38:287-301.
- [71] Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. and Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28 462-468.
- [72] Harvey, C. A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B. G., Finegan, B., Griffith, D. M., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M. and Wishnie, M. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* 22 :8-15.
- [73] Chazdon, R.L., Harvey, C. A., Komar, O., van Breugel, M., Ferguson, B. G., Griffith, D. M., Martínez-Ramos, M., Morales, M., Nigh, R., Soto-Pinto, L. and Philpott, S. M. 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in tropical cultural landscapes. *Biotropica* 41: 142-153.

**Appendix 1.** Updated list of the amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest, Mexico.

Taxa	Common Name*	Previous records <sup>a</sup>					Present study <sup>b</sup>		Geographic distribution <sup>c</sup>	IUCN <sup>d</sup>		Mexican government
		1	2	3	4	5	Record	Habitat		Status	Trend	
CLASS AMPHIBIA												
Order Gymnophiona												
Family Dermophiidae												
<i>Gymnopsis syntrema</i>	West Forest Caecilian						R	MABR	E	DD	U	
Order Urodela												
Family Plethodontidae												
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	Mexican Mushroom-tongued Salamander	P	R		R	R	R	MABR	MCA	LC	D	SP
<i>B. mulleri</i>	Müller's Mushroom-tongued Salamander	R				R	R	ISF, OGF	E	V	D	
<i>B. rufescens</i>	Northern Banana Salamander	R	P		R	R	R	ISF, OGF, MABR	MCA	LC	S	SP
<i>Oedipina elongata</i>	Central American Worm Salamander	P			R	R	R	ISF, OGF, MABR	E	LC	D	SP
Order Anura												
Family Bufonidae												
<i>Incilius campbelli</i>	Campbell's Rainforest Toad				R	R	R	OGF, MABR	E	NT	D	
<i>I. macrocristatus</i>	Hugh-crested Toad				R	R	R	OGF, MABR	MCA	V	D	
<i>I. valliceps</i>	Southern Gulf Coast Toad	R	R		R	R	R	All land covers	E	LC	S	
<i>Rhinella marina</i>	Cane Toad	R	R		R	R	R	All land covers	CASA	LC	I	
Family Rhinophrynidae												
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	Burrowing Toad	R	P		R	R	R	All land covers	MCA	LC	S	SP
Family Centrolenidae												
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	Fleischmann's Glass Frog	R			R	R	R	ISF, OGF, MABR	CASA	LC	U	

Family Hylidae											
<i>Agalychnis callidryas</i>	Red-eyed Leaf Frog	R	R	R	R	R	ISF, OGF, MABR	CASA	LC	D	
<i>Bromeliohyla bromeliacia</i>	Bromeliad Treefrog		R					E	EN	D	
<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	Hourglass Treefrog	R	R		R	R	OGF	CASA	LC	S	
<i>D. microcephalus</i>	Small-headed Treefrog	R			R	R	All land covers	CASA	LC	I	
<i>Scinax staufferi</i>	Stauffer's Long-nosed Treefrog	P	R	R	R	R	All land covers	MCA	LC	S	
<i>Smilisca baudinii</i>	Mexican Treefrog	R	R		R	R	All land covers	NE	LC	S	
<i>S. cyanosticta</i>	Blue-spotted Mexican Treefrog	R	R		R	R	MABR	MCA	NT	D	
<i>Tlalocohyla loquax</i>	Mahogany Treefrog	R			R	R	ISF, YSF	MCA	LC	S	
<i>T. picta</i>	Painted Treefrog	R	P		R	R	All land covers	MCA	LC	I	
<i>Trachycephalus typhonius</i>	Veined Treefrog	R	R			R	All land covers	CASA	LC	S	
<i>Triprrion petasatus</i>	Yucatecan Casque- headed Treefrog				R			E	LC	S	SP
Family Microhylidae											
<i>Gastrophryne elegans</i>	Elegant Narrow- mouthed Toad	R				R	ISF, OGF, MABR	MCA	LC	S	SP
<i>Hypopachus variolosus</i>	Sheep Frog	R						NE	LC	S	
Family Ranidae											
<i>Lithobates brownorum</i>	Brown's Leopard Frog	R			R	R	All land covers	MCA	LC	S	SP
<i>L. maculatus</i>	Masked Mountain Frog					R	ISF, OGF, MABR	MCA	LC	D	
<i>L. vaillanti</i>	Vaillant's Frog	R	P		R	R	All	CASA	LC	S	
Family Craugastoridae											
<i>Craugastor alfredi</i>	Alfred's Rainfrog	R	R		R	R	MABR	MCA	V	D	
<i>C. laticeps</i>	Broad-headed Rainfrog	R	P		R	R	OGF, MABR	E	NT	U	SP
<i>C. loki</i>	Volcan San Martin Robber Frog		R		R		ISF, OGF, MABR	MCA	LC	D	

<i>C. palenque</i>	Palenque Robber Frog				R	R	OGF, MABR	E	DD	U	
Family Eleutherodactylidae											
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	Leprus Chirping Frog	P	P			R	All land covers	MCA	V	D	
Family Leptodactylidae											
<i>Leptodactylus fragilis</i>	White-lipped Frog	R	P	R	R	R	All land covers	CASA	LC	S	
<i>L. melanonotus</i>	Sabinal Frog	P	P	R	R	R	All land covers	CASA	LC	S	
Family Leiuperidae											
<i>Engystomops pustulosus</i>	Túngara Frog	R						CASA	LC	S	
CLASS REPTILIA											
Order Squamata											
Family Anguidae											
<i>Celestus rozellae</i>	Rozella's Canopy Lizard	R	P	R	R	R	OGF, MABR	MCA	NT	D	SP
Family Gekkonidae											
<i>Hemidactylus frenatus</i>	Common House Gecko			R	R	R	DS	CASA	LC	S	
Family Sphaerodactylidae											
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	Collared Dwarf Gecko	R	R	R	R	R	OGF, MABR	MCA	NYA		SP
<i>S. millepunctatus</i>	Spotted Dwarf Gecko		P	R	R	R	MABR	MCA	NYA		
Family Phyllodactylidae											
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	Turniptail Gecko	P	R	R	R	R	OGF, MABR	CASA	NYA		
Family Eublepharidae											
<i>Coleonyx elegans</i>	Elegant Banded Gecko	P	R	R	R	R	OGF	MCA	NYA		Thr
Family Dactyloidae											
<i>Anolis biporcatus</i>	Giant Green Anole	R	R	R	R	R	ISF, OGF, MABR	CASA	NYA		SP
<i>A. capito</i>	Big-headed Anole	R	R		R	R	MABR	MCA	NYA		
<i>A. lemurinus</i>	Ghost Anole	R	R	R	R	R	All land covers	CASA	NYA		
<i>A. pentaprion</i>	Lichen Anole		R	R	R	R	OGF	MCA	NYA		SP

<i>A. rodriguezi</i>	Rodriguez's Anole	R	R	R	R	R	OGF, ISF, YSF, MABR	MCA	NYA			
<i>A. sericeus</i>	Silky Anole	R	R	R	R	R	DS	MCA	NYA			
<i>A. tropidonotus</i>	Greater Scaly Anole	R	P	R	R			MCA	NYA			
<i>A. uniformis</i>	Lesser Scaly Anole	R		R	R	R	ISF, OGF, MABR	MCA	NYA			
Family Phrynosomatidae												
<i>Sceloporus serrifer</i>	Rough-scaled Lizard		R	R		R			NE	LC	S	
<i>S. teapensis</i>	Teapan Rose-bellied Lizard		P		R	R	DS	MCA	LC	LC	S	
Family Iguanidae												
<i>Ctenosaura similis</i>	Black Iguana				R	R			CASA	LC	S	Thr
<i>Iguana iguana</i>	Common Green Iguana	R	R		R	R	All land covers	CASA	NYA			SP
Family Corytophanidae												
<i>Basiliscus vittatus</i>	Brown Basilisk	R	R		R	R	All land covers	CASA	NYA			
<i>Corytophanes cristatus</i>	Smooth-headed Helmeted Basilisk	R	R		R	R	ISF, OGF, MABR	CASA	NYA			SP
<i>C. hernandezi</i>	Hernandez's Helmeted Basilisk	R	R		R	R		MCA	NYA			SP
<i>Laemanctus longipes</i>	Eastern Casquehead Iguana	P			R	R		MCA	NYA			SP
Family Scincidae												
<i>Marisora unimarginata</i>	Central American Mabuya	P			R	R			CASA	NYA		
<i>Mesoscincus schwartzei</i>	Schwartz's Skink		R	R		R	OGF, MABR	E	LC		S	
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	Sumichrast's Skink	R	P		R	R	OGF, MABR	MCA	NYA			
<i>Scincella cherriei</i>	Brown Forest Skink	R	R		R	R	YSF, ISF, OGF, MABR	CASA	NYA			
Family Teiidae												
<i>Holcosus festivus</i>	Middle American Ameiva	P	R		R	R	OGF, ISF	CASA	NYA			
<i>H. undulatus</i>	Rainbow Ameiva	R	R		R	R	All land covers	CASA	NYA			

Family Xantusidae												
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	Yellow-spotted Tropical Night Lizard	R	R	R	R	R	ISF, OGF, MABR	MCA	NYA			SP
Family Boidae												
<i>Boa constrictor</i>	Boa	R	P	R	R	R	All land covers	CASA	NYA			Thr
Family Colubridae												
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i> <i>visoninum</i>	Four-lined Middle American Earth Snake	P	P	R	R	R	ISF, OGF, MABR	MCA	LC	S		SP
<i>Amastridium sapperi</i>	Rusty-headed Snake			R		R	OGF, MABR	CASA	NYA			
<i>Clelia clelia</i>	Mussurana	R			R	R	ISF, OGF, MABR	CASA	NYA			
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	Mottled-jaw Spot- bellied Snake	P	P	R	R	R	All land covers	MCA	NYA			
<i>C. fissidens</i>	Yellow-bellied Snake	R	P	R	R			CASA	NYA			
<i>C. imperialis</i>	Regal Black-striped Snake	R	P	R	R	R	ISF, OGF, MABR	NE	LC	S		
<i>C. quinquevittatus</i>	Five-striped Snake	R				R		CASA	LC	S		
<i>C. schmidti</i>	Schmidt's Black-striped Snake		R	R				E	LC	S		
<i>Drymarchon corais</i>	Indigo Snake	R		R	R			CASA	LC	S		
<i>D. melanurus</i>	Central American Indigo Snake		R					CASA	LC	S		
<i>Drymobius margaritiferus</i>	Speckled Racer	R	R	R	R	R	All land covers	CASA	NYA			
<i>Geophis carinosus</i>	Keeled Earth Snake			R				MCA	LC	S		
<i>Imantodes cenchoa</i>	Blunthead Tree Snake	R	R	R	R	R	ISF, OGF, MABR	CASA	NYA			SP
<i>I. gemmistratus</i>	Central American Tree Snake	P		R	R			CASA	NYA			SP
<i>Lampropeltis triangulum</i>	Milksnake	R	P	R	R			CASA	NYA			Thr
<i>Leptodeira frenata</i>	Rain Forest Cat-eyed Snake	R		R	R			MCA	LC	S		
<i>L. septentrionalis</i>	Northern Cat-eyed Snake	P	R	R	R	R	OGF, MABR	CASA	NYA			
<i>Leptophis ahaetulla</i>	Green Parrot Snake	R	R	R	R	R	OGF, MABR	CASA	NYA			SP



<i>L. mexicanus</i>	Mexican Parrot Snake	R	P	R	R	R	YSF, ISF, OGF, MABR	CASA	NYA		Thr
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	Common Lizard Eaters	R	P		R	R	ISF, OGF	MCA	LC	S	
<i>Nerodia rhombifer</i>	Diamond-backed Watersnake			R	R			NE	LC	S	
<i>Ninia diademata</i>	Ring-necked Coffee Snake	P		R	R	R	YSF, ISF, OGF	MCA	LC	S	
<i>N. sebae</i>	Red-backed Coffee Snake	P	R	R	R	R	All land covers	CASA	NYA		
<i>Oxybelis aeneus</i>	Brown Vinesnake	P	P		R	R	OGF	CASA	NYA		
<i>O. fulgidus</i>	Green Vinesnake	R			R			CASA	NYA		
<i>Oxyrhopus petola</i>	Calico False Coral Snake	R	R	R	R	R	MABR	MCA	NYA		
<i>Pliocercus elapoides</i>	Variiegated False Coralsnake	P	R	R	R	R	OGF	MCA	LC	S	
<i>Pseudelaphe flavirufa</i>	Tropical Ratsnake					R	OGF	MCA	LC	D	
<i>Pseustes poecilonotus</i>	Puffing Snake	R	R	R	R	R	OGF, MABR	MCA	LC	S	
<i>Rhadinaea decorata</i>	Striped Forest Snake	R	R	R	R			CASA	NYA		
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	Guatemala Neck- banded Snake	P	R	R	R	R	OGF	CASA	NYA		
<i>Senticolis triaspis</i>	Green Ratsnake	R			R	R	OGF	NE	NYA		
<i>Sibon dimidiatus</i>	Slender Snail Sucker	R	P	R	R	R	OGF, MABR	MCA	LC	S	
<i>S. nebulatus</i>	Cloudy Snail Sucker	R		R	R	R	OGF, MARB	CASA	NYA		
<i>Spilotes pullatus</i>	Tropical Tree Snake	R	R		R	R	All land covers	CASA	NYA		
<i>Stenorrhina degenhardii</i>	Degenhardt's Scorpion- eating Snake	R	P	R	R			CASA	NYA		
<i>Stenorrhina freminvillei</i>	Fremenville's Scorpion- eating Snake				R			MCA	LC	S	
<i>Tantilla schistosa</i>	Red Earth Centipede Snake		R					MCA	NYA		
<i>Tantillita lintoni</i>	Linton's Dwarf Short- tailed Snake	P	R			R	ISF, OGF	MCA	NYA		
<i>Thamnophis marcianus</i>	Checkered Gartersnake			R	R			NE	NYA		Thr
<i>Tretanorhinus nigroluteus</i>	Orange-bellied Swamp Snake	P	R		R	R	ISF, OGF	MCA	NYA		

<i>Tropidodipsas sartori</i>	Terrestrial Snail Sucker		P	R		R	OGF	MCA	NYA			SP
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	False Fer-de-Lance	R	R	R	R	R	ISF, OGF, MABR	MCA	NYA			
Family Elapidae												
<i>Micrurus diastema</i>	Variable Coralsnake	R	R		R	R	ISF, OGF	MCA	LC	S		SP
<i>M. elegans</i>	Elegant Coralsnake	R			R			MCA	LC	U		SP
Family Viperidae												
<i>Atropoides mexicanus</i>	Mexican Jumping Pitviper	P	P			R	OGF, MABR	MCA	LC	S		SP
<i>Bothriechis schlegelii</i>	Eyelash Palm Pitviper	P				R	OGF, MABR	CASA	NYA			
<i>Bothrops asper</i>	Lancehead	R	R	R	R	R	All land covers	CASA	NYA			
<i>Crotalus simus</i>	Middle American Rattlesnake	P		R				MCA	NYA			
<i>Porthidium nasutum</i>	Rainforest Hog-nosed Pitviper	R	P		R	R	OGF, MABR	CASA	LC	S		SP
Order Testudines												
Family Emydidae												
<i>Trachemys scripta</i>	Pond Slider	R	P	R	R	R	LAC	NE	LC	S		SP
Family Geomydidae												
<i>Rhinoclemmys areolata</i>	Furrowed Wood Turtle	P		R	R			MCA	NT	D		Thr
Family Kinosternidae												
<i>Kinosternon acutum</i>	Tabasco Mud Turtle	R	P			R	ISF, OGF, MABR	MCA	NT	U		SP
<i>K. leucostomum</i>	White-lipped Mud Turtle	R	P	R	R	R	All land covers	CASA	NYA			SP
<i>Staurotypus triporcatus</i>	Mexican Giant Musk Turtle	R	P	R	R			MCA	NT	U		Thr
Family Dermatemydidae												
<i>Dermatemys mawii</i>	Central American River Turtle	R	R	R		R	LAC	MCA	CE	D		End
Family Chelydridae												
<i>Chelydra rossignonii</i>	Central American Snapping Turtle	R	P	R	R	R	LAC	CASA	LC	S		SP

Order Crocodylia

Family Crocodylidae

<i>Crocodylus acutus</i>	American Crocodile	R	P	R	R	LAC	NE	V	I	SP
<i>C. moreletii</i>	Morelet's Crocodile	R	P	R			MCA	NT	S	SP

<sup>a</sup>Previous records: 1. Lazcano-Barrero et al. [16]; 2. Ferreira-García and Canseco-Márquez [17]; 3. Paredes-León and Reynoso [25, 26, 27, 28] and Percino-Daniel et al. [30, 31]; 4. Lee [15]; 5. “Colección Nacional de Anfibios y Reptiles”, “Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias” (UNAM) and Global Biodiversity Information Facility [35] and HerpNet database [38]. We indicate the species recorded (R) or cited as probable (P) in each of these sources.

<sup>b</sup>Species recorded (R) in the present study. The habitat types in which they were recorded are: YSF (young secondary forest, 1-4 years); ISF (intermediate secondary forest, 10-25 years); OGF (old-growth forest fragments); MABR (continuous forest of the Montes Azules Biosphere Reserve), DS (disturbed sites, such as pastures, croplands, and urban settlements); LAC (Lacantúm River).

<sup>c</sup>Distribution: Endemic species for the Mayan Forest (E); Mexico and Central America (MCA); Mexico, Central America to South America (CASA); NE with Nearctic affinities.

<sup>d</sup>IUCN conservation status: NYA, not yet assessed; DD, data deficient; LC, least concern; NT, near threatened; VU, vulnerable; EN, endangered; CR, critically endangered. IUCN population trends: S, stable; D, decreasing; U, Needs updating unknown, or I, increasing. Mexican government (based on the NOM-059-ECOL-2010): SP, Special protection; Thr, Threatened; End, endangered.

## **CAPÍTULO 2**

**RECOVERY OF AMPHIBIAN AND REPTILE**

**ASSEMBLAGES OVER SECONDARY FOREST**

**SUCCESSION IN A TROPICAL RAINFOREST REGION**

## Recovery of Amphibian and Reptile Assemblages During Old-Field Succession of Tropical Rain Forests

Omar Hernández-Ordóñez<sup>1,2</sup>, Nicolas Urbina-Cardona<sup>3</sup>, and Miguel Martínez-Ramos<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Antigua carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, Mexico

<sup>2</sup> Postgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, Mexico

<sup>3</sup> Ecology and Territory Department, School of Rural and Environmental Studies, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

### ABSTRACT

Conversion of tropical forests to agriculture affects vertebrate assemblages, but we do not know how fast or to what extent these assemblages recover after field abandonment. We addressed this question by examining amphibians and reptiles in secondary forests in southeastern Mexico. We used chronosequence data (12 secondary forests fallow for 1–23 yr and 3 old-growth forest sites) to analyze successional trajectories and estimate recovery times of assemblage attributes for amphibians and reptiles. We conducted 6 surveys at each site over 14 mo (1200 person-hours) and recorded 1552 individuals, including 25 species of amphibians and 36 of reptiles, representing 96 and 74 percent of the expected regional number of species, respectively. Abundance, species richness, and species diversity of amphibians increased rapidly with successional age, approaching old-growth forest values in < 30 yr. Species richness and species diversity of reptiles reached old-growth forest values in < 20 yr. By contrast, the abundance of reptiles and the assemblage composition of amphibians and reptiles recovered more slowly. Along the chronosequence, we observed more species replacement in reptile assemblages than in amphibian assemblages. Several species in the old-growth forest were absent from secondary forests. Dispersal limitation and harsh conditions prevailing in open sites and early successional environments appear to preclude colonization by old-growth forest species. Furthermore, short fallow periods and isolation of forest remnants lead to the formation of new assemblages dominated by species favored by human disturbances.

Abstract in Spanish is available in the online version of this article.

*Key words:* biodiversity; chronosequence; conservation; herpetofauna; Mexico; secondary succession.

THE CONVERSION OF TROPICAL RAIN FORESTS TO AGRICULTURE DRIVES LOSS OF BIODIVERSITY (Geist & Lambin 2002). However, soil degradation and socioeconomic issues frequently cause farmers to abandon agricultural fields (Brown & Lugo 1990). Succession in abandoned fields may lead to secondary forests (Chazdon *et al.* 2007), which now dominate landscapes worldwide (Aide *et al.* 2013) and cover most of the forested areas in the humid tropics (Stokstad 2008). The conservation value of secondary forests is debated (Wright & Muller-Landau 2006, Gardner *et al.* 2007a, Laurance 2007, Melo *et al.* 2013).

Old-field succession is important in forest habitat recovery for many animal species, but most studies focus on plant species succession (Chazdon *et al.* 2007). Gaps remain in our knowledge of succession in vertebrate assemblages (Dunn 2004, Bowen *et al.* 2007, Dent & Wright 2009). Furthermore, mammals, birds, amphibians, and reptiles play key ecological roles as herbivores, pollinators, seed dispersers, and natural enemies in tropical forests (Wright 2003, Valencia-Aguilar *et al.* 2013). Therefore, vertebrates

can influence succession by changing the abundance and diversity of plant assemblages (Ávila-Cabadilla *et al.* 2012, de la Peña-Cuéllar *et al.* 2012).

Their ectothermic nature makes the behavior and demography of amphibians and reptiles more sensitive to changes in environmental conditions compared to endothermic vertebrates (Owen 1989, Navas & Otani 2007). In addition, compared to birds and mammals, amphibians and reptiles are relatively stationary and show high levels of philopatry, that is, site fidelity (Becker *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2007b). These attributes make herpetofauna particularly vulnerable to habitat disturbance. They are now the most threatened vertebrates because of anthropogenic disturbance to their natural habitats (Stuart *et al.* 2008, Böhm *et al.* 2013).

In tropical landscapes, the amphibian and reptile assemblages in old-growth forest habitats are severely modified by forest fragmentation and agricultural practices (Tocher *et al.* 1997a,b, Urbina-Cardona *et al.* 2006, Cabrera-Guzmán & Reynoso 2012). It is unknown, however, how quickly and extensively these assemblages recover after land abandonment and the cessation of cultivation (Bowen *et al.* 2007, Dent & Wright 2009). During secondary succession in plant assemblages, abundance and

Received 10 February 2014; revision accepted 3 December 2014.

<sup>4</sup>Corresponding author; e-mail: mmartinez@cicco.unam.mx

© 2015 The Association for Tropical Biology and Conservation

1

species diversity recover faster than composition (Chazdon *et al.* 2007). Such successional dynamics in vertebrate assemblages in general, and in amphibian and reptile assemblages in particular, remain to be understood.

Here, we used a chronosequence of secondary forests (1–23 yr old) and old-growth forest sites from southeastern Mexico to analyze successional changes in assemblages of amphibians and reptiles. Using regression models and multivariate analysis, we estimated recovery times for a set of assemblage attributes (abundance, species richness, and species diversity) and composition. Specifically, we asked the following: (1) whether amphibians and reptiles exhibit discernible changes in their attributes and composition during the first two decades of secondary forest succession. (2) If so, how fast do such attributes and the composition recover with respect to reference old-growth forest sites? (3) Do such recovery times differ between amphibian and reptile assemblages? And (4) do secondary forests have a higher

conservation value for amphibian and reptile species than previously acknowledged?

## METHODS

**STUDY AREA.**—We conducted the study in the Biosphere Reserve of Montes Azules (MABR) and the nearby rural region of Marqués de Comillas (16°05' and 16°57' N, 90°45' and 91°30' W), southeastern Mexico (Fig. 1A and B). MABR has annual precipitation of about 3000 mm, annual mean temperature of 25°C (van Breugel *et al.* 2006), and vegetation typical of a tropical rain forest (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002). Currently, cattle pastures, crops, and secondary forests account for > 50 percent of the landscape area in Marqués de Comillas (Couturier *et al.* 2012).

**SAMPLING PROTOCOL.**—We used a chronosequence of secondary and old-growth forest (OGF) sites to study successional changes

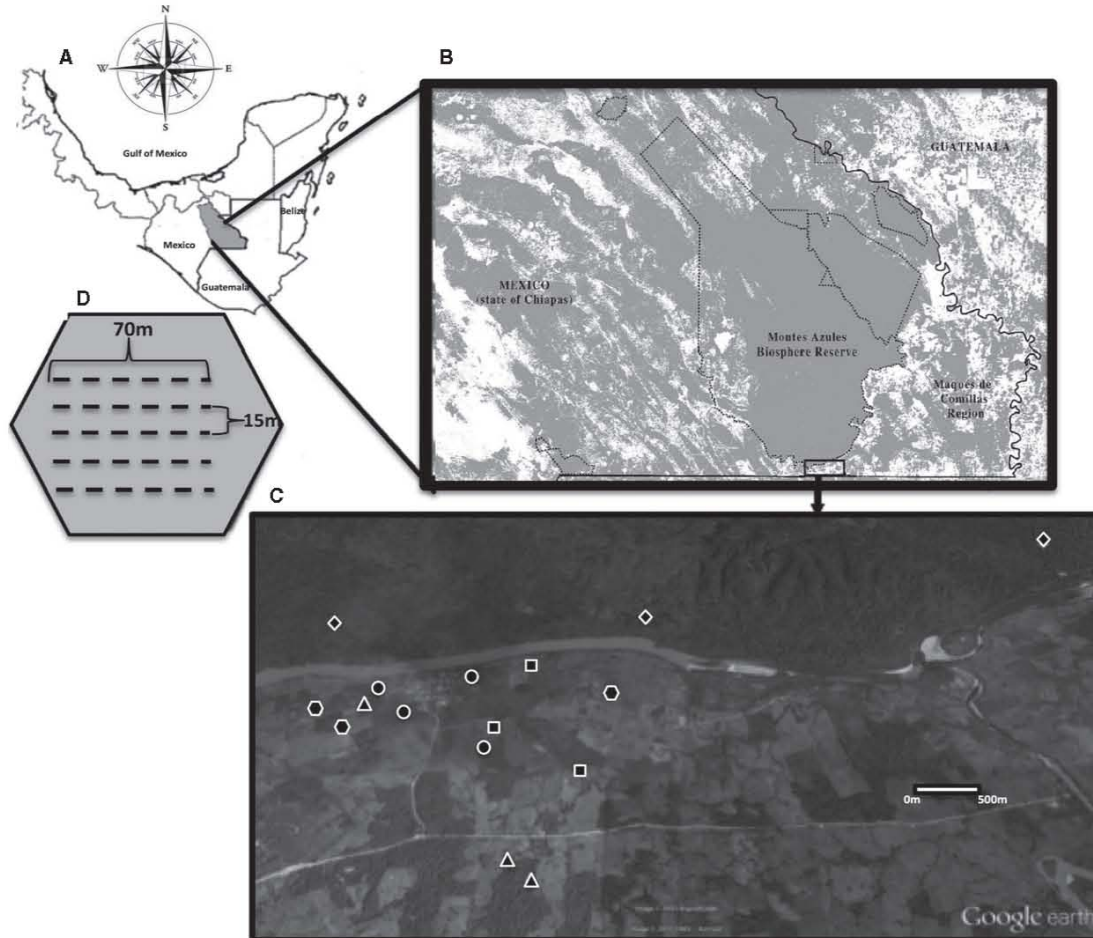


FIGURE 1. Study site location in southeastern Mexico. (A) Selva Lacandona study area. (B) Location of the study sites; forested areas are in gray and non-forested areas in white; and dotted lines enclose natural protected areas. (C) Symbols correspond to sites in different fallow age categories: 1–2 yr, squares; 4–7 yr, triangles; 9–14 yr, circles; 17–23 yr, hexagons; and old-growth forest, rhombus. (D) Transect design on each secondary forest site.

of amphibian and reptile assemblages. The chronosequence substitutes space for time and assumes that chronosequence (static) trajectories mimic the successional dynamics taking place in disturbed sites (but see Johnson & Miyanishi 2008). In February 2007, we selected 12 abandoned agricultural fields (Fig. 1C) with fallow ages ranging from 1 to 23 yr and with areas varying between 1 and 10 ha. Landowners provided us with the year of abandonment for each study site, as described in van Breugel *et al.* (2006). Additionally, we selected three OGF sites, without any evidence of recent human disturbance, as reference sites within the MABR. These OGF sites were > 3 km apart. All fifteen study sites were 115–300 m asl and on low elevation hills with sandy or clay soils. The secondary forest sites had a similar agriculture background (cornfields) and surrounding matrix (cattle pastures, old-growth forest remnants, secondary forests of different ages, and other crop fields).

We sampled amphibians and reptiles via visual encounter survey (VES), which is widely used in tropical herpetofaunal assemblage studies (Crump & Scott 1994) and is more effective than quadrants and drift fences (Doan 2003). Considering the small size of our secondary forests, and to reduce sampling redundancy, we established five parallel linear transects at each site (75 total) of 70 m long and 2 m wide, separated by 15 m (Fig. 1D). We surveyed these transects by walking straight along a central line and looking for amphibians and reptiles. Our sampling covered a maximum of 2 m above ground. Therefore, our study focused on species that use the forest understory. Every transect was sampled by two persons, each person investing 40 min during the day (between 1000 and 1400 h) and 40 min during the night (between 1900 and 2300 h) to include the peak hours of amphibian and reptile activity (Jones 1986). We repeated this sampling six times between April 2007 and June 2008 (during a 14-mo period) for a total of 1200 person-hours (80 person-hours per site). Overall, 69 percent of the sampling days were sunny and the rest were cloudy (10%) or rainy (21%). By contrast, 51 percent of the sampling nights were rainy or cloudy (22%), and a few had a clear sky (27%).

To avoid bias in quantification of species abundance, we marked recorded reptiles according to Mellor *et al.* (2004): using permanent ink on lizards, drilling through shell scales in turtles, and removing ventral scales in snakes. We photographed each amphibian and used morphological characteristics (*e.g.*, size and color patterns) to identify them at the individual level as suggested by Kenyon *et al.* (2009). Species of amphibians and reptiles were identified based on field guides (Lee 1996, Campbell 1998). Taxonomic names for amphibians followed the nomenclature of Frost (2014), and names for reptiles followed Flores-Villela and Canseco-Márquez (2004) and Uetz (2014). Specimens were collected under permit SGPA/DGVS/02132 from SEMARNAT (Environmental Ministry of Government of Mexico) and deposited in the National Collection of Amphibians and Reptiles of the Institute of Biology, National Autonomous University of Mexico.

ENVIRONMENTAL CONDITIONS.—For each of the 15 studied sites, we quantified several environmental and vegetation variables.

During the animal surveys, air temperature and relative humidity were measured at the center of each site with a HOBO Pro v.2 (Onset Data logger), installed at 1.5 m above ground. We recorded humidity and temperature data (minimum and maximum) over 6 periods of 15 d each over 14 mo. In each of the 5 transects per site (see above), we delimited a 2 m × 2 m quadrant to quantify vegetation characteristics including the following: percentage of forest floor covered by litterfall, the number of non-woody plants (*e.g.*, ferns, palms, aroids), percentage of ground area covered by graminoids and herbaceous creepers, and the abundance of woody stems (> 50 cm height) in three DBH (diameter at breast height in centimeters) categories: < 3.0, 3.1 to 30, and > 30. Additionally, we quantified the distance of each site to the nearest OGF remnant (as a possible source of animals). Finally, we recorded the presence/absence of streams and ponds within each site and the distance from the nearest water body to the center of the sampling area. Appendix S1 shows the values for these environmental and vegetation variables.

DATA ANALYSES.—To assess sampling efficiency, completeness, and species richness of our faunal inventories, we combined data from the 6 surveys and grouped the 12 secondary forest sites into 4 *a priori* successional categories (fallow age in yr): 1–2, 4–7, 9–14, and 17–23, with three sites per category. The OGF sites represented a fifth successional category. The difference in time span between these categories resulted from our interest in detecting fine-scale changes in herpetofaunal attributes that occur during the first 1 or 2 yr after abandonment, as documented in related studies with amphibians and reptiles (*e.g.*, Rios-López & Aide 2007) and tree assemblages (*e.g.*, van Breugel *et al.* 2006). We calculated the nonparametric species estimators Mao Tau, ACE, and Chao-2 using EstimateS v.8.0 (Colwell 2006) per successional category, forest type (secondary forest vs. OGF), and lumping all sites. Mao Tau provides the number of species recorded in the sample, and Chao2 and ACE are estimators of the expected real number of species in that sample based on abundance data (Colwell & Coddington 1994). Our sampled sizes per successional category were very low for performing a rarefaction analysis of species richness. We calculated rarefied species richness per forest type using the minimum number of individuals recorded in either forest type as rarefying criterion in EcoSim v.7.72.

Using data from our 15 secondary forest sites, we analyzed successional trajectories for assemblage size, species richness, and species diversity of amphibians and reptiles separately. We used regression analysis considering fallow age as the single independent variable and assemblage attributes as response variables. We defined assemblage size as the number of individuals recorded per site in 80 person-hours, species richness as the number of species recorded per site in 80 person-hours, and species diversity as the number of species combined with the relative abundance of each species recorded per site in 80 person-hours. We quantified species diversity using the index  ${}^1D$  (exponential of Shannon's entropy), which weighs each species according to its abundance in the assemblage, and, hence, can be interpreted as

the number of ‘common’ species in the assemblage (Jost 2006, Jost 2010). We tested different general linear models and selected the one with biological meaning, higher  $r^2$ , and fewest parameters. For continuous variables we used normal error and identical link function; for count variables (assemblage size and species richness), we used Poisson error and logarithmic link function (Crawley 1993). For each attribute, we used the selected model to estimate by extrapolation the time required to reach the observed OGF mean value, a method developed for successional tropical tree communities (L. Poorter, pers. comm.).

To detail the changes in assemblage attributes along the chronosequence, we constructed species-rank curves (SRC) per successional category. We plotted relative abundance of each species ( $PA_i$ ), on a logarithmic scale, against species rank ( $SR_i$ , species ordered from the most to the least abundant; Magurran 2004) and adjusted the resulting curves by regression to a geometric model [ $\log_{10}(PA_i)$  vs.  $SR_i$ ] or a Zipf model [ $\log_{10}(PA_i)$  vs.  $\log_{10}(SR_i)$ ], as these models appropriately describe species-rank curves for a wide range of assemblages (Magurran 2004). The slope of SRC expresses the evenness in abundance among species within an assemblage. To test differences in evenness among successional categories, we performed analyses of covariance (ANCOVA), considering the logarithm of  $PA_i$  as a dependent variable,  $SR_i$  as a regressor, and the successional category as a factor (five levels).

We used non-metric multidimensional scaling analysis (NMS), hierarchical cluster analysis, multi-response permutation procedure (MRPP), and indicator species analysis to evaluate changes in assemblage composition along the studied chronosequence, following criteria given by McCune and Grace (2002) and Rios-López and Aide (2007). Appendix S2 has a detailed description of the procedure we followed to detect groups of sites differing in composition and to identify species characterizing each group. Finally, to assess the effect of environmental characteristics on changes in assemblage attributes and composition, we used a PCA to reduce the 13 environmental variables measured at our 15 study sites (Appendix S1) into a few composite variables (axes). We then used Spearman rank correlation to assess pairwise relationships between the main PCA axes, assemblage attributes, and environmental variables. Relationships between assemblage attributes and the distance to the nearest OGF remnant and patch area were analyzed separately for the secondary forest sites.

## RESULTS

**SAMPLING EFFORT**—We recorded 419 amphibian individuals representing 25 species and 1333 reptile individuals representing 36 species (Appendix S3). Completeness of our whole species inventories (all sites included) was > 90 percent for amphibians and > 70 percent for reptiles (Table 1). For amphibians, completeness was almost 100 percent for secondary forest as a whole but < 86 percent for OGF. Completeness was low for some successional categories, especially for reptiles. Rarefied species richness of amphibians was lower in the secondary than in the OGF sites,

while that of reptiles was similar in both forest types (Table 1). Fewer amphibian species were exclusive to secondary forest (28% of total species) than to OGF (32%). We found the opposite for reptiles: 33 percent of total species were exclusive to secondary forest and 28 percent to OGF (Table 1; Appendix S3).

The percentage of species shared by secondary forest and OGF sites increased with fallow age, both for amphibians and for reptiles (Table 1). The number of rare amphibian and reptile species (with 1 to 2 individuals per successional category) did not change significantly among successional categories.

**SUCCESSIONAL TRAJECTORIES**—Assemblage size of amphibians showed a U-shaped relationship with fallow age (Fig. 2A). Two younger sites (< 3 yr) exhibited high assemblage sizes because of the high abundance of the frogs *Smilisca baudinii* and *Lithobates vaillanti*, which represented > 50 percent of the total individuals in those sites. A polynomial model predicted a recovery time of < 30 yr for amphibian assemblage size (Table 2). For reptiles, assemblage size did not vary with fallow age (Fig. 2B). Overall, the mean assemblage size for reptiles of secondary forests ( $74.6 \pm 3.3$ ) was half ( $t = 8.01$ ,  $P < 0.01$ ) that in OGF ( $133.3 \pm 7.8$ ), suggesting a long recovery time.

Amphibian species richness (Fig. 2C) and species diversity (Fig. 2C) increased with fallow age, approaching the OGF value in < 30 yr (Table 2). Reptile species richness did not vary with fallow age but two of the three older secondary forest sites were within the variation of the OGF sites (Fig. 2D), suggesting that this attribute recovers quickly. Reptile species diversity increased asymptotically with fallow age (Fig. 2F) reaching the OGF value in less than 5 yr (Table 2).

Amphibian assemblages showed a geometric SRC in all successional categories (Fig. 3A). The slope of the curve varied among successional categories ( $F_{4,55} = 4.5$ ,  $P = 0.003$ ), with the younger category showing lower evenness and OGF the higher one. *Smilisca baudinii* was consistently the dominant or codominant species at the secondary forest sites, but its abundance was notably lower in OGF. We observed a similar pattern for *Lithobates vaillanti* and, to a lesser degree, for *Scinax staufferi*. Some species in the secondary forest sites were more abundant in OGF, for example, *Bolitoglossa rufescens*, *B. mulleri*, *Inciлис valliceps*, and *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Appendix S3). Different species were dominant in OGF, mostly *Craugastor laticeps*, *Bolitoglossa rufescens*, and *C. palenque*.

Reptile assemblages exhibited Zipf SRC with low evenness (*i.e.*, steep slopes) in all successional categories (Fig. 3B). The slope of the curve differed among successional categories ( $F_{4,88} = 6.7$ ,  $P = 0.0001$ ), indicating that evenness increased with succession. The dominant species changed along the chronosequence. *Anolis sericeus* was dominant in the younger successional category and was replaced by *A. lemurinus* and later by *A. uniformis* in older categories. Furthermore, we found *Sceloporus teapensis* and *Leptophis mexicanus* mainly in the younger sites (Appendix S3) and *Drymobius margaritiferus*, *Holeosus festivus*, and *Bothrops asper* mostly in secondary forests, while *Lepidophyma flavimaculatum*, *Corytophanes cristatus*, and *Imantodes cenchoa* were most abundant in



TABLE 1. Species richness components of amphibian and reptile assemblages recorded along a chronosequence of secondary forest and old-growth forest sites in southeastern Mexico. Data are shown for four successional categories (years) and old-growth forest (OGF) sites. Additionally, grouped data for all secondary forest (SF) and OGF sites are provided. In the Species observed column, species richness rarefied to the same sample size (N = 146 for amphibians and N = 400 for reptiles) in both forest types is shown. Confidence intervals (in parenthesis) are shown only for SF, which had a higher sample size than that used for rarefaction.

Amphibians										Reptiles				
Category	Species observed <sup>1</sup>	Exclusive species <sup>2</sup>	Rare species <sup>3</sup>	Old-growth forest (%) <sup>4</sup>	ACE (%) <sup>5</sup>	Chao 2 (%) <sup>6</sup>	Species observed <sup>1</sup>	Exclusive species <sup>2</sup>	Rare species <sup>3</sup>	Old-growth forest (%) <sup>4</sup>	ACE (%) <sup>5</sup>	Chao 2 (%) <sup>6</sup>		
1-2	8 <sup>a</sup>	0	1	22	97.1	94.1	13 <sup>a</sup>	1	7	25	70.1	67.5		
4-7	10 <sup>a</sup>	0	6	39	86.6	71.4	19 <sup>ab</sup>	1	9	46	68.2	64		
9-14	11 <sup>a</sup>	0	3	33	91.6	93.7	17 <sup>a</sup>	0	10	46	55.4	33.3		
17-23	14 <sup>b</sup>	2	4	55	85.9	63.6	20 <sup>ab</sup>	2	8	62	79.9	88.9		
SF	16.5 (15-17)	7	1	55	99.4	100	22.2 (19-25)	12	5	58	92.9	86.6		
OGF	18 <sup>b</sup>	8	6	100	85.3	76.7	24 <sup>b</sup>	10	11	100	72.5	78.9		
Total	25	-	3	-	95.2	91.7	36	-	14	-	83	74.2		

<sup>1</sup>Species observed indicates the number of recorded species according to the Mao Tau index; successional categories not sharing same letter differ significantly ( $P < 0.05$ ).

<sup>2</sup>Exclusive species are the number of species that were recorded only in a given successional category.

<sup>3</sup>Rare species are the number of species with 1 or 2 individuals per successional category.

<sup>4</sup>Old-growth forest (%) indicates the percentage of the total species recorded in the old-growth sites also recorded in a given secondary forest category.

<sup>5</sup>Completeness ACE: the percentage represented by the recorded species with respect to the expected number of species predicted by the abundance coverage estimator.

<sup>6</sup>Completeness Chao-2: the percentage of the recorded species with respect to the expected number of species predicted by the Chao-2 estimator.

OGF. In OGF sites, we also found unique species, such as *A. capito*, *Oxyrhobus petolaris*, *Porthidium nasutum*, and *Adelphicos quadri-  
virgatum*.

Three main dimensions of the NMS analysis for amphibian assemblages accounted for 85 percent of total variation: dimension-1 explained 71 percent, dimension-2 12 percent, and dimension-3 3 percent. Dimension-1 was positively related to fallow age ( $r^2 = 0.58$ ,  $P < 0.01$ ). The MRPP analysis grouped sites with similar within-group homogeneity ( $A = 0.26$ ;  $P < 0.0001$ ): 1-7 yr, 9-14 yr, 17-23 yr, and OGF sites (Fig. 4A). The indicator species analysis (ISA) showed that *Rhinella marina* characterized the secondary forests with fallow ages of 1-7 yr, *Eleutherodactylus leprus* and *Tlalocohyla loquax* those of 17-23 yr, and *Craugastor palenque*, *C. laticeps*, *Gastrophryne usta*, and *Hyalinobatrachium fleischmanni* of the OGF sites.

For reptile assemblages, two NMS dimensions explained 96 percent of total variation: dimension-1 explained 93 percent and dimension-2 explained 4 percent. Dimension-1 was positively related to fallow age ( $r^2 = 0.61$ ,  $P < 0.01$ ). MRPP analysis identified three groups of sites ( $A = 0.35$ ;  $P < 0.0001$ ; Fig. 4B). ISA showed that *Anolis sericeus*, *Sceloporus teapensis*, and *Basiliscus vittatus* were representative of secondary forests of 1-2 yr, *Anolis lemurinus* of those of 7-23 yr, and *Anolis uniformis*, *Corytophanes cristatus*, *Lepidophyma flavimaculatum*, *Scincella cherriei*, and *Coniophanes bipunctatus* of the OGF sites.

EFFECTS OF ENVIRONMENTAL FACTORS.—Three main PCA axes explained 65 percent of the total environmental variation. PCA axis-1 explained 35 percent, axis-2 18 percent, and axis-3 13 percent. Humidity, abundance of small and large woody plants, and presence of streams were positively related to axis-1, while temperature and distance to streams were negatively related to this axis (Appendix S4). Both percentage of forest floor covered by herbaceous plants and presence of ponds were positively related to axis-2, while abundance of medium-sized woody stems and distance to ponds were negatively related to axis-2. No environmental variable was related to axis-3. For amphibians, species richness and species diversity were positively related to axis-1, while assemblage size was positively related to axis-1 and axis-2 (Appendix S4). For reptiles, species richness was positively related to axis-1 and assemblage size was positively related to axis-2. We detected no relationships between assemblage attributes and distance to the nearest OGF remnant or with patch area.

## DISCUSSION

Our results document successional changes in amphibian and reptile assemblages along the studied chronosequence sites. We found significant replacement of species, particularly in the reptile assemblages, showing that habitat suitability for species varies along succession. Assemblage size recovered faster for amphibians than for reptiles, while species richness and species diversity recovered faster than composition in both amphibian and reptile assemblages. Besides fallow age, the presence of water bodies

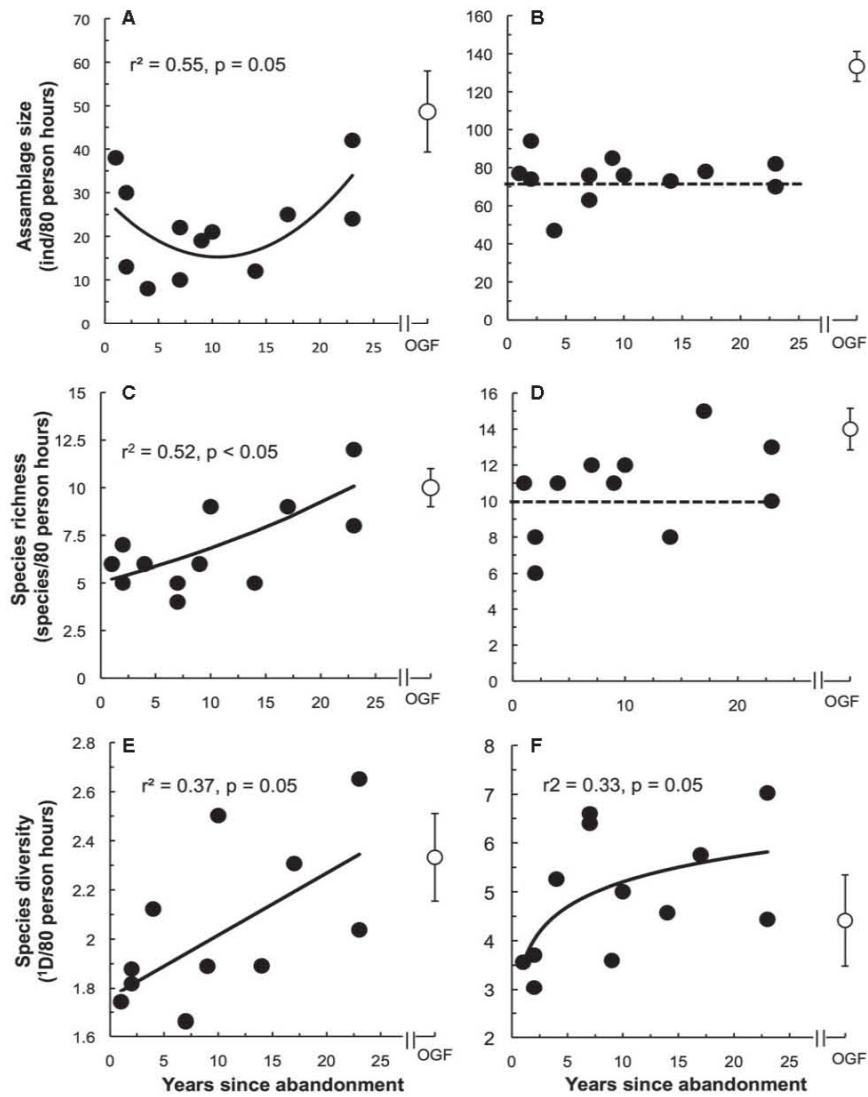


FIGURE 2. Successional trajectories of different assemblage attributes of amphibians and reptiles in abandoned cornfields in southeastern Mexico. Assemblage size: (A) amphibians, (B) reptiles. Species richness: (C) amphibians, (D) reptiles. Species diversity ( ${}^1D$ , Shannon exponential): (E) amphibians, (F) reptiles. White dots indicate mean values for old-growth forest (OGF) sites and vertical lines one standard error. Significant ( $*P < 0.05$ ) adjusted general linear models are indicated by continuous curves, and  $r^2$  and  $P$  values are shown inset; when neither model was significant, the overall mean value is indicated as a dashed horizontal line.

also positively affected assemblage size and diversity of amphibians and reptiles, indicating that streams and ponds provide critical resources in the tough environments prevalent during early forest succession (Suazo-Ortuño *et al.* 2011). Therefore, ensuring the persistence of secondary forests and water bodies is important for conservation of amphibians and reptiles in agricultural landscapes.

**SAMPLING EFFORT AND COMPLETENESS.**—Our high levels of completeness indicate that our sampling effort was adequate (*sensu*

Soberón & Llorente 1993) and comparable to those of other studies (Pineda & Halffter 2004, Gardner *et al.* 2007c, Suazo-Ortuño *et al.* 2008). Two important methodological considerations could affect our succession pattern results, however. First, the sampling was restricted to the first two meters above ground, which could exclude animals at higher canopy heights, especially in our older secondary forest and OGF sites. Second, static chronosequence trajectories often do not match actual successional dynamics (Chazdon *et al.* 2007, Johnson & Miyanishi 2008). Nonetheless, chronosequence studies are scarce for vertebrates

TABLE 2. Recovery times for assemblage attributes of amphibian and reptile assemblages predicted by general linear models adjusted to chronosequence data obtained in Marqués de Comillas, southeastern Mexico. For each attribute, the best model and the corresponding parameter values are provided. The regression coefficient ( $r^2$ ), F (for species diversity) or  $\chi^2$  (for assemblage size and species richness) values and their significance level (P) are also provided. Recovery time was estimated by solving for age in the equation models, considering the mean value of that attribute recorded in old-growth forest sites (OGF). The standard error (SE) of this mean is also provided. Estimated values are for 700 m<sup>2</sup>, considering a sampling effort of 80 h per person.

Assemblage/attribute	Model	$r^2$	F or $\chi^2$	P	OGF, mean $\pm$ SE	Recovery time (yr)
Amphibians						
Assemblage size (AS)	AD = $\exp(3.38 - 0.115 \cdot \text{Age} + 0.0053 \cdot \text{Age}^2)$	0.55	20.95	<0.001	48.7 $\pm$ 16.2	28
Species richness (SR)	SR = $\exp(1.62 + 0.03 \cdot \text{Age})$	0.52	9.16	0.002	10.0 $\pm$ 1.7	26
Species diversity ( <sup>1</sup> D)	<sup>1</sup> D = 0.03 Age + 1.8	0.37	5.83	0.036	2.3 $\pm$ 0.2	23
Reptiles						
Assemblage size (AS)	—	—	—	—	133.3 $\pm$ 7.8	Undetermined
Species richness (SR)	—	—	—	—	14.0 $\pm$ 1.2	20 <sup>a</sup>
Species diversity ( <sup>1</sup> D)	<sup>1</sup> D = 0.74Ln(Age) + 3.50	0.33	4.90	0.050	4.4 $\pm$ 0.9	4

<sup>a</sup>Estimate based on the overlap of the values recorded in the older secondary forest sites with confidence intervals for the old-growth forest sites.

(Dent & Wright 2009) and can provide an initial approach to the study of successional dynamics, which may encompass decades or even centuries (Lebrija-Trejos *et al.* 2010).

**SUCCESSIONAL TRAJECTORIES AND RECOVERY TIMES FOR ABUNDANCE AND DIVERSITY.**—Amphibian and reptile assemblages rapidly increased in species richness and species diversity along the chronosequence, reaching OGF values in less than three decades. Studies on other successional tropical systems reported similar results (Appendix S5). Using data from these studies, we calculated that species richness values in secondary forests  $\leq$  40 yr old were, on average, between 77 percent (reptiles) and 100 percent (amphibians) similar to those recorded in reference OGF sites. In addition, Ríos-López and Aide (2007) documented a successional increase of 3 to 7 amphibian and reptile species in just 13 mo. Such a fast recovery can be caused by increases in environmental heterogeneity and in the number of microhabitats available for species as forest succession progresses (Suazo-Ortuño *et al.* 2008). The increase in amphibian and reptile richness and species diversity with the abundance of small and large woody plants supports this idea (Appendix S4). For the same successional system used here, van Breugel *et al.* (2006) showed that structural complexity of the secondary forest, and hence microhabitat variability, increases rapidly over the first decade of succession.

The fast recovery in amphibian assemblage size (Table 2) is consistent with other studies. On average, secondary forests  $\leq$  40 yr old showed amphibian abundances similar to those recorded in reference OGF sites (Appendix S5). As we documented, however, this fast recovery also depended on the presence of water bodies, as did species richness and species diversity of amphibians and reptiles. Such results illustrate the importance of streams and ponds for the persistence of abundant and diverse assemblages of these animals. Several amphibian species use water bodies to breed, and these habitats also help amphibians and reptiles cope with the harsh conditions in open sites and young successional environments.

By contrast, reptile assemblage size did not vary with fallow age, and three decades after field abandonment, it was far from the OGF value. To assess whether reptile abundance recovers over long time periods, it is necessary to study secondary forests older than those in our chronosequence. Unfortunately, such secondary forests remain rare in the study region because land-use dynamics limit forest ages to  $<$  20 yr (van Breugel *et al.* 2006). Other studies have found that after 20 yr of forest succession, reptile abundance is 10–77 percent lower than in OGF sites (Appendix S5). The sharp decline in populations of OGF-specialist species under the harsh conditions of young secondary forests partially explains the low abundance of reptiles in those successional habitats (Luja *et al.* 2008). *Anolis uniformis*, a reptile linked to humid closed-canopy forest areas (Urbina-Cardona *et al.* 2006, Urbina-Cardona & Reynoso 2011), declined in abundance from the OGF sites (62% of total reptiles) to the youngest successional category, where it was absent (Fig. 3B). The codominant OGF species *Lepidophyma flavimaculatum* showed a similar decline (Appendix S3). Whether physiological and dispersal limitations, high rates of predation, diseases, and/or low resource levels cause the low abundance of these species in the secondary forests needs further study.

**SUCCESSIONAL TRAJECTORIES AND RECOVERY OF SPECIES COMPOSITION.**—Composition of amphibian and reptile assemblages showed low recovery. Other studies have also found that composition recovery proceeds slowly. Secondary forests with fallow ages comparable to our older ones (23 yr old) shared only 42–75 percent of the amphibian species found in OGF sites (Appendix S5). This figure was 48–85 percent for reptiles. Our species similarity values (55% amphibians, 58% reptiles; Table 1) fall within these ranges. Thus, these findings strongly support the idea that recovery of composition is difficult during secondary forest succession.

Slow recovery times reflect the difficulty in returning to the historical composition once forests are converted to agricultural

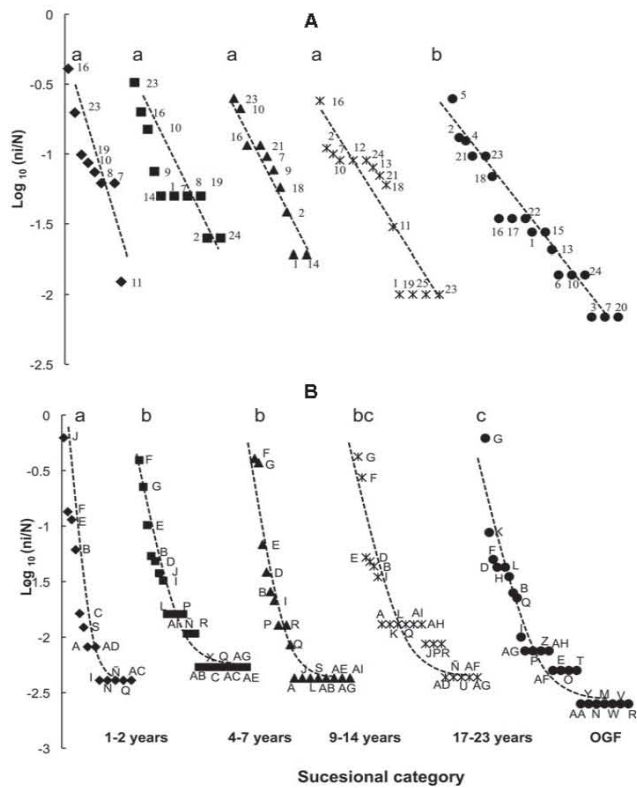


FIGURE 3. Species-rank abundance curves for (A) amphibian and (B) reptile assemblages, along five successional categories of abandoned cornfields and old-growth forest sites in southeastern Mexico. Symbols correspond to sites in different fallow age categories: rhombus, 1–2 yr; squares, 4–7 yr; triangles, 9–14 yr; asterisks, 17–23 yr; and circles, old-growth forest. Numbers correspond to amphibian species and letters to reptile species; the species name for each code is indicated in Appendix S3. Dashed lines correspond to adjusted regression models, exponential for amphibian assemblages and power ( $\log_{10}\log_{10}$ ) for reptile assemblages.

fields. Land-use practices and human activities in secondary forests severely reduce the abundance of amphibian and reptile species otherwise abundant in OGF. In addition, physiological, behavioral, and demographic constrictions, and antagonistic biotic interactions can limit OGF species when colonizing young successional environments. For example, the salamander *Oedipina elongata*, the frog *Incilius macrocristatus*, and particularly the dominant frog species *Craugastor*, which we recorded only in the OGF, are highly sensitive to human disturbances (Heinen 1992, Pearman 1997, Urbina-Cardona & Reynoso 2011). This is also the case for salamander species of genus *Bolitoglossa* (Urbina-Cardona *et al.* 2012) and frogs of the Microhylidae family (Lee 1996, Cedeño-Vázquez *et al.* 2006), which were abundant in the OGF but not in the secondary forest. Most of these species are specialized to microhabitats found only in OGF (Heinen 1992) and have small bodies; additionally, several have ovoviviparous reproduction and have narrow diet breadth (Suazo-Ortuño *et al.*

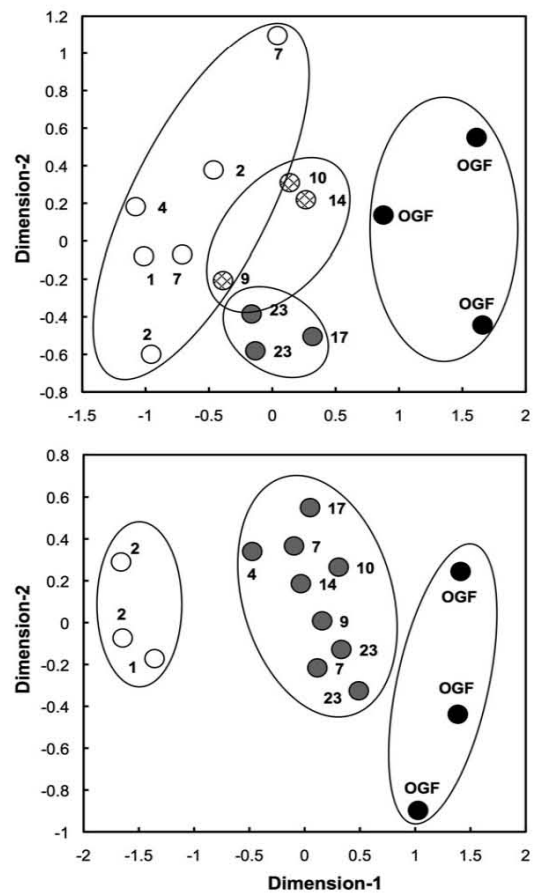


FIGURE 4. Non-metric multidimensional scaling ordination of chronosequence sites for (A) amphibian and (B) reptile assemblages from southeastern Mexico. Symbols represent sites in different fallow age categories resulting from a multi-response permutation procedure analysis: for amphibians, white dots (1–7 yr); gridded circles (9–14 yr); gray dots (17–23 yr); and black dots (OGF). For reptiles, white dots (1–2 yr); gray dots (9–23 yr); and black dots (OGF sites).

2008). By contrast, dominant amphibian species in secondary forests (e.g. *Smilisca baudinii*, *Scinax staufferi*, *Rhinella marina*, *Trachycephalus typhonius*, and *Tlalocohyla picta*) were rare or absent in OGF. These species tend to have large bodies, high heat tolerance, and wide diet breadth and lay their eggs in ponds found in pastures, agricultural fields, and young secondary vegetation (Cedeño-Vázquez *et al.* 2006, Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009). These functional attributes enable these species to inhabit disturbed habitats (Vogt 1997, Urbina-Cardona & Reynoso 2005, Cedeño-Vázquez *et al.* 2006).

Regarding reptile assemblages, the replacement of different *Anolis* species over the chronosequence dictated the changes in composition (Fig 3B). *Anolis uniformis*, which was dominant in OGF, and *A. capito*, which was restricted to OGF, are frequently cited as closed forest species (Lee 1996, Urbina-Cardona *et al.* 2006). *Anolis lemurinus*, which was dominant in intermediate

successional categories, is linked to microhabitats with high forest canopy cover and low relative humidity (Urbina-Cardona & Reynoso 2011). *Anolis sericeus*, which was dominant in the younger successional category, is frequently associated with habitats with high temperatures and high light levels, such as open sites and pastures (Henderson & Fitch 1975, Heras-Lara & Villarreal-Benítez 1997). Future work is needed to examine whether differences in thermoregulation and other physiological properties among *Anolis* species explain their differential abundance during succession.

Additionally, many reptile species were found only in OGF. We believe that the narrow range of reptile microhabitats in young successional forests (Tews *et al.* 2004) limits OGF-specialist species. For example, snakes such as *Pliocercus elapoides*, *Oxyrhopus petolaris*, *Sibon dimidiatus*, and *Porthidium nasutum*, which we found exclusively in OGF, depend on microhabitats (such as fallen logs) and resources present only in OGF sites (Heinen 1992, Lee 1996). Finally, the lack of connectivity and high levels of habitat fragmentation may have strong negative effects on rare species (Gaston 1994a,b). Because of reduced population densities, rare species living in OGF have low probabilities of establishment in open sites and young secondary forests. Furthermore, species with very low population densities are prone to local extinction for genetic (*e.g.*, genetic drift) and demographic (*e.g.*, stochastic variation in vital rates) reasons. In our OGF sites, we recorded only one individual for many amphibian and reptile species (33% and 45% of total species, respectively; Appendix S4), and many of these species (amphibians 50% and reptiles 72%) were not recorded in the secondary forest sites. Interestingly, most of the rare species in the secondary forest were also present in OGF (Appendix S4) and, in some cases, were highly abundant in that habitat. Such results suggest that rare species in the secondary forests are indeed labile OGF species.

**IMPLICATIONS FOR CONSERVATION.**—The increases in diversity and composition along the studied chronosequence strongly support the view that secondary forests are important for the conservation of diverse biotic assemblages in agricultural landscapes (Harvey *et al.* 2008, Chazdon *et al.* 2009), particularly for vertebrates (Dent & Wright 2009). Connectivity between secondary forest patches and OGF remnants in the landscape is central for conservation because it enables the movement of animals among suitable habitats (Heinen 1992, Kanowski *et al.* 2006, Melo *et al.* 2013), within a context of source–sink metapopulation dynamics. In addition, the amount of remnant OGF habitats in the landscape is important, because several herpetofaunal species have a minimum suitable boundary habitat requirement (Becker *et al.* 2007). In our study region, secondary forests are embedded in landscapes that still conserve important amounts (> 40%) of forest cover (de Jong *et al.* 2000, Couturier *et al.* 2012).

In contrast with this optimistic view, several factors compromise the conservation value of secondary forests under the current land-use dynamics of tropical landscapes such as Marqués de Comillas. First, OGF remnants are still undergoing deforestation and fragmentation (Couturier *et al.* 2012). Second, short fallow periods prevent secondary forests from reaching > 20 yr of

age (Dalle & De Blois 2006). In Marqués de Comillas, the fallow period (with regenerating secondary forests) between crops is often < 10 yr (van Breugel *et al.* 2006). This precludes the development of complex secondary forests and hence the establishment of abundant, diverse assemblages of amphibians and reptiles. Third, forests are often converted into cattle pastures that are used for long periods (>20 yr; Coomes *et al.* 2000, Lambin *et al.* 2003). In pastures, amphibian and reptile assemblages are reduced to a few species that tolerate open habitats (Urbina-Cardona *et al.* 2006). As pasture area increases in the landscape, we expect that abundance and diversity of amphibians and reptiles would decline with time. Fourth, fields undergoing frequent, extensive, and intensive farming are prone to invasion by weeds that can arrest succession (Cohen *et al.* 1995, Cramer *et al.* 2008), creating inhabitable conditions for many animals. In Marqués de Comillas, bracken fern (*Pteridium aquilinum*) in degraded pastures forms thick carpets that inhibit forest regeneration (Suazo-Ortuño *et al.* 2015).

Conservation of amphibian and reptile assemblages in agricultural landscapes will depend on maintenance of OGF remnants and secondary forests, promotion of connectivity among forest patches, and agricultural land uses compatible with recovery of complex secondary forests (Bowen *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2007a, Melo *et al.* 2013). The implementation of these initiatives depends on multiple socioeconomic and biophysical factors (Harvey *et al.* 2008) and will be difficult under current land-use policies and practices. We believe that assemblages in secondary forests are components of novel biotic communities and ecosystems (Lugo *et al.* 2012, Dornelas *et al.* 2014), rather than transient successional stages returning to pre-deforestation conditions. Future research that combines landscape dynamics and long-term research on herpetofaunal assemblages in secondary forests is needed to broaden our understanding of animal successional processes and the importance of secondary forests in the conservation of vertebrate assemblages.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). CONACYT provided the funds that financed the research through the Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO) project. We want to thank Gilberto Jamangape, Hector Jamangape Ana Mena, Aldo Carrillo, and Regina Vega for field assistance, as well as Jorge Rodríguez for his technical support. We appreciate the comments of two anonymous reviewers that improved former versions of the paper and the editing work made by Nancy R. Hofmann and Jennifer Mach. Adriana González Hernández from the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles helped in the specimen identification. We thank Kathryn Stoner, V. Reynoso-Rosales, and J. Schondube for the advice throughout our master's degree program. Omar Hernández-Ordóñez thanks CONACYT for the scholarship awarded during the course of his master's degree and Ph.D. program. This paper constitutes a partial fulfillment of the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

## SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

APPENDIX S1. Summary of environmental and vegetation characteristic mean values recorded in the 15 study sites in southeastern Mexico.

APPENDIX S2. Procedure used to assess changes in assemblage composition in chronosequence sites.

APPENDIX S3. Abundance for each species of amphibians and reptiles recorded in four secondary successional categories and in old-growth forest sites in southeastern Mexico.

APPENDIX S4. Spearman rank correlation values resulting from pairwise comparisons.

APPENDIX S5. Studies evaluating changes in the assemblage attributes and composition of amphibians and reptiles in tropical secondary and old-growth forests.

## LITERATURE CITED

- AIDE, T., M. CLARK, H. GRAU, D. LOPEZ-CARR, M. LEVY, D. REDO, M. BONILLA-MOCHENO, G. RIVERA, M. ANDRADE-NÚÑEZ, AND M. MUNIZ. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45: 262–271.
- ÁVILA-CABADILLA, L., G. SANCHEZ-AZOFEIFA, K. STONER, M. ÁLVAREZ-AÑORVE, M. QUESADA, AND C. PORTILLO-QUINTERO. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of Phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS One* 7: e35228.
- BECKER, C., C. FONSECA, C. BAPTISTA-HADDAD, R. FERNÁNDES-BATISTA R, AND P. PRADO. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Nature* 318: 1775–1777.
- BÖHM, M., B. COLLEN, J. BAILLIE, P. BOWLES, J. CHANSON, N. COX, G. HAMMERSON, M. HOFFMANN, S. LIVINGSTONE, M. RAM, A. RHODIN, S. STUART, *et al.* 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biol. Conserv.* 157: 372–385.
- BOWEN, M. E., C. A. McALPINE, A. P. HOUSE, AND G. C. SMITH. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biol. Conserv.* 140: 273–296.
- VAN BREUGEL, M., M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND F. BONGERS. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22: 663–674.
- BROWN, S., AND A. E. LUGO. 1990. Tropical secondary forests. *J. Trop. Ecol.* 6: 1–32.
- CABRERA-GUZMÁN, E., AND V. H. REYNOSO. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodivers. Conserv.* 21: 3243–3265.
- CÁCERES-ANDRADE, S., AND J. N. URBINA-CARDONA. 2009. Ensamblajes de ambientes de sistemas productivos y bosques en el pie de monte llanero, Departamento del Meta, Colombia. *Caldasia* 31: 175–194.
- CAMPBELL, J. 1998. Amphibians and reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize. Animal natural history series. University of Oklahoma Press, Oklahoma, USA.
- CEDENO-VÁZQUEZ, R., R. CALDERÓN-MANDUJANO, AND C. POZO. 2006. Anfibios de la región de Calakmul, Campeche. México. Conabio/Ecosur/Conamp/Pnud-Gef/Sm A.C, México.
- CHAZDON, R., S. LEITCHER, VAN BREUGEL M., M. MARTÍNEZ-RAMOS, F. BONGERS, AND B. FINEGAN. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362: 273–289.
- CHAZDON, R., C. PERES, D. DENT, D. SHEEL, A. LUGO, D. LAMB, N. STORK, AND S. MILLER. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conserv. Biol.* 23: 1406–1417.
- COHEN, A., B. SINGHAKUMARA, AND P. ASHTON. 1995. Releasing rain forest succession: a case study in the *Dicranopteris linearis* fernlands of Sri Lanka. *Restor. Ecol.* 3: 261–270.
- COLWELL, R. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. Persistent URL [purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates).
- COLWELL, R., AND J. CODDINGTON. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. B* 345: 101–118.
- COOMES, O., F. GRDMARD, AND G. BURT. 2000. Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. *Ecol. Econ.* 32: 109–124.
- COUTURIER, S., J. NUÑEZ, AND M. KOLB. 2012. Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in southeastern Mexico. *In* P. Sudarshana (Ed.). *Tropical forests*, pp. 269–296. InTech, Shanghai, China.
- CRAMER, V., R. HOBBS, AND R. STANDISH. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends Ecol. Evol.* 23: 104–122.
- CRAWLEY, M. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- CRUM, M., AND N. Y. SCOTT. 1994. Visual encounter survey. *In* W. R. Heyer, M. A. Donnellay, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, and M. S. Foster (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*, pp. 84–92. Smithsonian Institution, USA.
- DALLE, S., AND S. DE BLOIS. 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system. *Ecol. Soc.* 11: 2.
- DENT, D., AND J. WRIGHT. 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. *Biol. Conserv.* 142: 2833–2843.
- DOAN, T. 2003. Which methods are most effective for surveying raub forest herpetofauna? *J. Herpetol.* 37: 71–81.
- DORNELAS, M., N. J. GOTEHLI, B. MCGILL, H. SHIMADZU, F. MOYES, C. SIEVERS, AND A. E. MAGURRAN. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344: 296–299.
- DUNN, R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv. Biol.* 18: 302–309.
- FLORES-VILLELA, O., AND L. CANSECO-MÁRQUEZ. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta. Zool. Mex.* 2: 115–144.
- FROST, D. 2014. *Amphibian species of the world: an online reference*. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- GARDNER, T. A., J. BARLOW, L. W. PARRY, AND C. A. PERES. 2007a. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. *Biotropica* 39: 25–30.
- GARDNER, T., J. BARLOW, AND C. PERES. 2007b. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biol. Conserv.* 138: 166–179.
- GARDNER, T., M. RIBEIRO-JUNIOR, J. BARLOW, T. AVILA-PIRES, M. HOOGMOED, AND C. PERES. 2007c. The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conserv. Biol.* 21: 775–787.
- GASTON, K. J. 1994a. *Rarity*. Chapman And Hall, London.
- GASTON, K. J. 1994b. *Rarity*. Population and community biology series. Springer, the Netherlands.
- GEIST, H. J., AND E. F. LAMBIN. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *Bioscience* 52: 143–150.
- HARVEY, C., O. KOMAR, R. CHAZDON, B. FERGUSON, B. FINEGAN, D. GRIFFITH, M. MARTÍNEZ-RAMOS, H. MORALES, R. NIGH, L. SOTO-PINTO, M. VAN BREUGEL, AND M. WISHNIE. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conserv. Biol.* 22: 8–15.
- HEINEN, J. 1992. Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24: 431–439.

- HENDERSON, W., AND S. H. FITCH. 1975. A Comparative study of the structural and climatic habitats of *Anolis sericeus* (Reptilia: Iguanidae) and its syntopic congeners at four localities in southern Mexico. *Herpetologica* 31: 459–471.
- HERAS-LARA, L., AND J. VILLARREAL-BENÍTEZ. 1997. *Anolis sericeus*, (lagartija de abanico, perritos). In E. GONZÁLEZ-SORIANO, R. DIRZO, AND R. C. VOGT (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 475–476. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, Mexico City, Mexico.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2002. Landscape variation of liana communities in a neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 161: 91–112.
- JOHNSON, E., AND K. MIYANISHI. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecol. Lett.* 11: 419–431.
- JONES, K. 1986. Amphibians and reptiles. In A. Cooperider, R. Boyd, and H. Stuart (Eds.). *Inventory and monitoring of wildlife habitat*, pp. 267–290. U.S. Dept. Interior, Bureau of Land Manage. Service Center, Denver, Colorado, USA.
- de JONG, B., S. OCHGA-GAONA, M. CASTILLO-SANTIAGO, N. RAMÍREZ-MARCIAL, AND M. CAIRNS. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29: 504–511.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.
- JOST, L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207–232.
- KANOWSKI, J., T. REIS, P. CATTERAL, AND D. PIPER. 2006. Factor affecting the use of reforested sites by reptiles in cleared rain forest landscape in tropical and subtropical Australia. *Rest. Ecol.* 14: 67–76.
- KENYON, N., A. PHILLIOTT, AND R. ALFORD. 2009. Evaluation of the photographic identification method (PIM) as a tool to identify adult *Listonia gemimaculata* (Anura: Hyliidae). *Herpetol. Conserv. Biol.* 4: 403–410.
- LAMBIN, E., H. GEIST, AND E. LEPELERS. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annu. Rev. Env. Resour.* 28: 205–241.
- LAURANCE, W. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends Ecol. Evol.* 22: 65–70.
- LEBRJA-TREJOS, E., E. PEREZ-GARCÍA, J. MEAVE, F. BONGERS, AND L. POORTER. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–398.
- LEE, J. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- LUGO, A. E., T. A. CARLO, AND J. M. WUNDERLE, JR. 2012. Natural mixing of species: novel plant-animal communities on Caribbean Islands. *Anim. Conserv.* 15: 233–241.
- LUJA, H., S. HERRANDO-PÉREZ, D. GONZÁLEZ-SOLÍS, AND L. LUISSELLI. 2008. Secondary rain forest are not havens for reptile in tropical México. *Biotropica* 40: 747–757.
- MAGURRAN, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- MCCUNE, B., AND J. GRACE. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM software design Gleneden Beach, Oregon.
- MELLOR, D., N. BEAUSOLEIL, AND K. STAFFORD. 2004. Marking amphibians, reptiles and marine mammals: animal welfare, practicalities and public perceptions in New Zealand. Science and Research Unit, Science Technology and Information Services, Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- MELI, F., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, L. FAHRIG, M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND M. TABARELLI. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28: 462–468.
- NAVAS, A., AND L. OTANI. 2007. Physiology, environment change, and anuran conservation. *Phyllomedusa* 6: 83–103.
- OWEN, G. 1989. Patterns of herpetological species richness (relation to temperature, precipitation, and variance in elevation). *J. Geogr.* 16: 141–150.
- PEARMAN, P. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conserv. Biol.* 11: 1211–1225.
- DE LA PEÑA-CUÉLLAR, E., K. STONER, L. AVILA-CABADILLA, M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND A. ESTRADA. 2012. Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 20: 1–17.
- PINEDA, E., AND G. HALFFTER. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in México. *Biol. Conserv.* 117: 499–508.
- RIOS-LÓPEZ, N., AND M. AIDE. 2007. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*. 63: 35–50.
- SOBERÓN, J., AND J. LORENTE. 1993. The use of species accumulation functions for prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7: 480–488.
- STOKSTAD, E. 2008. A second chance for rainforest biodiversity. *Science* 320: 1436–1438.
- STUART, S., M. HOFFMANN, J. CHANSON, N. COX, R. BERRIDGE, P. RAMANI, AND B. YOUNG. 2008. *Threatened amphibians of the world*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- SUAZO-ORTUÑO, I., J. ALVARADO-DÍAZ, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofauna assemblages. *Conserv. Biol.* 22: 362–374.
- SUAZO-ORTUÑO, I., J. ALVARADO-DÍAZ, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2011. Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica* 43: 237–245.
- SUAZO-ORTUÑO, I., L. LÓPEZ-TOLEDO, J. ALVARADO-DÍAZ, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2015. Land-use change dynamics, soil type and species forming mono-dominant patches: the case of *Pteridium aquilinum* in a neotropical rainforest region. *Biotropica* 47: 18–26.
- TEWS, J., V. BROSE, K. GRIM, K. TIELBORGER, M. C. WICHMANN, M. SCHWAGER, AND F. JELISCH. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structure. *J. Biogeog.* 31: 79–92.
- TOCHER, M., C. GASCON, AND J. MEYER. 1997b. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. In R. O. Bierregaard, C. Gascon, T. E. Lovejoy, and R. Mesquita (Eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*, pp. 235–247. Yale University Press, New Haven, USA.
- TOCHER, M., C. GASCON, AND B. ZIMMERMAN. 1997a. Fragmentation effects on a central amazonian frog community: a ten-year study. In W. Laurance, and R. Bierregaard (Eds.). *Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*, pp. 124–1327. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- UBETZ, P. 2014. *The reptile database*. <http://www.reptile-database.org>
- ÚRBINA-CARDONA, N., M. OLIVARES-PÉREZ, AND V. REYNOSO. 2006. Herpetofaunal diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biol. Conserv.* 132: 61–75.
- ÚRBINA-CARDONA, N., AND V. REYNOSO. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Capítulo 15. In G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*, pp.191–207. CoNaBio, Sea, Diversitas AND CONACYT, Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España.
- ÚRBINA-CARDONA, N., AND V. REYNOSO. 2011. Descripción y modelado del microhábitat de los anfibios y reptiles que habitan la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas. In V. Reynoso, and R. Coates (Eds.). *Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: la región de Los Tuxtlas*, pp. 355–384. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- ÚRBINA-CARDONA, N., V. REYNOSO, AND R. DIRZO. 2012. Spatio-temporal variation in edge effects on the herpetofauna of a Mexican tropical rain forest. In A. Bezerra, and T. Ferreria (Eds.). *Evergreens: Types, ecology and conservation*, pp. 97–120. Nova Science Publishers, Inc., NY, USA.

- VALENCIA-AGUILAR, A., A. CORTÉS-GÓMEZ, AND C. RUIZ-AGUDELO. 2013. Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in neotropical ecosystems. *Int. J. Biod. Sci. Ecosyst. Serv. Manage.* 9: 257–272.
- VOGT, C. R. 1997. Las ranas de la Laguna del Zacatal. Historia natural de especies. In E. González-Soriano, R. Dirzo, and R. C. Vogt (Eds). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 500–503. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, México.
- WRIGHT, J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6: 73–86.
- WRIGHT, S., AND H. C. MULLER-LANDAU. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38: 287–301.



## Supporting Information

APPENDIX S1. Summary of environmental and vegetation characteristic mean values recorded in the 15 study sites at southeastern Mexico. Sites from PA to H17b are secondary forests while S1, LO, and RU corresponds to old-growth forest (OGF). a = Fallow age (years), b = patch area (hectares), c = minimum humidity (%), d = maximum temperature, e = minimum temperature, f = percentage of the ground area covered by graminoids and herbaceous creepers, g = percentage of forest floor covered by litterfall, h = number of non-woody plants per 4 m<sup>2</sup>, i = number of woody stems (> 50 cm height) with DBH (diameter at breast height in centimeters) < 3.0 cm per 4 m<sup>2</sup>, j = number of woody stems DBH = 3.1-30 cm per 4 m<sup>2</sup>, k = number of woody stems DBH > 30 cm in 4 m<sup>2</sup>, l = presence of streams, m = distance to streams (m), n = presence of ponds, o = distance to ponds (m), p = distance to nearest old-growth forest remnant.

Site	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p
PA	1	1	46.8	37.4	22.1	29	18	1.1	1.6	2.0	0.2	0	134	0	119	20
GI	2	1	62.1	33.6	20.2	40	48	2.6	2.1	1.0	0.1	0	221	1	0	397
PU	2	2	54.5	37.0	21.0	42	18	2.4	1.7	0.9	0.2	1	0	1	0	10
R0	4	2	52.1	33.2	20.2	20	56	4.0	3.4	2.4	0.2	0	180	0	230	60
R1	7	2	57.3	32.8	20.6	22	41	1.6	3.8	1.4	0.3	0	155	0	200	10
F1	7	2	64.1	31.9	20.6	25	53	2.5	3.1	1.8	0.3	1	0	0	212	25
GU	9	10	58.5	31.9	20.6	36	24	1.7	1.9	2.2	0.3	0	270	1	0	50
F4	10	1	65.9	31.5	20.6	33	44	1.6	5.5	1.8	0.4	1	0	0	110	20
SA	14	2	54.7	31.9	20.6	28	45	3.1	2.5	1.5	0.3	0	7	0	172	66
H17a	17	3	62.6	31.5	21.0	28	42	1.4	5.1	2.1	0.6	1	0	1	0	247
HU	23	10	64.7	31.1	17.9	29	34	2.2	3.1	1.5	0.5	1	0	0	530	530
H17b	23	2	63.8	31.8	18.8	31	43	1.4	5.0	2.4	0.6	0	80	0	50	290
S1	OGF	-	83.5	28.7	20.6	36	37	3.4	3.4	0.8	0.8	1	0	0	100	-
LO	OGF	-	69.6	31.5	20.2	16	50	6.3	4.3	1.2	1.3	1	0	1	0	-
RU	OGF	-	85.2	28.3	21.7	36	41	4.4	6.0	2.0	0.6	1	0	0	150	-

Appendix S2. Procedure used to assess changes in assemblage composition in chronosequence sites. For amphibians and reptiles respectively, we first constructed a matrix with the rows corresponding to the 15 study sites (12 secondary forest and three old-growth forest sites); furthermore, the columns correspond to the species recorded in all sites, and the cells contain the number of individuals recorded per species per site. We transformed cell values to  $\log(x+1)$  because of the large number of zero values in our abundance data set and because the lowest nonzero value in the data was 1 (McCune & Grace 2002). We then applied a preliminary NMS to this matrix using the routine provided by PC-ORD v. 4 (McCune & Mefford, 1999). The Bray-Curtis dissimilarity index was selected as criterion of distance among sites. This index is recommended for assemblage data and has been used by several herpetological studies (*e.g.*, Urbina-Cardona *et al.* 2006, Rios-López & Aide 2007, Suazo-Ortuño *et al.* 2011). The ordination procedure started by selecting a step-down dimensionality of up to 6 axes, a stability criterion  $< 0.0005$ , 500 iterations, and 50 runs for random and real data as suggested in Rios-López and Aide (2007). We then selected the best ordination solution, *i.e.*, the one that minimizes the number of dimensions (axes), explaining most of the variation in the ordination space and that produces the lowest stress and instability (McCune & Grace 2002). Finally we again computed the NMS routine but now by selecting a random starting configuration, fixing the number of dimensions produced for the best ordination solution and carrying out only one run with real data. Then the ordination with the lowest stress value was selected. As suggested by Rios-López and Aide (2007), we performed a hierarchical cluster analysis (HCA, using ‘Group Average’ as the ‘Linkage Method’) to validate the groups of sites indicated by the NMS analyses. For this, we used a multi-response permutation procedure (MRPP), selecting the HCA grouping solution with biological meaning and the highest *A*-statistic value (McCune & Grace 2002). In ecological data, values of *A*  $> 0.3$  are high and identify cluster structures where sites are more similar within than among groups (Rios-López & Aide 2007). Finally, we used the indicator species analysis to detect the species characterizing each group of sites resulted from MRPP, identifying those species with higher and significant ( $P < 0.05$ ) indicator values per group (McCune & Grace 2002).

## LITERATURE CITED

- MCCUNE, B. AND J. GRACE. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon.
- MCCUNE, B., AND M. J. MEFFORD. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 3.0. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon.
- RÍOS-LÓPEZ, N. AND M. AIDE. 2007. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*. 63: 35-50.

SUAZO-ORTUNO, I., J. ALVARADO-DÍAZ, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2011. Riparian Areas and Conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica* 43: 237-245.

URBINA-CARDONA, N., M. OLIVARES-PÉREZ AND V. REYNOSO. 2006. Herpetofaunal diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biol. Conserv.* 132:61-75.

Appendix S3. Abundance (number of individuals in 0.21 ha/240 person-hours) for each species of amphibians and reptiles recorded in four secondary successional categories (years, y) and in old-growth forest (OGF) sites in southeastern Mexico. Column “Code” shows the number or letters assigned to each amphibian and reptile species, respectively.

<b>AMPHIBIANS</b>	1-2y	4-7y	9-14y	17-23y	OGF	Code
<b>PLETHODONTIDAE</b>						
<i>Bolitoglossa mulleri</i>	0	2	1	1	4	1
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	0	1	2	11	19	2
<i>Oedipina elongata</i>	0	0	0	0	1	3
<b>CRAUGASTORIDAE</b>						
<i>Craugastor palenque</i>	0	0	0	0	18	4
<i>Craugastor laticeps</i>	0	0	0	0	36	5
<i>Craugastor alfredi</i>	0	0	0	0	2	6
<b>ELEUTHERODACTYLIDAE</b>						
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	5	2	5	10	1	7
<b>LEPTODACTYLIDAE</b>						
<i>Leptodactylus fragilis</i>	6	2	0	0	0	8
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	0	3	4	0	0	9
<b>HYLIDAE</b>						
<i>Scinax staufferi</i>	7	6	11	9	2	10
<i>Tlalocohyla picta</i>	1	0	0	6	0	11
<i>Tlalocohyla loquax</i>	0	0	0	9	0	12
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	0	0	0	8	3	13
<i>Trachycephalus venulosus</i>	5	0	1	0	0	14
<i>Smilisca cyanosticta</i>	0	0	0	0	4	15
<i>Smilisca baudinii</i>	33	8	6	24	5	16
<i>Agalychnis callidryas</i>	0	0	0	0	5	17
<b>CENTROLENIDAE</b>						
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	0	0	3	3	10	18
<b>BUFONIDAE</b>						
<i>Rhinella marina</i>	8	2	0	1	0	19
<i>Incilius valliceps</i>	0	0	6	7	14	20
<i>Incilius macrocristatus</i>	0	0	0	0	1	21
<b>MICROHYLIDAE</b>						
<i>Gastrophryne usta</i>	0	0	0	0	5	22
<b>RANIDAE</b>						
<i>Lithobates vaillanti</i>	16	13	13	1	14	23
<i>Lithobates brownorum</i>	0	1	0	9	2	24
<b>RHINOPHRYNIDAE</b>						

<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	0	0	0	1	0	25
<b>TOTAL</b>	81	40	52	100	146	

<b>REPTILES</b>	1-2y	4-7y	9-14y	17-23y	OGF	Code
<b>TEIDAE</b>						
<i>Holcosus festivus</i>	2	0	1	3	0	A
<i>Holcosus undulatus</i>	15	10	6	10	10	B
<b>PHRYNOSOMATIDAE</b>						
<i>Sceloporus teapensis</i>	4	0	0	0	0	C
<b>CORYTOPHANIDAE</b>						
<i>Corytophanes cristatus</i>	0	13	9	11	17	D
<i>Basiliscus vittatus</i>	28	19	16	12	2	E
<b>POLYCHROTIDAE</b>						
<i>Anolis lemurinus</i>	33	79	95	63	20	F
<i>Anolis uniformis</i>	0	69	87	97	247	G
<i>Anolis capito</i>	0	0	0	0	14	H
<i>Anolis rodriguezi</i>	1	7	5	8	4	I
<i>Anolis sericeus</i>	153	4	1	2	0	J
<b>XANTUSIDAE</b>						
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	0	0	0	3	35	K
<b>SINCIDAE</b>						
<i>Scincella cherriei</i>	0	3	1	3	17	L
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	0	0	0	0	1	M
<b>BOIDAE</b>						
<i>Boa constrictor</i>	1	0	0	0	0	N
<b>DIPSIDAE</b>						
<i>Amastridium sapperi</i>	0	0	0	0	2	O
<i>Adelphicos quadrivirgatum</i>	0	0	0	0	1	Y
<i>Clelia clelia</i>	0	1	1	0	0	AB
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1	3	2	3	9	Q
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	4	3	2	1	R
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	2	3	2	3	P
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0	0	0	0	3	Z
<i>Ninia sebae</i>	1	2	0	1	1	Ñ
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	0	0	0	0	1	AA
<i>Sibon dimidiatus</i>	0	0	0	0	2	T
<i>Tetranorhinus nigroletus</i>	0	0	0	1	0	AD
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	0	0	0	1	0	U
<b>COLUBRIDAE</b>						
<i>Drymobius margaritiferus</i>	1	0	0	0	0	AC

<i>Leptophis mexicanus</i>	3	1	1	0	0	S
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	0	1	0	0	0	X
<i>Pliocercus elapoides</i>	0	0	0	0	1	V
<i>Scaphidontophis annulatus</i>	0	0	0	0	1	W
<b>VIPERIDAE</b>						
<i>Bothrops asper</i>	2	1	1	1	0	AE
<i>Porthidium nasutum</i>	0	0	0	0	2	AF
<b>ELAPIDAE</b>						
<i>Micrurus diastema</i>	0	2	1	1	3	AG
<b>KINOSTERNIDAE</b>						
<i>Kinosternon acutum</i>	0	0	0	3	3	AH
<i>Kinosternon leucostomum</i>	0	4	1	3	0	AI
<b>TOTAL</b>	245	224	234	230	400	

---

Appendix S4. Spearman rank correlation values resulting from pairwise comparisons between: I) assemblage attributes of amphibians (a) and reptiles (b) and PCA score axes, and II) site environmental characteristics and PCA score axes. NWP = abundance of ferns, palms, aroids, WP1 = abundance of woody stems > 50 cm height but < 3.0 cm DBH, WP2 = abundance of woody stems 3.1 – 30 cm DBH, WP3 = abundance of woody stems > 30 cm DBH; \* = P < 0.05, \*\* = P < 0.01, \*\*\* = P < 0.001.

I)

<b>Assemblage</b>	<b>PCA axis-1</b>	<b>PCA axis-2</b>	<b>PCA axis-3</b>
a) Amphibians			
Assemblage size	0.54*	0.53*	-0.09
Assemblage species richness	0.72***	0.35	0.24
Assemblage species diversity	0.65**	0.17	0.25
b) Reptiles			
Assemblage size	0.41	0.52*	0.01
Assemblage species richness	0.75***	0.02	-0.05
Assemblage species diversity	0.17	-0.40	-0.11

II)

<b>Attribute</b>	<b>PCA axis-1</b>	<b>PCA axis-2</b>	<b>PCA axis-3</b>
Minimum humidity	0.88***	0.15	0.13
Maximum temperature	-0.90***	0.00	-0.09
Minimum temperature	-0.17	0.39	-0.22
% Herb cover	-0.26	0.56*	-0.12
% Litter cover	0.23	-0.34	-0.41
Abundance NWP	0.44	0.16	0.33
Abundance WP1	0.73**	-0.30	0.29
Abundance WP2	-0.22	-0.58*	0.23
Abundance WP3	0.91**	0.06	0.15
Presence of streams	0.74**	0.37	-0.28
Distance to streams	-0.78**	-0.35	0.42
Presence of ponds	-0.20	0.69**	0.49
Distance to ponds	-0.12	-0.76**	-0.47

Appendix S5. Studies evaluating changes in the assemblage attributes and composition of amphibians and reptiles in tropical secondary (SF) and old-growth (OGF) forests. For each study, the following is indicated: country, forest type (TRF = tropical rain forest, STF = seasonal tropical forest, TDF = tropical dry forest), land use previous to field abandonment, years after field abandonment (fallow age) and abundance, number of species per unit area and similarity (percent of species present in old-growth forest recorded in the older secondary forest) for a given amphibian or reptile group. Secondary forest values correspond to the older secondary forest site reported in each study.

Country	Forest type	Land use	Fallow age range (years)	Group	Abundance		Richness		Similarity	Reference
					SF	OGF	SF	OGF	% OGF species	
Papua New Guinea <sup>m</sup>	TRF	Not specified	1-26	Reptiles	35	39	10	12	85	Bowman <i>et al.</i> 1990
Magagascar*	TRF	Rice fields	5-25	Amphibians	3	2	0.34	0.38	46	Vallan 2002
Brazil	TRF	Abandoned agriculture fields (cut and burn)	5-12	Amphibians	-	-	40	51	71	Tocher <i>et al.</i> 2002
		Abandoned agriculture fields (without burn)	12	Amphibians	-	-	41	51	71	
Dominican Republic	STF	Abandoned agriculture fields	5-10	Lizards	155	170	8	11	54	Glor <i>et al.</i> 2002
		Pasture	3	Lizards	120	170	6	6	72	
India <sup>m</sup>	TRF	Abandoned agriculture fields	1-35	Frogs	-	-	7	10	58	Pawar <i>et al.</i> 2004
				Lizards	-	-	10	9.3	71	



Australia	TRF	Not specified	10-40	Reptiles	-	-	3	10	10	Kanowski <i>et al.</i> 2006
	STF			Reptiles	-	-	4	12	25	
Brazil <sup>m</sup>	TRF	Not specified	14-19	Amphibians	102	103	8.2	9.2	59	Gardner <i>et al.</i> 2007b
				Lizards	99	136	8	13.6	56	
Brazil <sup>m</sup>	STF	Abandoned agriculture fields	15-20	Anurans	12	10	7.1		75	De Souza <i>et al.</i> 2008
	STF	Clear and cut, but unused	4	Anurans	8	10	4.3	4.6	63	
Mexico	STF	Abandoned agriculture fields	<10-25	Reptiles	30	129	13	23	42	Calderón-Mandujano <i>et al.</i> 2008
	TDF	Abandoned agriculture fields	<10-25	Reptiles	48	125	14	21	48	
Puerto Rico	TRF	Pasture	1-40	Reptiles	1758	1758	10	9	90	Herrera-Montes & Brokaw 2010
				Amphibians	1317	1116	5	4	100	
Costa Rica <sup>m</sup>	TRF	Pasture	10-38	Amphibians	-	-	11.6	12	66	Hilje and Aide 2012
Colombia	TRF	Forest clear and cut, but unused & Abandoned coconut field	30	Snakes	-	-	10	6	83	Urbina-Cardona <i>et al.</i> 2008

Colombia	TRF	Abandoned mixed agriculture fields	3-40	Amphibians	-	-	28	22	82	Cortés-Gómez <i>et al.</i> 2013
----------	-----	------------------------------------------	------	------------	---	---	----	----	----	---------------------------------

---

\* The values were calibrated per sampling effort (mean number of animals or species recorded per unit time)

<sup>m</sup> In these studies we calculated mean of values from replicates for each forest type.

## Literature cited

- BOWMAN, D., J. WOINARSKY, D. SANDS, A. WELLS AND V. MCSHANE. 1990. Slash-and burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *J. Biogeogr.* 17: 227-239.
- CALDERÓN-MANDUJANO, R., C. GALINDO-LEAL AND R. CEDEÑO-VÁZQUEZ. 2008. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Act. Zool. Mex.* 24: 95-114.
- CORTÉS-GÓMEZ, A., F. CASTRO AND N. URBINA-CARDONA. 2013. Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Trop. Conserv. Sci.* 6: 749-769
- DE SOUZA, V., M. DE SOUZA AND E. MORATO. 2008. Efeitos da sucessão florestal sobre a anurofauna (Amphibia: Anura) da Reserva Catuaba e seu entorno, Acre, Amazônia sul-occidental. *Rev. Bra. Zoo.* 25: 49-57.
- GARDNER, T., J. BARLOW AND C. PERES. 2007b. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biol. Conserv.* 138: 166-179.
- GLOR, R., A. FLECKER, M. BERNAR AND A. POWER. 2001. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. *Biodivers. Conserv.* 10: 711-723.
- HERRERA-MONTES, A. AND W. BROKAW. 2010. Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. *Biol. Conserv.* 143: 1414-1422.

- KANOWSKI, J., T. REIS, P. CATTERAL AND D. PIPER. 2006. Factor affecting the use of reforested sites by reptiles in cleared rain forest landscape in tropical and subtropical Australia. *Rest. Ecol.* 14: 67-76.
- HILJE, B. AND M. AIDE. 2012. Recovery of amphibian species richness and composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. *Biol. Conserv.* 146: 170-176.
- PAWAR, S., G. RAWAT, AND B. CHOUDHURY. 2004. Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, northeast India. *BMC ecology* 4: 18.
- TOCHER, M., C. GASCON AND J. MEYER. 2002. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. *In* R. O. BIERREGAARD, C. GASCON, T. E. LOVEJOY AND R. MESQUITA. (Eds). *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a fragmented forest*, pp. 235-247. Yale University Press, New Haven, USA.
- URBINA-CARDONA, N., M. LONDOÑO-MURCIA AND D. GARCÍA-AVILA. 2008. Dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de perturbación antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, pacífico colombiano. *Caldasia* 30: 479-493.
- VALLAN, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forest of eastern Madagascar. *J. Trop. Ecol.* 18: 725-742.

## **CAPÍTULO 3**

### **IMPORTANCIA DE LOS ARROYOS PARA LA CONSERVACIÓN DE ANFIBIOS Y REPTILES EN UN PAISAJE TROPICAL HÚMEDO MODIFICADO**

*Para publicar en la revista Biological Conservation*

## **IMPORTANCIA DE LOS ARROYOS PARA LA CONSERVACIÓN DE ANFIBIOS Y REPTILES EN UN PAISAJE TROPICAL HUMEDO MODIFICADO**

Omar Hernández-Ordóñez<sup>1,2</sup>, Martín Cervantes-López<sup>1,2</sup>, Jorge E. Schondube<sup>1</sup>, Víctor Hugo Reynoso<sup>3</sup>, Miguel Martínez-Ramos<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Antigua carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México

<sup>3</sup>Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Coyoacán, Distrito Federal, México.

## **Resumen**

Los paisajes modificados por las actividades antrópicas, han causado una disminución en la cobertura de bosques originales, y con ello se ha alterado las condiciones ambientales e interacciones bióticas. Por lo tanto, ha causado la disminución de la biodiversidad. Algunos elementos del paisaje como los bosques secundarios y los fragmentos de bosque maduro son capaces de mantener especies y la estructura de los ensamblajes similares a las de bosques continuos conservados. Sin embargo, para grupos faunísticos que dependen directamente de condiciones ambientales tales como humedad, temperatura y cuerpos de agua, la presencia de arroyos es también importante. Nosotros documentamos la importancia la presencia de los arroyos en tres elementos del paisaje distintos (bosques secundarios intermedios, fragmentos de bosque maduro y sitios de bosque maduro continuo) en el sureste de México. Para Analizar los cambios en los ensamblajes de anfibios y reptiles, nosotros establecimos un gradiente de distancia al arroyo (cinco transectos paralelos con una distancia de 15 m entre cada uno). A lo largo de dos años se llevaron a cabo siete censos a través de la búsqueda directa por conteos visuales. Nosotros registramos 744 individuos en 27 especies de anfibios y 1823 individuos en 41 especies de reptiles. La mayoría de las especies de anfibios, especies exclusivas, individuos, y los valores más altos de biodiversidad se registraron en las distancias más cercanas a los arroyos. Además, registramos diferencias significativas en la composición de especies entre la distancia más cercana al arroyo y las otras distancias. Para reptiles encontramos correlaciones entre la distancia al arroyo y riqueza, abundancia y composición. El modelo logarítmico se ajustó mejor a los datos, indicando que los cambios más importantes en los atributos de los ensamblajes son registrados en los primeros 16.5 m de distancia al arroyo. Algunas especies se registraron únicamente en los arroyos o con mayor preferencia hacia estos, indicando que los arroyos son vitales para la persistencia de algunas especies. Los arroyos son hábitats importantes para la conservación de la herpetofauna en paisajes tropicales modificados por actividades agropecuarias.

## **Palabras clave**

*Herpetofauna, arroyos, bosques secundarios, bosque maduro*

## **Abstract**

Landscapes modified by human activities, have decreased the original forest coverage, thereby changes on environmental conditions and biotic interactions. Therefore, have caused the decline of biodiversity. Some elements of the landscape, as secondary forest and mature forests fragments, are able to maintain species and structure similar to those of assemblages in preserved continuous forest. However for groups who depend for their reproduction directly on environmental conditions such as humidity, temperature, and water bodies, the presence of streams is also important. We document the importance of streams in three different landscape elements (intermediate secondary forest, old growth-forest fragments and old growth-forest continuous sites) in southeast Mexico. To analyze changes on amphibians and reptiles assemblages, we established a distance to stream gradient (five parallel transects with a distance of 15 m each one). Over two years we conducted seven censuses through visual encountered surveys. We recorded 744 individuals in 27 species of amphibians and 1823 individuals in 41 reptile species. Most amphibian species, exclusive species, individuals, and the highest values of diversity were recorded at the nearest distance to streams. Also, we recorded significant differences on species composition among the nearest distance to the stream and the other distances. For reptiles we found correlations between the distance to streams and richness, abundance and species composition. The logarithmic model best fit the data, indicating that the most important changes on assemblage attributes were recorded in the firsts 16.5 m from the stream. Some species were recorded only or have more preference to inhabit on streams, indicating that the streams are vital for the survival of the species. The streams are important for herpetofauna conservation in modified tropical landscapes by agricultural activities.

## **Key words**

*Herpetofauna, streams, secondary forests, old-growth forest*



## **Introducción**

En el mundo las actividades agropecuarias han modificado más de la mitad de los paisajes tropicales húmedos anteriormente cubiertos por selvas (Hansen et al. 2013, Malhi et al. 2014). En el caso de Mesoamérica las tasas de deforestación continúan siendo muy elevadas (Aide et al. 2013). A medida de que disminuye la cantidad de hábitat de bosque maduro ocurren cambios en la configuración y composición de los paisajes y en el caso del bosque remanente ocurre un proceso de fragmentación, pérdida de conectividad e incremento de procesos de degradación de borde (Fahrig 2003, Harper et al. 2005, Laurance et al. 2002, Murcia 1995). En estos paisajes modificados por actividades humanas coexisten los fragmentos de bosque, los campos agropecuarios con diferentes tipos de manejo, bosques secundarios y zonas urbanas (Aide et al. 2013, Couturier et al. 2012, Ellis 2013). La nueva configuración del paisaje afecta de manera negativa a la biodiversidad y altera los ensamblajes de especies de plantas y animales (Andrén 1994, Fahrig 2003, Harper et al. 2005, Laurance et al. 2002, Murcia 1995). Algunos de los nuevos elementos del paisaje presentan condiciones adversas para las especies con requerimientos ecofisiológicos y conductuales específicos que son críticos para su sobrevivencia, crecimiento y reproducción (Andrén 1994, Gascon et al. 1999, Gillespie et al. 2012, Laurance et al. 2002, Urbina-Cardona et al. 2006).

Dentro del anterior contexto, la pérdida del hábitat es la principal amenaza para la biodiversidad de anfibios y reptiles, siendo estos los dos grupos de vertebrados terrestres más amenazados por la pérdida de su hábitat prístino (Böhm et al. 2013, Stuart 2008). Ambos grupos son los vertebrados más diversos en las regiones tropicales, además de que algunas especies tienen abundancias muy altas (Zug et al. 2001). Dentro de las redes tróficas, la mayoría de las especies son consumidoras primarias o secundarias, por lo que se ha sugerido que juegan un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas (Ruiz et al. 2014, Zug et al. 2001). Además, al ser presas de otros vertebrados, la reducción o desaparición de las especies más abundantes puede provocar cambios en la diversidad animal y vegetal (Dial y Roughgarden 1995, Ruiz et al. 2014). Características abióticas como la humedad, la temperatura y la precipitación, así como factores bióticos como la estructura de la vegetación, son determinantes

importantes de la estructura y composición del los ensambles de anfibios y reptiles (Hofer et al. 2000, Huey 1991, Owen 1989).

En de los paisajes modificados por actividades humanas los fragmentos de bosque maduro y los bosques secundarios suelen tener características ambientales que permiten la persistencia de poblaciones y ensambles de especies de anfibios y reptiles (Bell y Donnelly 2006, Pineda y Halffter 2004, Hernández-Ordóñez et al. 2015). En el caso de los fragmentos de bosque maduro algunas características intrínsecas de los mismos, tales como el tamaño y la cantidad de borde (Bell y Donnelly 2006, Urbina-Cardona et al. 2006), y los factores externos como la configuración y la composición del paisaje, son determinantes en la estructuración de los ensambles de anfibios y reptiles (Rusildii, 2015). La edad de abandono en los boques secundarios y su relación con la estructura de ensamble vegetal influye directamente en las condiciones ambientales y por ende en la estructuración del ensamble y composición de especies para anfibios y reptiles en esos bosques (Chazdon et al. 2009b, Gillespie et al. 2012, Hernandez-Ordóñez et al. 2015).

Otro factor que determina la estructuración y composición de los ensambles en regiones tropicales es la presencia de cuerpos de agua (Dudgeon 2011, Gregory et al. 1991, Naiman et al. 1993, Sabo et al. 2005). La presencia de arroyos amplían la gama de micro-hábitats disponibles dentro del paisaje (Gregory et al. 1991, Keller et al. 2009). Esta influye positivamente en la heterogeneidad ambiental y en la biodiversidad de vertebrados terrestres (Gregory et al. 1991, Keller et al. 2009). Los arroyos tienen efectos importantes en el desarrollo de una compleja vegetación ribereña y en la formación y estabilidad del hábitat, moldeando la geomorfología y el microclima, aspectos ambientales que son importantes para el desarrollo del ciclo de vida de muchas especies de vertebrados (Naiman et al. 1993, Dudgeon 2011). Los cuerpos de agua también desempeñan un rol importante en la resiliencia del ecosistema (Hannon et al. 2002), contribuyendo a la formación de regímenes micro-climáticos a lo largo de los arroyos que amortiguan los disturbios causados por el cambio del uso de suelo (Olson et al. 2007). En los paisajes modificados por actividades humanas, los arroyos puede ser usados como corredores, fuente de agua y refugio (debido a la cubierta forestal que suele dejarse alrededor de los mismos) por una amplia variedad de animales (Dudgeon 2011, Naiman et al. 1993). Por este motivo, la

presencia de arroyos beneficia a la conservación de la biodiversidad en grupos como murciélagos (de la Peña-Cuéllar et al. 2015), aves (Hannon et al. 2002, Lees y Peres 2008) y mamíferos (Hannon et al. 2002, Lees y Peres 2008, Maisonneuve y Rioux 2001, Sabo et al. 2005).

En el caso de los anfibios y reptiles algunos trabajos indican que la presencia de cuerpos de agua suele incrementar la abundancia y la riqueza de especies y la composición de especies suele cambiar entre sitios cercanos y lejanos a tales cuerpos de agua (Hofer et al. 2000, Keller et al. 2009, Semlitsch y Bodie 2003, Suazo-Ortuño et al. 2011, Vallan 2000). En el caso de paisajes modificados por actividades humanas, la presencia de arroyos en pastizales ganaderos que están rodeados por fragmentos de vegetación favorece la presencia y la abundancia de muchas especies sensibles a la modificación del paisaje (Olson et al. 2007, Rodríguez-Mendoza y Pineda 2010). Algunas de las especies de anfibios y reptiles presentes en estos paisajes dependen directamente para su supervivencia y/o reproducción de la presencia de arroyos (Gibbons 2003, Keller et al. 2009, Vallan 2000), mientras que otras especies pueden usar los arroyos sólo ocasionalmente ya que utilizan una variedad de hábitats terrestres adyacentes a los arroyos (Hofer et al. 2000, Keller et al. 2009). La mayoría de estos trabajos evalúan la importancia de la presencia de los cuerpos de agua en fragmentos de bosque; sin embargo no hay información suficiente que indique la importancia de los arroyos en otros elementos del paisaje como los bosques secundarios, que comienzan a ser componentes importantes en las regiones tropicales del mundo. Además los diseños planteados únicamente evalúan la presencia del arroyo, pero no del efecto de la distancia al arroyo sobre los atributos de los ensambles (riqueza, abundancia, diversidad y composición) de anfibios y reptiles.

El presente trabajo evaluó la importancia de la presencia de arroyos para la estructura y composición de ensambles de anfibios y reptiles en tres elementos (bosques secundarios, fragmentos de bosque maduro y bosque maduro continuo) de un paisaje modificado por actividades humanas para fines agropecuarias en el sureste de México. Se plantearon las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Cuál es la importancia de la cercanía a los arroyos, para los ensambles de anfibios y reptiles? 2) ¿Cómo cambian la abundancia, la riqueza, la diversidad y la composición de especies de los ensambles de anfibios y reptiles a través de un

gradiente de distancia a los arroyos? 3) ¿Qué especies de anfibios y de reptiles tienen mayor preferencia por arroyos? 4) ¿Qué especies de anfibios y reptiles son no dependen directamente de la presencia de los arroyos?

## **2. Métodos**

### **2.1. Área de Estudio**

El estudio se realizó en municipio de Marqués de Comillas (RMC; N 16 ° 05', 16 ° 57', W 90 ° 45 '91 ° 30' W) y en la parte sureste de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (MARB; 331.000 ha), dentro de la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México. La región es parte de la unidad fisiográfica de la planicie aluvial Lacantún-Usumacinta (INE 2000). El clima es cálido y húmedo, con una precipitación media anual de 2,226 mm. La temperatura media anual varía entre 24°C a 26°C, siendo la estación seca entre los meses de febrero y mayo (con una precipitación mensual promedio menor a 60 mm; INE 2000). La unidad geomorfológica predominante consiste en zonas topográficamente irregulares de entre 115-300 m snm, con pequeñas colinas y valles donde el suelo es arenosos o conformado por lutitas (van Breugel et al. 2006). La vegetación dominante es el bosque tropical perennifolio (sensu Rzedowski 19xx), que varía en estructura y composición dependiendo del tipo de suelo y la topografía (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002). En Marqués de Comillas los pastizales ganaderos, cultivos y bosques secundarios representaban en el año de 2012 alrededor del 50% de la superficie total (Couturier et al. 2012).

### **2.2. Diseño de Muestreo**

El estudio abarcó tres elementos distintos del paisaje: bosques secundarios, fragmentos de bosque maduro y bosque maduro continuo conservado. Se eligieron tres sitios por cada elemento, que se consideraron como repeticiones, teniendo como estudio a 9 sitios en total. La distancia promedio entre los sitios de bosque secundario fue de 1.9 km, entre los de fragmento de bosque maduro fue 3.4 km y entre los de bosque maduro continuo fue de 5.8 km; ninguno de los sitios se encontraban conectados a sitios del mismo tipo de elemento del paisaje (Tabla 1), lo hacían independientes a cada uno de nuestros sitios.

Dentro de cada sitio, se eligieron arroyos que tenían un ancho promedio de entre 2.7 a 5 metros (Tabla 1). Para controlar el efecto de borde en los fragmentos de bosque, se seleccionaron los arroyos encontrados a por lo menos 50 metros alejados del borde (Urbina-Cardona et al. 2006).

Los bosques secundarios (BS) tuvieron una edad de abandono de entre 14-27 años. Se eligió este intervalo de edad debido a que en estos bosques la vegetación está bien desarrollada y los ensambles de especies de anfibios y reptiles no presentan diferencias importantes en su estructura y composición (Hernández-Ordóñez et al., 2015). Los propietarios de los bosques secundarios proporcionaron la edad de abandono de los bosques secundarios (van Breugel et al. 2006). Todos los bosques secundarios tenían la misma historia de manejo (cultivos de maíz), el promedio de área de bosque era de dos hectáreas y estaban rodeados de pastizales ganaderos, fragmentos de bosque maduro y bosques secundarios más jóvenes (Tabla 1). Los fragmentos de bosques maduro, tenían una superficie de entre 20-30 hectáreas, siendo ésta el área mínima para los ensambles de anfibios y reptiles para sostener una estructura similar a aquella encontrada en los bosques maduros continuos y bien conservados (Cabrera-Guzmán y Reynoso 2012, Vallan 2000). Los sitios de bosque maduro continuo (BMC) se localizaron dentro de la Reserva Integral de la Biósfera de Montes Azules (REBIMA), a más de 500 m de el río Lacantún, y no mostraron ningún signo de perturbación humana. Se evitaron sitios con la presencia de gran cantidad de claros dentro de los bosques ocasionados por la caída de árboles, para evitar la influencia de la entrada de sol al sotobosque sobre especies que preferentemente habitan áreas perturbadas de manera natural.

En cada uno de los nueve sitios de estudio se estableció un sistema de muestreo a lo largo de un gradiente de distancia al arroyo (Suazo-Ortuño et al. 2011, Vallan 2000). A lo largo de este gradiente, se establecieron de manera paralelos cinco transectos de muestreo (cada uno con un ancho de 2 m y un largo de 50 m), espaciados a una distancia de 15 m entre si: a 2.5 m, a 17.5 m, a 32.5m, a 47.5m y a 62.5 m del arroyo.

### **2.3. Muestreo**

Para cada uno de los nueve sitios de estudio, se llevaron a cabo siete censos de la herpetofauna: en marzo-abril (dos veces) y agosto-septiembre (dos veces) del año 2011, y en mayo-junio (tres veces) del año 2012. La técnica de muestreo utilizada fue la de búsqueda directa por conteos visuales (VES, por sus siglas en inglés; Crump y Scott 1994). Esta técnica ha sido utilizada ampliamente en los estudios de ecología de anfibios y reptiles (Crump y Scott 1994) y es una técnica más efectiva que el método por cuadrantes y líneas de desvío (Doan 2003). Cada transecto se muestreó por dos personas 40 minutos durante el día (10:00-14:00 hrs) y 40 min. durante la noche (19:00 -23:00 hrs), cubriendo el mayor pico de actividad de anfibios y reptiles (Jones 1986). El primer transecto de cada sitio fue elegido aleatoriamente y así subsecuentemente con el resto de los sitios (Urbina-Cardona et al. 2006). Durante la misma temporada de muestreo, los sitios fueron muestreados con un mínimo de 15 días de intervalo entre un muestreo y otro. El tipo de muestreo cubrió una altura máxima de dos metros sobre el suelo por lo que este estudio se enfocó en especies que utilizan solamente el sotobosque. El esfuerzo de muestreo fue de 700 horas-hombre (46.6 horas de muestreo por cada sitio).

Para evitar cualquier sesgo en la cuantificación del número de individuos, se marcaron todos los reptiles registrados, utilizando tinta permanente en lagartijas, corte de escamas ventrales en serpientes y perforación de escamas marginales en tortugas (Mellor et al. 2004). Debido al daño que puede causar en los anfibios la ectomización de falanges, sobre su sobrevivencia y reproducción (Mellor et al. 2004, Waddle et al. 2008), los individuos registrados solamente se fotografiaron para su identificación como los indica Kenyon et al. (2009). Los ejemplares que no se pudieron identificar directamente en campo, fueron colectados y depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM; bajo el permiso de la SEMARNAT (Secretaría de Gobierno de México Ambiental), SGPA / DGVS / 02132 a nombre del Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales. La identificación taxonómica de anfibios se basa en la nomenclatura propuesta por Frost (2013) y para los reptiles se utilizó la nomenclatura de Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004) y Uetz (2014).

## 2.4. Análisis de Datos

Para evaluar la eficiencia del muestreo se sumaron los datos de los tres sitios correspondiente a cada tipo de elemento de paisaje (bosques secundarios, fragmentos de bosque maduro y bosque maduro continuo). Posteriormente, para cada una de las cinco distancias al arroyo y tipo de elemento del paisaje, se calcularon los estimadores no paramétricos ACE (“Abundance Coverage Estimator”) y Chao2 utilizando el programa Estimates 8.0 (Colwell 2005). Estos índices estiman el número esperado de especies a partir del número de muestras existentes y de la abundancia de las especies, considerando como especies raras a aquellas con menos de 10 individuos. Finalmente, para cada distancia y para cada elemento del paisaje (juntando todas las distancias) se evaluó qué tan completo (“completitud” o “completeness” en inglés) fue el muestreo realizado computando el porcentaje de especies registradas respecto al total esperado que fue predicho por los estimadores no paramétricos (Soberón y Llorente 1993).

Para cada transecto en cada uno de los nueve sitios de estudio, se calculó la abundancia (número de animales de todas las especies por transecto), la riqueza de especies (número de especies registradas por transecto) y la diversidad de especies. Utilizando el programa SPADE (Chao y Shen 2010), y basados en Jost et al. (2006), la diversidad de especies se cuantificó a través del índice  ${}^1D$  (exponencial de la entropía de Shannon), cuyo valor se interpreta como el número de especies "comunes" en el ensamble (Jost 2006, Jost et al. 2010). Finalmente, para cada sitio se calculó la similitud de especies entre el transecto más cercano al arroyo (distancia 2.5 m) y el resto de los transectos en orden de distancia al arroyo, partiendo de la suposición de que el arroyo representa el ambiente más favorables para algunas especies y que otras especies no afines a los arroyos se presentan en sitios cada vez más alejados de estos cuerpos de agua. Para el cálculo de la similitud de especies se empleó el índice Sørensen basado en datos de presencia-ausencia (Magurran 2004).

Para evaluar efectos de la distancia a los arroyos, el tipo de paisaje y la interacción entre estos factores sobre la abundancia, la riqueza de especies, la diversidad de especies y la similitud de especies se emplearon análisis de covarianza (ANCOVA). La distancia a los arroyos se consideró como la variable continua (regresor) y el tipo de elemento del paisaje como un factor compuesto por tres niveles (bosque secundario, fragmentos de bosque maduro y bosque maduro

continuo). Los datos de conteo (riqueza, abundancia y  ${}^1D$ ) se normalizaron transformándolos a  $\log(x+1)$ . En el caso de los valores de similitud (Sørensen) se transformaron a la raíz cuadrada del arcoseno (transformación angular) para su normalización. Los ANCOVA se llevaron a cabo empleando el paquete Data Desk 6.1.

Para evaluar los cambios en la estructura de los ensamblajes a través del gradiente de distancia a los arroyos, se construyeron curvas rango abundancia (CRA) para cada una de las cinco categorías de distancia por elemento del paisaje. En este caso se agruparon los datos de los tres sitios de cada elemento del paisaje. Se graficó la abundancia relativa de cada una de las especies ( $PA_i$ , en una escala logarítmica) contra el rango de especies ( $SR_i$ , ordenadas desde la especie más abundante a la menos abundante; Magurran 2004). La pendiente de la CRA expresa la equitatividad (o grado de dominancia) en la abundancia de las especies dentro del ensamblaje (Magurran 2004), de modo que pendientes someras indican una elevada equitatividad y pendientes pronunciadas indican una dominancia fuerte de pocas especies. Para determinar si la equitatividad varió entre las distancias al arroyo, se realizó un ANCOVA, considerando el logaritmo de  $PA_i$  como variable dependiente,  $SR_i$  como el regresor y la categoría de distancia (CD) al arroyo como un factor compuesto por cinco niveles (distancias); una interacción significativa entre  $SR_i$  y CD indicó que la equitatividad varió con la distancia al arroyo. Para el cómputo de los ANOVAs se empleó el paquete estadístico Data Desk 6.1.

## RESULTADOS

En total, se registraron 744 individuos que representaron a 27 especies de anfibios y 1,823 individuos que representaron a 41 especies de reptiles. En el caso de los anfibios, en los tres tipos de elemento del paisaje la abundancia y la riqueza de especies en la distancia más cercana al arroyo fue significativamente mayor ( $p < 0.05$ ) al del resto de las distancias (Tabla 2). Para el caso de la abundancia de los reptiles este patrón se presentó sólo en los bosques secundarios y en los fragmentos de bosque maduro pero no en los bosques maduros continuos, mientras que la riqueza de especies no varió con la distancia en ninguno de los tipos de paisaje (Tabla 2).

De acuerdo con los estimadores no paramétricos (ACE y Chao2), la completitud del muestreo para los anfibios fue elevado (86-89%) en el bosque continuo y en el bosque secundario



mientras que en los fragmentos de bosque maduro fue un poco menor (58%-86%; Tabla 2). Considerando las diferentes distancias al arroyo, se logró una mayor completitud de muestreo (> 86%) en la distancia más cercana (2.5 m; Tabla 2). En el caso de los reptiles los niveles de completitud fueron menores a nivel de los tres niveles de paisaje (29%-71%; Tabla 2). Al nivel de las categorías de distancia la completitud varió entre 29% y 100% en los diferentes elementos del paisaje (Tabla 2). El mayor número de individuos, de especies y de especies exclusivas de anfibios y reptiles se encontró en la distancia más cercana a los arroyos (2.5 metros), siendo estos números mayores en los ensambles de anfibios que en los de reptiles (Tabla 2).

La abundancia, la riqueza de especies, la diversidad especies y la similitud de especies de los ensambles de anfibios variaron de manera potencia (curvas *log-log*) negativa con la distancia a los arroyos, con máximos cerca de los arroyos (2.5 m) y una disminución paulatinamente menor al aumentar la distancia a estos cuerpos de agua (Figuras 2 y 3). En todos los casos, los valores de los atributos fueron menores en los bosques secundarios (Tabla 3; Figuras 2 y 3). No existió ninguna interacción significativa entre la distancia y el elemento del paisaje, lo que indica que el elemento del paisaje no influyó en la rapidez (pendiente de la curva) con la que el valor de los atributos cambió con la distancia a los arroyos. El hecho de que similitud de especies (índice de Sørensen) disminuyera al aumentar la distancia a los arroyos, indicó que la identidad y la abundancia de las especies varió a lo largo del gradiente de distancia (Figura 3a; Tabla 3).

En el caso de los ensambles de reptiles, la abundancia, la riqueza de especies, y la similitud de especies disminuyeron en forma potencial negativa con la distancia a los arroyo (Figuras 3a,c,d; Tabla 3). Sin embargo, la diversidad de especies no varió a lo largo del gradiente de distancia (Figura 3b). La abundancia fue mayor en los bosques secundarios y más baja en el bosque maduro continuo, la diversidad de especies mostró el patrón inverso, mientras que la riqueza de especies y la similitud de especies fueron semejantes en los tres elementos de paisaje.

Las curvas de rango abundancia, para el caso de los ensambles de anfibios, mostraron que en los bosques secundarios las especies *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Eleutherodactylus leprus* y *Lithobates vaillanti* fueron dominantes cerca de los arroyos (Anexo 1) y *Smilisca baudini*, *Eleutherodactylus leprus* y *Tlalocohyla picta* en distancias más alejadas de estos cuerpos de agua (Figura 4a, Anexo 1). En los fragmentos de bosque maduro, *Hyalinobatrachium*

*fleischmanni*, *Lithobates vaillanti*, *Craugastor laticeps* y *C. palenque* fueron dominantes cerca de los arroyos mientras que *Smilisca baudini*, *C. laticeps*, *Incilius valliceps*, *Bolitoglossa rufecens* y *E. leprus* fueron dominantes a distancias mayores (Figura 4b, Anexo 1). En el bosque maduro continuo *C. laticeps*, *C. palenque*, *S. baudini*, *Bolitoglossa mexicana* y *Craugastor loki* fueron dominantes cerca de los arroyo mientras *S. baudini* dominó a distancias más alejadas (Figura 4c, Anexo 1). La equitatividad, indicada por la pendiente de las curvas rango-abundancia (mayor pendiente menor equitatividad), varió entre las categorías de distancia a los arroyo (interacción significativa entre Rango y categoría de distancia) y entre los elementos del paisaje (interacción significativa entre Rango y elemento del paisaje; Tabla 4). En general, la equitatividad fue mayor cerca de los arroyos que en las distancias más distantes, sobre todo en los fragmentos de bosque maduro y el bosque maduro continuo (Figura 4).

En el caso de los reptiles, en los bosques secundarios la especie dominante cerca de los arroyos fue *Anolis uniformis* y *A. lemurinus* en las distancias más alejadas a estos cuerpos de agua (Figura 5a, Anexo 1). En los fragmentos de bosque maduro *Anolis uniformis* fue la especie dominante a lo largo del gradiente de distancia; sin embargo, en la distancia más lejana a los arroyos se notó un aumento en la abundancia de *A. lemurinus* y *Holcosus festivus* (Figura 5b, Anexo 1). Finalmente, en bosque maduro continuo la especie dominante a lo largo de todo el gradiente de distancia fue nuevamente *A. uniformis*, siendo *Lepidophyma flavimaculatum*, *A. lemurinus*, *Sincella cherriei* y *Corytophanes cristatus* especies co-dominantes (Figura 5c, Anexo 1). La equitatividad fue mayor cerca de los arroyos que en el resto del gradiente de distancia (interacción significativa entre categoría de distancia a los arroyos y el rango de las especies), independientemente del elemento del paisaje. (Figura 5; Tabla 4).

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio demuestran importancia de los arroyos para los ensamblajes de anfibios y reptiles en paisajes tropicales modificados por actividades humanas. La presencia de los arroyos tuvo un efecto positivo directo sobre la abundancia, la riqueza, la diversidad y la composición de especies, sobre todo de los ensamblajes de anfibios. El hecho de que los valores de estos atributos de los ensamblajes de anfibios y reptiles decayera abruptamente algunos metros

después de la orilla (15 m) de los arroyos indica que una cantidad importante de especies (sobre todo de anfibios) habitan preferente o exclusivamente cerca de los arroyos. Vallan (2000) encontró en Madagascar que en fragmentos de bosques tropical el 80% de las especies de anfibios habitaron a menos de 10 metros de los arroyos. Este resultado es concordante con los resultados de este estudio que indican que la mayor cantidad de especies exclusivas de anfibios y reptiles se encontraron en los primeros metros de la orilla de los arroyos (Tabla 2). No obstante de que en los bosques secundarios el efecto de distancia en general no es tan fuerte, la presencia de arroyos dentro de los bosques secundarios es esencial para la recuperación de estos dos grupos. El hecho de que no existió una interacción entre el tipo de elemento de paisaje y la distancia a los arroyos sobre los valores de los atributos de los ensamblajes indica que la presencia de los arroyos es un factor ambiental preponderante para la abundancia y distribución de las especies de anfibios y reptiles dentro de cada elemento del paisaje. Los resultados obtenidos tienen implicaciones importantes para la conservación de la herpetofauna en paisajes modificados por actividades humanas como se discute a continuación.

### ***Importancia de los arroyos para los ensamblajes de anfibios***

En general, en los bosques secundarios la abundancia, la riqueza de especies y la diversidad de especies de anfibios fue menor en los bosques secundarios que en los bosques maduros (fragmentados o continuo). Esto se debió a que las especies que viven en los bosques secundarios son, por lo general, aquellas que toleran ambientes fuertemente perturbados, donde prevalecen condiciones de elevada temperatura y baja humedad (Hernández-Ordóñez et al., 2015). Salvo *Hyalinobatrachium fleischmanni* y las especies del género *Lithobates*, las especies registradas en el bosque secundario no necesitan estrictamente de arroyos para su sobrevivencia y reproducción (Lee 1996). Sin embargo, aún en los bosques secundarios los arroyos representan una fuente importante de recursos (e.g. alimenticios, refugio, lugares para llevar a cabo la reproducción) para estos animales (Suazo-Ortuño et al. 2011) y algunas especies que habitan bosques maduros, que también se encontraron en los bosques secundarios, como *Gastrophryne elegans* y *Bolitoglossa mulleri* (Campbell 1998, Lee 1996), sólo se registraron cerca de los arroyos. Además, los anfibios están sujetos a cambios ambientales más drásticos en los bosques secundarios que en los

fragmentos de bosque (Wind 1999), de modo que especies como *Lithobates vaillanti*, *L. brownorum*, *Leptodactylus fragilis* y *Eleutherodactylus leprus*, que sólo se registraron en la orilla de los arroyos. Estas especies tienen preferencia por habitar cerca de cuerpos de agua (Lee 1996). Todos estos aspectos explican la leve negativa entre los valores de los atributos de los ensambles de los anfibios y la distancia a los arroyos. La gran importancia de la cercanía a cuerpos de agua para anfibios en bosques secundarios ha sido indicada en otros estudios (Hofer et al. 2000, Vallan 2002, Hernández-Ordóñez et al. 2015).

En el bosque maduro (fragmentado y continuo) se encontraron ensambles más abundantes, ricos y diversos en especies. En parte, esto se debe a que los bosques maduros albergan una mayor riqueza de especies con especificidad a hábitats acuáticos que los bosques secundarios (Hernández-Ordóñez et al., 2015). Muchas de las especies exclusivas de bosque maduro tienen su mayor actividad en los cuerpos de agua (e.g. *Bolitoglossa mexicana*, *Incilius campbelli*) o dependen directamente de arroyos para su supervivencia (e.g. *Lithobates maculatus*, *Craugastor palenque*). Sin embargo, la diversidad de especies en fragmentos de bosques maduro fue menor que en el bosque maduro continuo. Los fragmentos de bosque maduro se encuentran sujetos a efectos de borde, los cuales determinan ambientes más severos (deseccación) que los encontrados en el interior del bosque (baja temperatura y elevada humedad), lo que modifica la distribución y abundancia de las especies de anfibios (Schlaepfer y Gavin 2001, Urbina-Cardona et al. 2006). La mayor cantidad de especies exclusivas cerca de los arroyos y una composición diferente de los ensambles, respecto a los sitios alejados de los arroyos, indican que la presencia de arroyos en los fragmentos es de suma importancia para los ensambles de anfibios. Muchas especies de anfibios dependen de los arroyos por su alta diversidad de microambientes y por generar una temperatura estable (Dudgeon 2011). *Hyalinobatrachium fleischmanni* es conocida por vivir cerca de los arroyos donde pueden escucharse los machos cantando sobre las hojas de los árboles en temporada de lluvias y posteriormente depositar sus huevos en el envés de las hojas sobre los arroyos (Campbell 1998). Especies de la familia Craugastoridae (e.g. *Craugastor laticeps*, *C. rhodopis*) no soportan perturbaciones severas de su hábitat y son más abundantes en los fragmentos con arroyos (Campbell 1998).

Algunas especies que se registraron exclusivamente cerca de los arroyos en los fragmentos de bosque maduro y en los bosques secundarios, se encontraron lejos de los arroyos en el bosque maduro (Figura 4). Tal resultado indica que en el bosque maduro las mejores condiciones ambientales (e.g. alta humedad y baja radiación solar) permiten a los anfibios alejarse de los cuerpos de agua. Las especies que se encontraron de manera exclusiva en la cercanía a los arroyos del bosque maduro continuo (Figura 4) tienen hábitos reproductivos que requieren de la presencia de arroyos, incluyendo a especies como *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Craugastor palenque*, *Rhiella marina* y las especies del género *Lithobates* (Lee 1996). El caso de *Rhiella marina* que fue encontrada con mayor abundancia lejos de los arroyos, es una especie que habita preferentemente en hábitats abiertos y/o perturbados (Lee 1996). Es posible que los individuos de esta especie pueden llegar al interior del bosque maduro continuo a través de los arroyos. La rana arborícola *S. cyanosticta* fue la única una especie que se registró como exclusiva a la distancia más alejada de los arroyos. Esta especie es muy rara y es posible que no tenga preferencia por los arroyos ya que deposita sus huevos en una gran variedad de ambientes y son más activas solo en época de lluvias (Campbell 1998). Otra especie que se registró después de los 2.5 metros de los arroyos es la salamandra *Bolitoglossa mexicana*, la cual se le ha visto a lo largo de los arroyos, sobre plantas bromelias y debajo de las rocas en el cauce de arroyos (Campbell 1998).

### ***Importancia de los arroyos para los ensambles de reptiles***

Los anfibios que tienden a tener hábitos semi-acuáticos o acuáticos son más resistentes a la fragmentación que las especies de hábitos terrestres (Pineda y Halffter 2004, Vallan 2000), siempre y cuando la presencia o la calidad de los cuerpos de agua no sean afectados por la perturbación atropica (Pineda y Halffter 2004). En bosques tropicales húmedos de Mesoamérica, la mayoría de las especies de la familia Hylidae habitan sitios con diferentes grados de perturbación (Hilje y Aide 2012, Lee 1996, Reynoso-Rosales et al. 2005, Urbina-Cardona et al. 2006) utilizando cuerpos de agua estáticos (e.g. pozas y charcas; Campbell 1998, Lee 1996). Lo anterior contrasta con otras regiones neotropicales en las que las especies que se reproducen en cuerpos de agua son más sensibles a la fragmentación del hábitat (Becker et al. 2007). En la

región de la Selva Lacandona las especies de la familia Craugastoridae tienen mayor preferencia por los arroyos en los bosques maduros conservados (Hernández-Ordóñez et al., 2015) a pesar que su modo reproductivo es de desarrollo directo (Campbell 1998). Esto se debe a que estas especies son sensibles a las elevadas temperatura y niveles bajos de humedad que prevalecen en los lugares abiertos (Dudgeon 2011).

Al igual que los anfibios, la abundancia y la riqueza de especies fue menor en el bosque secundario y mayor en el bosque maduro continuo. Hernández-Ordóñez et al (2015) sugirieron que limitaciones fisiológicas o dispersivas, altas de tasas de depredación, enfermedades y/o bajos niveles de disponibilidad de recursos pueden causar que varias especies de reptiles no se encuentren en los bosques secundarios. Por otro lado, los ensambles de reptiles respondieron al gradiente de distancia de una manera menos marcada que los ensambles de anfibios. Primero, aunque la abundancia, la riqueza de especies y la similitud de especies se redujeron al aumenta la distancia a los arroyos en los tres elementos del paisaje estudiados, la diversidad de especies fue independiente del gradiente de distancia en todos los elementos. Segundo, la rapidez (pendiente de la curva atributo-distancia) con la que disminuyó la abundancia y la riqueza de especies con la distancia a los arroyos fue independiente del tipo de elemento del paisaje y tal rapidez fue notablemente menor que para los ensambles de anfibios. Estos resultados ilustran que en términos comparativos los ensambles de reptiles son menos dependientes de los arroyos que los ensambles de anfibios.

Como en el caso de los ensambles de anfibios, una mayor heterogeneidad de microambientes y de estabilidad micro-climática en los arroyos puede explicar la mayor riqueza y diversidad de los ensambles de reptiles registrada en la cercanía a los arroyos (Dudgeon 2011). Algunos grupos particulares de reptiles, como las serpientes, se ven favorecidos por una mayor abundancia de presas (tales como anfibios y lagartijas) en los arroyos y sus cercanías (Suazo-Ortuño et al. 2011, Vallan 2000). Varias especies de serpientes encontradas en la región de la Selva Lacandona se alimentan de anfibios, como *Leptodeira septentrionalis* e *Imantodes cenchoa* (Lee 1996). Las especies de reptiles exclusivas y abundantes en la cercanía a los arroyos fueron serpientes (*Drymobius margaritiferus*, *Dryadophis melanurus*, *Spillotes pullatus*) que se alimentan principalmente de anuros y utilizan ese hábitat para protección (Campbell 1998). Por

ejemplo, *S. pullatus* es una serpiente generalmente arborícola que baja al suelo en la temporada de secas y que se refugia de sus depredadores sumergiéndose en los arroyos (Pérez-Higareda et al. 2007). Otras serpientes que son especialistas en sus hábitos alimenticios, como *Tretanorhinus nigroluteus*, sólo habitan en los cuerpos de agua ya que se alimentan exclusivamente de peces, al igual que las tortugas del género *Kinosternon* (encontradas como las segundas más abundante cerca de los arroyos en el bosque maduro) que se alimentan de peces e invertebrados acuáticos (Campbell 1998). Sin embargo el bajo porcentaje de la variación de la riqueza de especies explicado por la distancia a los arroyos (Figura 2b y Tabla 3) indica que, a diferencia de los anfibios, existieron pocas especies exclusivas en la cercanía a los arroyos, además de que existieron también especies exclusivas lejos de los arroyos (Tabla 2).

En los bosques secundarios la equitatividad fue notablemente mayor cerca del arroyo que en distancias mayores, lo que refleja que en las orillas de los arroyos más especies pueden repartirse los recursos al haber más oportunidades de forrajeo y condiciones menos adversas para la mayoría de las especies (Suazo-Ortuño et al. 2011). Las especies más abundantes (*Anolis lemurinus*, *Basiliscus vittatus*, *Anolis rodriguezii*, *Anolis uniformis*, *Scincella cherriei*) se caracterizan por habitar una enorme variedad de hábitats, pero aquellos cercanos a los arroyos son ideales para estos animales. Por ejemplo, los basiliscos son conocidos por habitar cerca de los arroyos, donde buscan ocultarse de sus depredadores (Campbell 1998, Lee 2000). Otras especies que se registraron con mayor abundancia cerca del arroyo fueron las lagartijas *Scincella cherriei* y *A. rodriguezii* cuya presencia se ha asociado con sitios muy húmedos (Lee 1996, Campbell 1998). En los bosques secundarios *A. uniformis* fue dominante cerca de los arroyos pero reemplazado por *A. lemurinus* en distancia alejadas de los arroyos (Figura 5a y Apéndice 1). Otro estudio realizado en la misma región de estudio mostró que en los bosques secundarios la especie de reptil dominante es *A. lemurinus* mientras que *A. uniformis* es la dominante en los bosques maduros (Hernández-Ordóñez et al., 2015). El hecho de que en los bosques secundarios *A. uniformis* fue la especie dominante cerca de los arroyos indica los cuerpos de agua son fundamentales para la presencia de esta especie en ambientes perturbados (Lee 1996).

Aún en los fragmentos de bosque maduro y en el bosque maduro continuo se encontraron muchas especies exclusivas y una mayor riqueza de especies cerca de los arroyos. Los bosques

maduros continuos mostraron la mayor cantidad de especies exclusivas (*Amastridium sapperi*, *Basiliscus vittatus*, *Celestus rozellae*, *Chelydra serpentina*, *Drymobius margaritiferus*, *Kinosternon leucostomum*) cerca de los arroyos quizá porque en ese hábitat existe una elevada diversidad de microhabitats y recursos. La serpiente *A. sapperi*, la única especie serpiente que fue registrada cerca de los arroyos, prefiere lugares sombreados entre la hojarasca, o en oquedades de los troncos con densa vegetación, y se alimentan de ranas y lagartijas (del género *Lepidophyma*; Pérez-Higareda et al. 2007). La lagartija *C. rozellae* es arborícola y rara vez se observa sobre el suelo. Sin embargo, en este estudio se encontró un individuo de esta especie cerca del arroyo por lo que es posible que estas lagartijas bajen de los árboles para tomar agua de los arroyos (Lee 1996). *Chelydra serpentina* y *Kinosternon leucostomum* son tortugas que presentan un modo de vida semiacuáticos. Las patas de estos animales están provistas de una membrana interdigital que le permite trasladarse con mayor facilidad por los diversos cuerpos de agua incluyendo los arroyos; dentro de las especies más abundantes se encuentran a los *Anolis* (principalmente *Anolis uniformis* que registró mayor número de individuos en casi todos los tratamientos) a cuyas especies no se les conocen asociaciones por los arroyos (Lee 1996, Campbell 1998) y pueden ser muy abundantes cerca o lejos del arroyo.

### ***Perspectivas de estudio y conservación de anfibios y reptiles en arroyos***

Los resultados encontrados en el presente estudio indican que los arroyos representan ambientes favorables para la herpetofauna, jugando un papel importante en la conservación de los ensambles de anfibios y reptiles en los paisajes modificados por actividades humanas de regiones tropicales húmedas. Lejos de los arroyos, existen filtros ecológicos que limitarían a muchas especies sobrevivir a condiciones bióticas y abióticas diferentes a las presentes en la cercanía a los arroyos (Hobbs y Norton 2004). Atributos como el modo reproductivo, la amplitud de dieta, el ámbito hogareño y la talla de algunas especies que dependen directamente de la cercanía de los arroyos, podrían explicar el grado de dependencia de las especies a los hábitats cercanos a los arroyos (Duellman y Trueb 1994, Zug et al. 2001). Sin embargo, son necesarios más estudios para establecer tal asociación para las diferentes especies de anfibios y reptiles.



Con los resultados obtenidos se puede afirmar que los arroyos son elementos críticos para la persistencia de anfibios y reptiles. Por lo tanto, en los planes de conservación de estos grupos herpetofaunísticos es fundamental incorporar y conservar a los arroyos y otros cuerpos de agua como elementos críticos en los planes de conservación de la biodiversidad en paisajes modificados por actividades humanas. Actualmente, los bosques tropicales húmedos en la región de la Selva Lacandona, principalmente en Marqués de Comillas, están aún sujetos a tasas elevadas de deforestación (Couturier et al. 2012). La pérdida de cobertura forestal original reduce el hábitat de las especies y puede ocasionar la desecación de arroyos. Entre las especies que son más vulnerables a estos cambios se encuentran los anfibios *Craugastor palenque*, *C. laticeps*, *C. loki*, *Bolitoglossa mexicana*, *Oedipina elongata*, *Gastrophryne elegans* y la lagartija *Celestus rozellae* las cuales tienen preferencia por los cuerpos de agua y están catalogadas, en las normas nacionales e internacionales, como especies vulnerables, o en protección especial, dado que se sabe que sus poblaciones han venido decreciendo a nivel global (NOM-059-ECOL-2010, IUCN 2012).

Es necesario el desarrollo de más investigación sobre la importancia de los arroyos y otros cuerpos de agua para la conservación de anfibios y reptiles en paisajes modificados por actividades humanas. Se sugiere aplicar otras técnicas de muestreo complementarias para elevar el registro de especies y medir variables abióticas del arroyo como humedad, temperatura, pH, sustrato, velocidad de la corriente, y contaminantes. También es necesario evaluar el papel de los arroyos como corredores biológicos para los anfibios y reptiles en ambientes fuertemente perturbados, tales como pastizales ganaderos y campos de cultivos extensivos. Finalmente es necesario evaluar los efectos de la contaminación de los cuerpos de agua sobre los ensamblajes de anfibios y reptiles. En el caso de los anfibios, se sabe que la contaminación de cuerpos de agua ocasiona el declive de las poblaciones (Stuart 2008). En las regiones tropicales de Mesoamérica las actividades agropecuarias representan la principal actividad socioeconómica. Una de las consecuencias de estas actividades son los contaminantes de ríos y arroyos (a partir de fertilizantes, herbicidas e insecticidas) que afectan la sobrevivencia y reproducción de los anfibios (Rouse et al. 1999, Baker et al. 2013) y posiblemente de los reptiles (Espinosa-Reyes et al. 2012, Reynoso-Rosales et al. 2005). La contaminación de cuerpos de agua provocada por la

industria petrolera afecta tanto a anfibios como reptiles (Reynoso-Rosales et al. 2005). Los planes de conservación deberán entonces considerar medidas para reducir/eliminar contaminantes y mitigar sus efectos sobre la biodiversidad.

## REFERENCIAS

Achard F., Eva H. D., Stibig H. J., Mayaux P., Gallego J., Richards T. y Malingreau J. P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.

Aide T. M., Clark M. L., Grau H. R., López-Carr D., Levy M. A., Redo D., Bonilla-Moheno M., Riner G., Andrade-Nuñez M. J. y Muniz M. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45: 262-271.

Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*: 355-366.

Baker N., Bancroft B., García T. 2013. A meta-analysis of the effects of pesticides and fertilizers on survival and growth of amphibians. *Science of the Total Environment* 449: 150-156.

Becker C. G., Fonseca C. R., Haddad C. F., Batista R. F. y Prado P. I. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318: 1775-1777.

Bell K. E., Donnelly M. A. 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 20: 1750-1760.

Böhm M., et al. 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157: 372-385.

Cabrera-Guzmán E., Reynoso V. H. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity and Conservation* 21: 3243-3265.

Campbell J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. Norman. University of Oklahoma Press, E.U. A.

- Chao, A. y Shen, T. J. 2010. Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). Program and User's Guide published at <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chazdon R. L., Peres C. A., Dent D., Sheil D., Lugo A. E., Lamb D., Stork N. E. y Miller S. E. 2009. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology* 23: 1406-1417.
- Colwell R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- Colwell R. K. y Coddington J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 345: 101-118.
- Couturier S., Núñez J. M. y Kolb M. 2012. Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in south-eastern Mexico. En: *Tropical Forests*. Sudarshana, P. (Ed.), pp. 269-296. InTech Shanghai, China.
- Crawley M. J. 2002. *Statistical computing : an introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons. New York:
- Crump M. L. y Scott J. N. 1994. Visual encounter surveys. En: *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. C., Foster M. S., (Eds.), Smithsonian Institution Press. Washington DC, USA.
- de la Peña-Cuéllar E., Benítez-Malvido J., Avila-Cabadilla L. D., Martínez-Ramos M., Estrada A. 2015. Structure and diversity of phyllostomid bat assemblages on riparian corridors in a human-dominated tropical landscape. *Ecology and evolution* 5: 903-913.
- Dial R, Roughgarden J. 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. *Ecology* 76: 1821-1834.
- Doan T. M. 2003. Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna? *Journal of Herpetology* 37: 72-81.
- Dudgeon D. 2011. *Tropical stream ecology*. Academic Press, E.U.A.

- Duellman W. E. y Trueb L. 1994. *Biology of amphibians*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. E.U.A.
- Ellis E. C. 2013. Sustaining biodiversity and people in the world's anthropogenic biomes. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5: 368-372.
- Espinosa-Reyes G., Ilizaliturri-Hernández C. A., González-Mille D. J., Martínez F. B. y Mejía-Saavedra J. 2012. Exposure assessment to persistent organic pollutants in wildlife: the case study of coatzacoalcos, Veracruz, Mexico. INTECH Open Access Publisher.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- FAO. 2011 *State of the World's Forests*. Pages 164 in Organization FaA, ed. <http://www.fao.org/docrep/013/i2000e/i2000e00.htm>: FAO.
- Flores-Villela, O., y Canseco-Márquez L. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 2: 115–144.
- Frost, D. 2014. Amphibian species of the world: an online reference. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>
- Gascon C., Lovejoy T. E., Bierregaard R. O., Malcolm J. R., Stouffer P. C., Vasconcelos H. L., Laurance W. F., Zimmerman B., Tocher M. y Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gibbons J. W. 2003. Terrestrial habitat: a vital component for herpetofauna of isolated wetlands. *Wetlands* 23: 630-635.
- Gillespie G. R., Ahmad E., Elahan B., Evans A., Ancrenaz M., Goossens B. Y Scroggie M. P. 2012. Conservation of amphibians in Borneo: Relative value of secondary tropical forest and non-forest habitats. *Biological Conservation* 152: 136-144.
- Gregory S. V., Swanson F. J., McKee W. A. y Cummins K. W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*: 540-551.
- Hannon S. J., Paszkowski C. A., Boutin S., De Groot J., Macdonald S. E., Wheatley M. y Eaton B. R. 2002. Abundance and species composition of amphibians, small mammals, and songbirds in riparian forest buffer strips of varying widths in the boreal mixedwood of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1784-1800.

Hansen M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S., Goetz, S. y Loveland, T. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853

Harper K. A., Macdonald S. E., Burton P. J., Chen J., Brososke K. D., Saunders S. C., Euskirchen E. S., Roberts D., Jaiteh M. S. y Esseen P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782.

Hernández-Ordóñez O., Urbina-Cardona N. y Martínez-Ramos M. 2015. Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. *Biotropica*. 0:1-12

Hilje B. y Aide T. M. 2012. Recovery of amphibian species richness and composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. *Biological Conservation* 146: 170-176.

Hobbs R. J. y Norton D. A. 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, Washington, DC, E.U.A.

Hofer U., Bersier L. y Borcard D. 2000. Ecotones and gradient as determinants of herpetofaunal community structure in the primary forest of Mount Kupe, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 16: 517-533.

Huey R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* S91-S115.

Ibarra-Manríquez G. y Martínez-Ramos M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91-112.

INE. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, INE-Semarnap, Ciudad de México, México.

Jones K. B. 1986. Amphibians and reptiles. Inventory and monitoring of wildlife habitat: 267-290.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.

Jost L., DeVries P., Walla T., Greeney H., Chao A. y Ricotta C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65-76.

Kenyon N., A. D. Phillott y R. A. Alford. Evaluation of the photographic identification method (PIM) as a tool to identify adult *Litoria genimaculata* (Anura: Hylidae). *Herpetological Conservation and Biology* 4: 403-410.

Keller A., Rödel M. O., Linsenmair K. E. y Grafe T. U. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 305-314.

Laurance W. F., Lovejoy T. E., Vasconcelos H. L., Bruna E. M., Didham R. K., Stouffer P. C., Gascon C., Bierregaard R. O., Laurance S. G. y Sampaio E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.

Lee J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Ithaca: Comstock.

Lees A. C. y Peres C. A. 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation biology* 22: 439-449.

Madison D. M. 1997. The emigration of radio-implanted spotted salamanders, *Ambystoma maculatum*. *Journal of Herpetology* 31: 542-551.

Magurran A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.

Maisonneuve C. y Rioux S. 2001. Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscapes of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83: 165–175.

Malhi Y., Gardner, T.A., Goldsmith, G.R., Silman, M.R. y Zelazowski, P., 2014. Tropical Forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39: 125-159.

Mellor D. J., Beausoleil N. J. y Stafford K. 2004. Marking amphibians, reptiles and marine mammals: animal welfare, practicalities and public perceptions in New Zealand. Science & Research Unit, Science Technology and Information Services, Department of Conservation, Wellington, New Zealand.

Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

- Naiman R. J, Decamps H. y Pollock M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3: 209-212.
- Olson D. H., Anderson P. D., Frissell C .A, Welsh H. H. y Bradford D. F. 2007. Biodiversity management approaches for stream–riparian areas: perspectives for Pacific Northwest headwater forests, microclimates, and amphibians. *Forest Ecology and management* 246: 81-107.
- Owen J. G. 1989. Patterns of herpetofaunal species richness: relation to temperature, precipitation, and variance in elevation. *Journal of Biogeography* 16: 141-150.
- Parris K. M. y McCarthy M. A. 1999. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? *Australian Journal of Ecology* 24: 495-502.
- Pérez-Higareda G., M. A. López-Luna y H. M. Smith. 2007. Serpientes de la región de los Tuxtlas Veracruz, México. Guía de identificación ilustrada. Instituto de Biología, UNAM. Ciudad de México, México.
- Pineda E.,y Halffter G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499-508.
- Reynoso-Rosales V. H., Mendoza-Quijano F., Valdespino-Torres C. S., Sánchez-Hernández X., Bueno J., Álvarez F. y Santiago S. 2005. Anfibios y reptiles. Biodiversidad del estado de Tabasco. 241-260 pp. UNAM, Ciudad de México, México.
- Richter S. C., Young J. E., Seigel R. A. y Johnson G.N. 2001. Postbreeding movements of the dark gopher frog, *Rana sevosa* Goin and Netting: implications for conservation and management. *Journal of Herpetology* 35: 316-321.
- Rodríguez-Mendoza C y Pineda E. 2010. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology Letters* 6: 781-784.
- Rouse J. D., Bishop C. A. y Struger J. 1999. Nitrogen pollution: an assessment of its threat to amphibian survival. *Environmental health perspectives* 107: 799-803
- Ruiz C. A., Ruiz-Agudelo C. A., Valencia-Aguilar A. y Ladle R. J. 2014. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* 20: 229:245

Russildi Gallegos G. 2015. Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura especial del habitat en la selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Morelia, Michoacán, México.

Sabo J. L., Sponseller R., Dixon M., Gade K., Harms T., Heffernan J., Jani A., Katz G., Soykan C. y Watts J. 2005. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology* 86: 56-62.

Santos-Barrera G. y Urbina-Cardona J. N. 2011. The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana De Biodiversidad* 82: 679-687.

Schlaepfer M. A. y Gavin T. A. 2001. Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1079-1090.

Semlitsch R. D. y Bodie J. R. 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology* 17: 1219-1228.

Soberón J. y Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology* 7: 480-488.

Stuart S. N. 2008. Threatened amphibians of the world. Lynx Edicions, IUCN, Conservation International, Barcelona, España.

Suazo-Ortuño I., Alvarado-Díaz J. y Martínez-Ramos M. 2011. Riparian Areas and Conservation of Herpetofauna in a Tropical Dry Forest in Western Mexico. *Biotropica* 43: 237-245.

Uetz, P. 2014. The reptile database. <http://www.reptile-database.org>.

Urbina-Cardona J. N., Olivares-Pérez M y Reynoso V. H. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132: 61-75.

Vallan D. 2000. Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation* 96: 31-43.

Vallan D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 18: 725-742.



van Breugel M., Martínez-Ramos M. y Bongers F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22: 663-674.

Waddle J. H., Rice K. G., Mazzotti F. J. y Percival H. F. 2008. Modeling the effect of toe clipping on treefrog survival: beyond the return rate. *Journal of Herpetology* 42: 467-473.

Wind E. 1999. Effects of habitat fragmentation on amphibians: what do we know and where do we go from here. *Proceedings of the Biology and Management of Species and Habitats at Risk*: 885-894.

Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP. 2001. *Herpetology : an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press San Diego, California, E.U.A.

**TABLA 1.**

*Características los sitios. La edad calculada fue proporcionada por los dueños (van Breugel et al., 2006) y el área se calculó georeferenciando varios los puntos periféricos y plasmándolos en Google Earth. Previo a la selección de los arroyos se recorrieron los sitios y sus alrededores para caracterizar el tipo la vegetación y manejo agropecuario. A lo largo de 70 m se tomó el ancho cada 10 m y se calculó el promedio del ancho de cada arroyo.*

	Sitio	Edad 2010 (años)	Área (Ha)	Vegetación circundante				Ancho promedio del arroyo
				N	S	E	O	
<b>Bosque secundarios intermedios</b>	Héctor 1	7	2	Potrero	BS >4<25 años	BS >4<25 años	Potrero	3.3 ±0.40
	Pedro	10	2	Remanente	Cultivo de maíz	Potrero	Remanente	2.7 ±0.30
	Fermín 4	13	2	Potrero	Remanente	Potrero	Remanente	4.0 ±0.15
<b>Fragmentos de bosque maduro</b>	Loma	Bosque Maduro	20	BS >4<25 años	Potrero	Pueblo	Potrero	4.6 ±0.18
	Gil	Bosque Maduro	30	BS<4 años	Potrero	Potrero	Potrero	3.1 ±0.24
	Rafa	Bosque Maduro	30	Potrero	Potrero/BS >4<25 años	Potrero	Potrero	4.2 ± 0.26
<b>Continuos de bosque maduro</b>	El Siete	Bosque Maduro	>100	-	-	-	-	4.3 ± 0.18
	Lomo Chajul	Bosque Maduro	>100	-	-	-	-	3.5 ± 0.27
	Arroyo San Pablo	Bosque Maduro	>100	-	-	-	-	5.0 ± 0.18

**TABLA 2.**

*Atributos de los ensamblajes (riqueza y número de individuos) de anfibios y reptiles registrados en los diferentes los diferentes elementos del paisaje a través del gradiente de distancia al arroyo en la región de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, México. De los nueve sitios, tres dentro de cada categoría (BSI, FBM y CBM), se establecieron cinco categorías de distancia. Las diferentes categorías de distancias se compararon, con un modelo lineal generalizado, el número de individuos y el número de especies.*

	Abundancia	Riqueza de especies	Especies exclusivas	% ACE	% Chao 2		Abundancia	Riqueza de especies	Especies exclusivas	% ACE	% Chao 2
<b>BSI</b>	$X^2_4=70.38;$ $P<0.001$	$X^2_4=18.46;$ $P=0.001$				<b>BSI</b>	$X^2_4=20.67;$ $P=0.0004$	$X^2_4=4.52;$ $P=0.33$			
2.5 m	78 <sup>a</sup>	13 <sup>a</sup>	7	93	96	2.5 m	104 <sup>a</sup>	16	5	80	71
17.5 m	20 <sup>b</sup>	8 <sup>b</sup>	0	51	39	17.5 m	60 <sup>b</sup>	8	0	94	97
32.5 m	17 <sup>b</sup>	6 <sup>b</sup>	1	83	89	32.5 m	52 <sup>b</sup>	10	0	82	64
47.5 m	13 <sup>b</sup>	7 <sup>b</sup>	0	59	63	47.5 m	64 <sup>b</sup>	10	0	65	64
62.5 m	23 <sup>b</sup>	6 <sup>b</sup>	0	91	97	62.5 m	70 <sup>b</sup>	12	0	71	41
Total						Total					
BSI	151	15	-	87	87	BSI	350	19	-	70	68
<b>FBM</b>	$X^2_4=18.46;$ $P=0.001$	$X^2_4=18.46;$ $P=0.001$				<b>FBM</b>	$X^2_4=41.71;$ $P=0.0001$	$X^2_4=5.78;$ $P=0.21$			
2.5 m	162 <sup>a</sup>	16 <sup>a</sup>	4	93	76	2.5 m	194 <sup>a</sup>	19	5	74	61
17.5 m	31 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>	0	87	89	17.5 m	131 <sup>b</sup>	10	0	100	98
32.5 m	24 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>	0	66	88	32.5 m	123 <sup>b</sup>	13	0	78	51
47.5 m	37 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>	0	83	66	47.5 m	113 <sup>b</sup>	14	1	84	84
62.5 m	32 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>	2	87	66	62.5 m	93 <sup>c</sup>	11	2	70	66
Total						Total					
FBM	286	21	-	86	58	FBM	654	25	-	50	29

	$X^2_{4}=120.67;$ $P=<0.001$	$X^2_{4}=120.67;$ $P=<0.001$				<b>CBM</b>	$X^2_{4}=8.41;$ $P=0.07$	$X^2_{4}=4.29;$ $P=0.36$			
2.5 m	148 <sup>a</sup>	16 <sup>a</sup>	4	87	97	2.5 m	165	20	7	66	76
17.5 m	43 <sup>b</sup>	12 <sup>b</sup>	0	84	96	17.5 m	157	14	2	70	61
32.5 m	40 <sup>b</sup>	13 <sup>b</sup>	0	78	74	32.5 m	160	14	0	84	53
47.5 m	42 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>	0	80	66	47.5 m	143	11	0	92	94
62.5 m	34 <sup>b</sup>	11 <sup>b</sup>	0	74	85	62.5 m	194	13	2	70	51
Total						Total					
CBM	307	19	-	98	87	CBM	819	28	-	71	31
<b>TOTAL</b>	744	27	-	-	-	<b>TOTAL</b>	1823	41	-	-	-

<sup>1</sup>Número de individuos registrados durante el muestreo dentro de cada una de las cinco categorías. Las letras indican las diferencias significativas que se encontraron a partir del modelo lineal generalizado.

<sup>2</sup>Número de especies registrados durante el muestreo dentro de cada una de las cinco categorías. Las letras indican las diferencias significativas que se encontraron a partir del modelo lineal generalizado.

<sup>3</sup>Las especies exclusivas son aquellas que solamente se registraron en una categoría dentro del gradiente de distancia.

<sup>4</sup>“Completeness” ACE: el porcentaje de especies registradas representando con respecto al número de especies esperadas predicho por el estimador de cobertura de abundancia.

<sup>5</sup>“Completeness” Chao2: el porcentaje de especies registradas representando con respecto al número de especies esperadas predicho por el estimador Chao2.

**TABLA 3**

*Resultados del Análisis de Covarianza que muestran el efecto de la distancia al arroyo (Log distancia) y el elemento del paisaje (EP) sobre diferentes atributos de ensamblajes de anfibios y reptiles en la región de la Selva Lacandona, sureste de México. Solamente se muestran los factores que fueron significativos (  $P < 0.05$ ), así como la proporción total de la variación explicada por estos factores (Suma de  $r^2$ ).*

		<i>F</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>gl</i>	<i>p</i>
<b>Anfibios</b>	<b>Abundancia</b>				
	Log(distancia)	2.92	0.45	1, 41	<0.0001
	EP	0.72	0.11	2, 41	0.01
	Suma de $r^2$		0.56		
	<b>Riqueza de especies</b>				
	Log(distancia)	0.95	0.38	1, 41	<0.0001
	EP	0.53	0.21	2, 41	0.0007
	Suma de $r^2$		0.59		
	<b>Diversidad de especies (<math>^1D</math>)</b>				
	Log(distancia)	118.65	0.48	1, 41	<0.0001
	EP	49.39	0.20	2, 41	0.0002
	Suma de $r^2$		0.68		
	<b>Similitud de especies (Índice de Sørensen)</b>				
	Log(distancia)	0.15	0.62	1, 41	<0.0001
	EP	1.8	0.74	2, 41	0.01
Suma de $r^2$		0.81			
<b>Reptiles</b>	<b>Abundancia</b>				

Log(distancia)	0.30	0.13	1, 41	0.004
EP	0.87	0.38	2, 41	<0.0001
Suma de $r^2$		0.51		
<b>Riqueza de especies</b>				
Log(distancia)	0.17	0.21	1, 43	0.001
<b>Diversidad de especies (<math>^1D</math>)</b>				
EP	0.32	0.29	1, 42	0.0007
<b>Similitud de especies (Indice de Sørensen)</b>				
Log(distancia)	1.37	0.74	1, 43	<0.0001

---

**TABLA 4.**

*Resultados del Análisis de Covarianza que muestran el efecto de la categoría de distancia a los arroyos y el tipo de elemento del paisaje sobre la equitatividad en la abundancia de especies de ensambles de anfibios y reptiles en la región de la Selva Lacandona, sureste de México. EP indica los tres elementos del paisaje estudiados (BSI, FBM, CBM), CD corresponde a las cinco categorías de distancia (2.5 m intervalo: 0-5m, 17.5 m intervalo:15-20m, 32.5 m intervalo: 30-35m y 62.5 m intervalo:60-65m ) a los arroyos. Rango es una escala ordinal que indica la posición jerárquica en abundancia que ocupan las especies, siendo 1 la especie más abundante, 2 la que sigue en abundancia y así sucesivamente, en el ensamble encontrado en una categoría de distancia y un elemento del paisaje. En la tabla solamente se indican las variables e sus interacciones que fueron significativas ( $P < 0.05$ ); además se indica el total de la varianza explicada por las variables significativas (Suma de  $r^2$ ). Diferencias en equitatividad se indican por una interacción significativa entre CD y Rango y entre EP y Rango.*

		<i>F</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>gl</i>	<i>p</i>
<b>Anfibios</b>	EP	0.20	0.01	2	0.003
	Rango	15.32	0.63	1	<0.0001
	CD*Rango	0.25	0.01	4	0.0036
	EP*Rango	0.38	0.02	2	<0.0001
	Suma de $r^2$		0.66		
<b>Reptiles</b>	EP	1.24	0.02	2	<0.0001
	CD	0.54	0.01	4	0.03
	Rango	39.55	0.68	1	<0.0001
	CD*Rango	1.88	0.03	4	<0.0001
	Sum de $r^2$		0.74		

## PIES DE FIGURA

**Figura 1.** Ubicación de la zona de estudio dentro de la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México y los sitios en donde se llevaron a cabo el muestreo. Los sitios con bosques secundarios intermedios se indican con círculos, los fragmentos de bosque maduro con triángulos y los sitios dentro del continuo de bosque (REBIMA) con rombos.

**Figura 2.** Relaciones entre la distancia al arroyo y los atributos del ensamblaje; a) Riqueza en anfibios; b) Riqueza de reptiles; c) Número de individuos en anfibios y d) Número de individuos reptiles.

**Figura 3.** Relaciones entre la distancia al arroyo y los atributos del ensamblaje; a) Diversidad en anfibios; b) Diversidad de reptiles; c) Similitud de especies (Sørensen) de anfibios y d) Similitud de especies (Sørensen) de reptiles.

**Figura 4.** Curvas de Rango Abundancia (CRA). Para anfibios; a) Bosques secundarios intermedios; b) Fragmentos de bosque maduro; c) Bosque maduro continuo.

**Figura 5.** Curvas de Rango Abundancia (CRA) Para reptiles; a) Bosques secundarios intermedios; b) Fragmentos de bosque maduro; c) Bosque maduro continuo.



Figura 1.

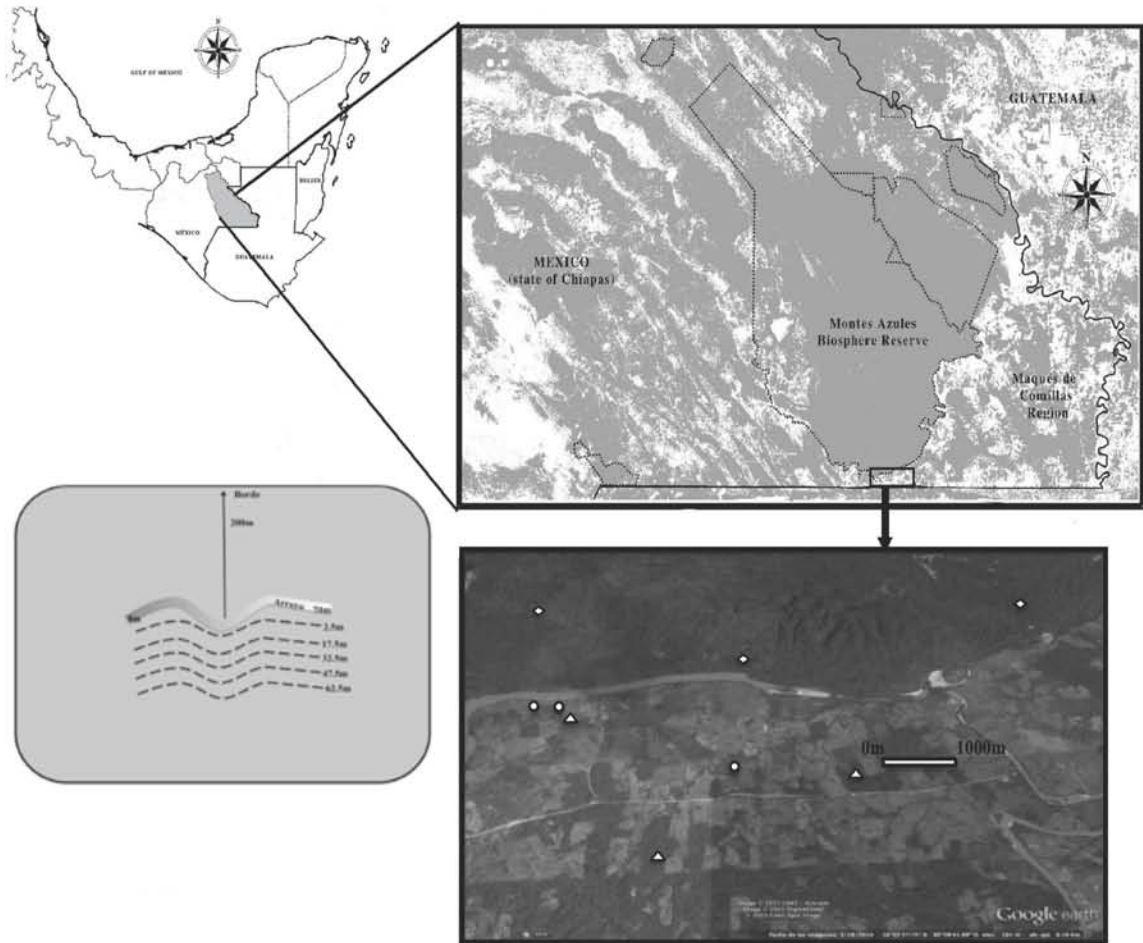


Figura 2.

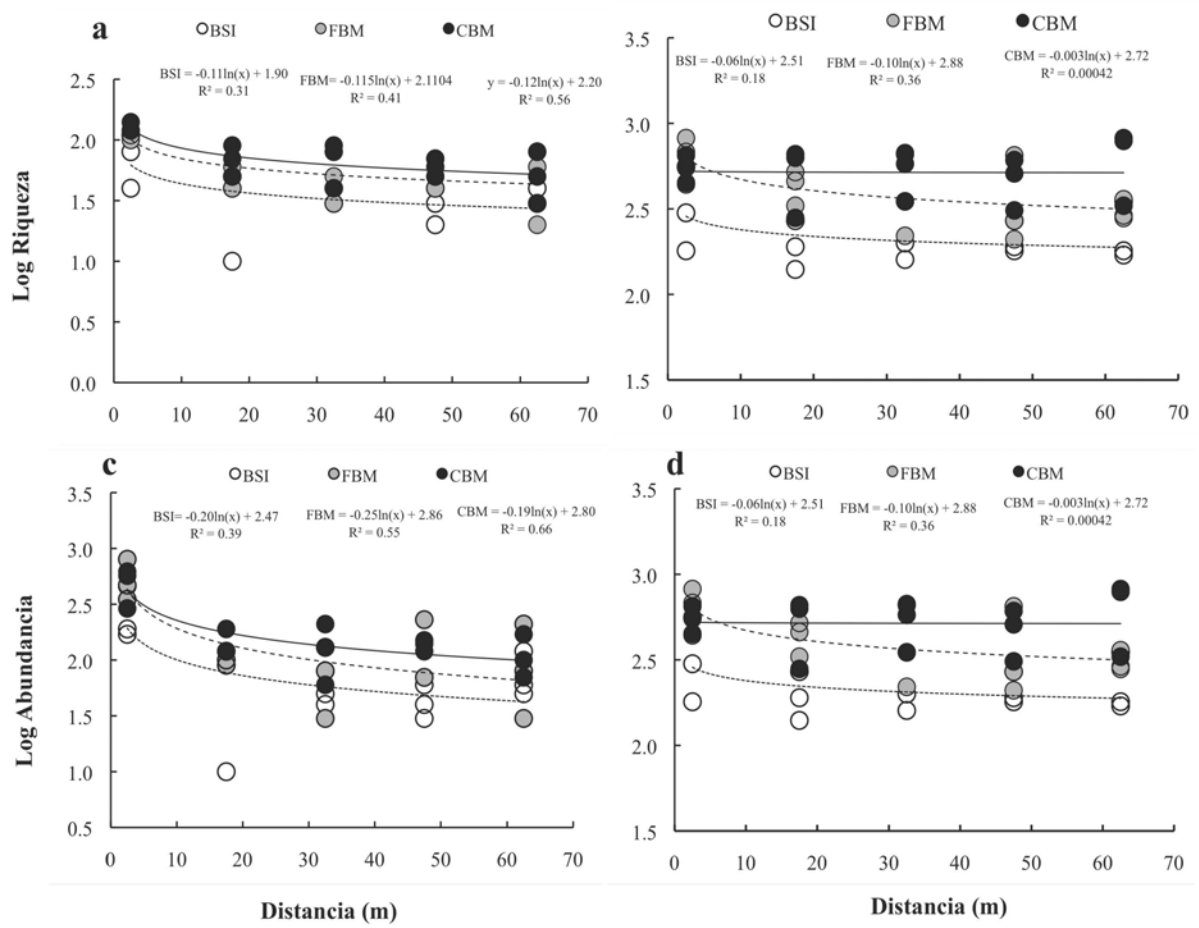
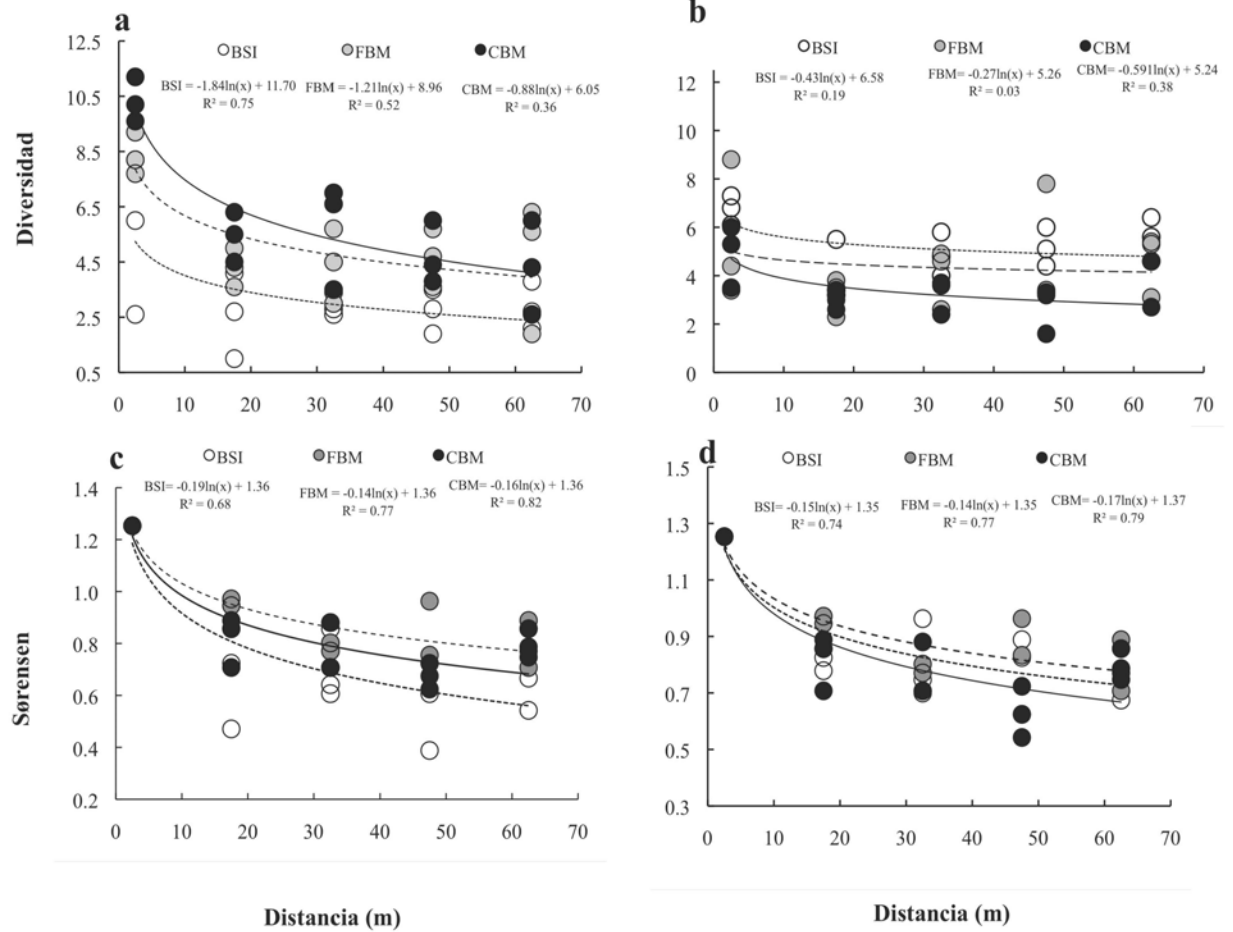
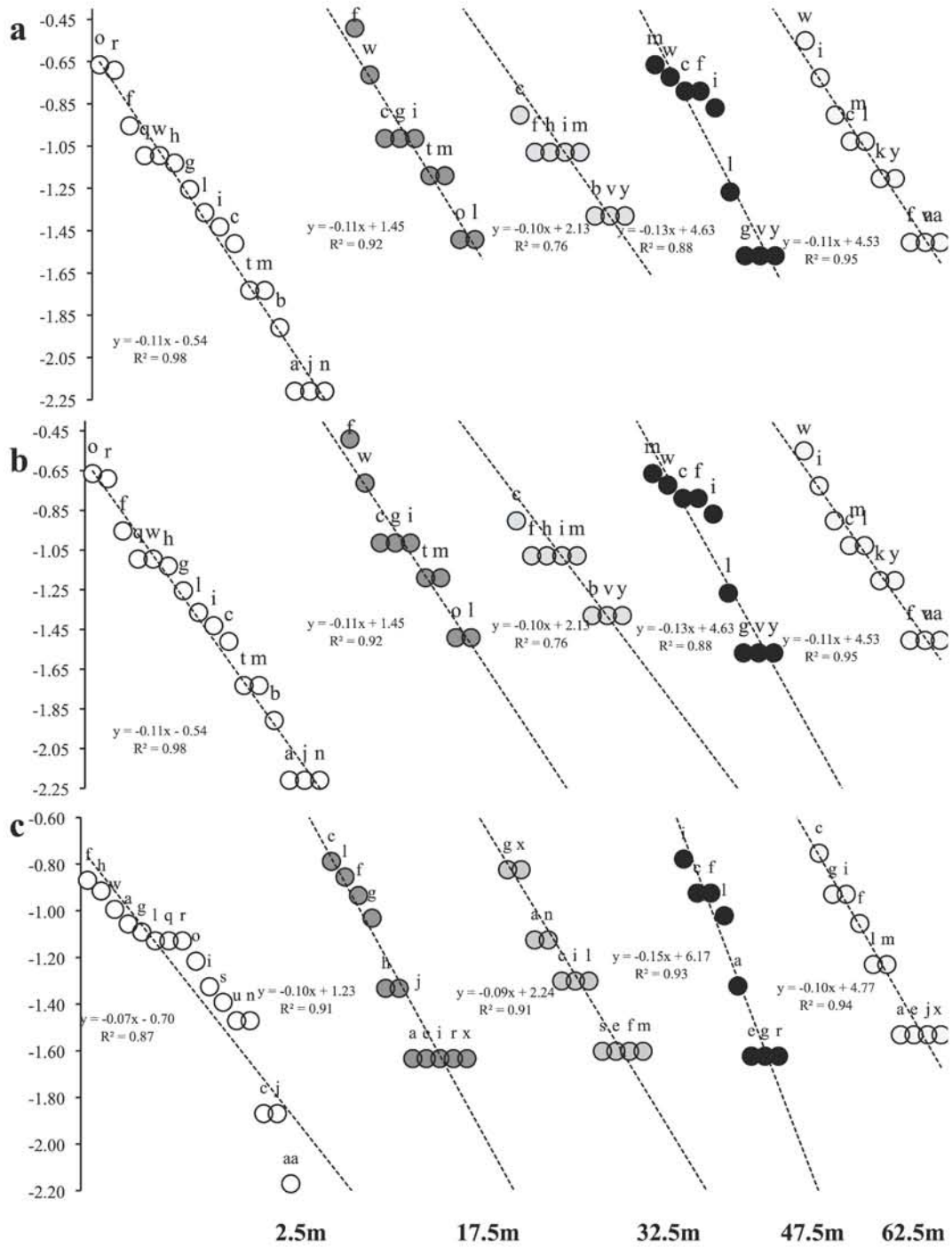


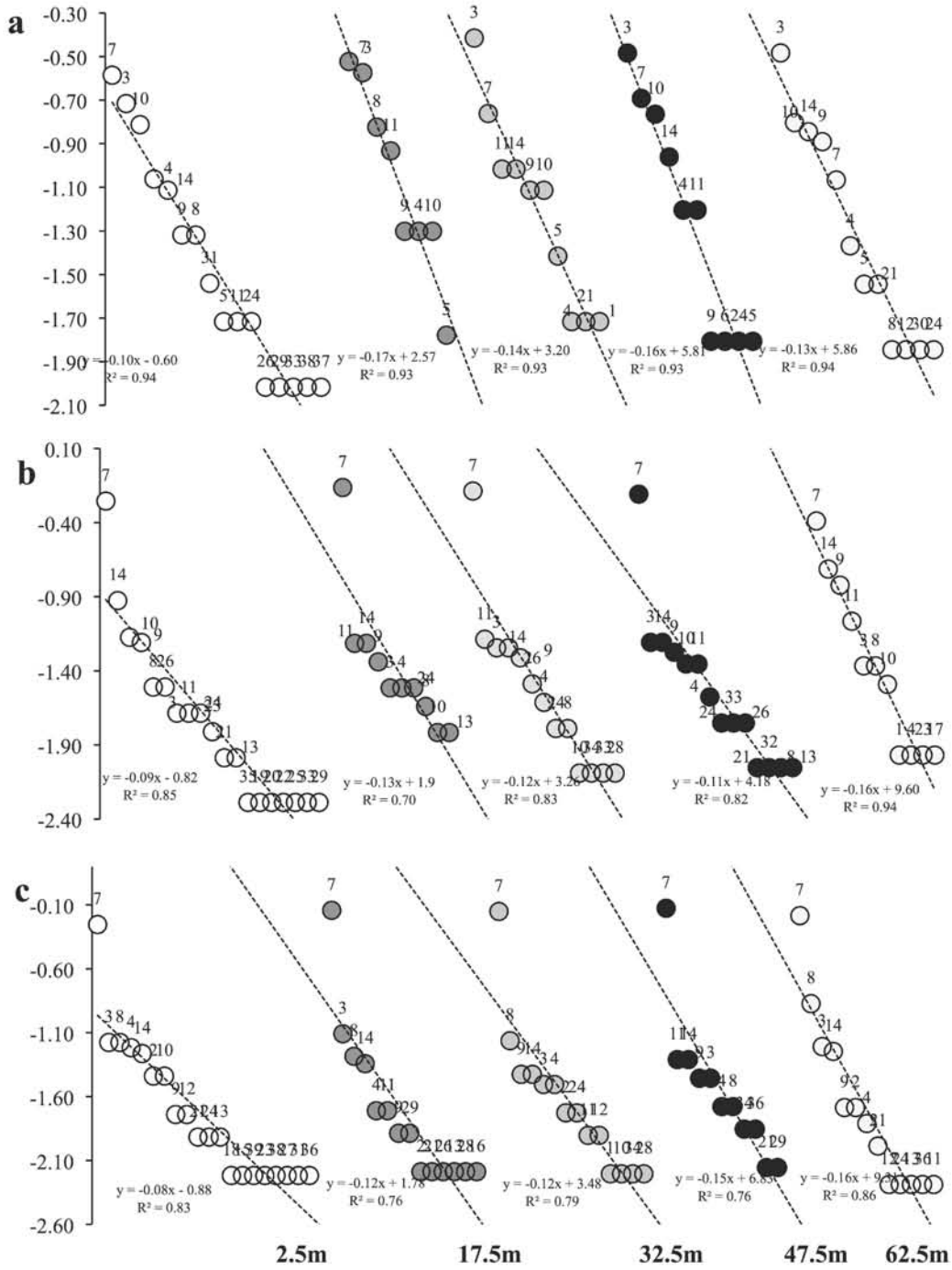
Figura 3.



**Figura 4.**



**Figura 5.**



## ANEXO

### Anexo 1. Especies registradas durante el estudio y su codificación para la interpretación

de las curvas de rango abundancia (CRA).

Anfibios	Código	Reptiles	Código
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	a	<i>Anolis biporcatus</i>	1
<i>Bolitoglossa mulleri</i>	b	<i>Anolis capito</i>	2
<i>Bolitoglossa rufecens</i>	c	<i>Anolis lemurinus</i>	3
<i>Oedipina elongata</i>	d	<i>Anolis rodriguezi</i>	4
<i>Craugastor alfredi</i>	e	<i>Anolis unilobatus</i>	5
<i>Craugastor laticeps</i>	f	<i>Anolis tropidonotus</i>	6
<i>Craugastor loki</i>	g	<i>Anolis uniformis</i>	7
<i>Craugastor palenque</i>	h	<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	8
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	i	<i>Holcosus festivus</i>	9
<i>Gastrophryne elegans</i>	j	<i>Basiliscus vittatus</i>	10
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	k	<i>Corytophanes cristatus</i>	11
<i>Incilius campbelli</i>	l	<i>Eumeces schwartzei</i>	12
<i>Incilius valliceps</i>	m	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	13
<i>Rhinella marina</i>	n	<i>Sincella cherriei</i>	14
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	o	<i>Celestus rozellae</i>	15
<i>Lithobates brownorum</i>	p	<i>Sphaerodactylus millepunctatus</i>	16
<i>Lithobates maculatus</i>	q	<i>Thecadactylus rapicauda</i>	17
<i>Lithobates vaillanti</i>	r	<i>Amastridium sapperi</i>	18
<i>Agalychnis callidryas</i>	s	<i>Clelia clelia</i>	19
<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	t	<i>Coniophanes bipunctatus</i>	20
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	u	<i>Coniophanes imperialis</i>	21
<i>Scinax staufferi</i>	v	<i>Dryadophis melanolomus</i>	22
<i>Smilisca baudini</i>	w	<i>Drymobius margaritiferus</i>	23
<i>Smilisca cyanosticta</i>	x	<i>Imantodes cenchoa</i>	24
<i>Tachycephalus thuyphoni</i>	y	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	25
<i>Tlalocohyla picta</i>	z	<i>Ninia sebae</i>	26
<i>Leptodactylus fragilis</i>	aa	<i>Oxyrhopus petola</i>	27
		<i>Sibon dimidiata</i>	28
		<i>Spilotes pullatus</i>	29
		<i>Tantillita lintoni</i>	30
		<i>Tretanorhinus nigroluteus</i>	31
		<i>Tropidodipsas sartori</i>	32
		<i>Micrurus diastema</i>	33

<i>Bothrops asper</i>	34
<i>Bothriechis schlegelii</i>	35
<i>Porthidium nasutum</i>	36
<i>Kinosternon acutum</i>	37
<i>Kinosternon leucostomum</i>	38
<i>Chelydra serpentina</i>	39

---

# DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES



## **Importancia de los bosques secundarios para los anfibios y reptiles en paisajes modificados y perspectivas para la conservación**

El presente estudio demuestra que la región Lacandona tiene una gran importancia ecológica, biogeográfica de conservación para los anfibios y reptiles. Desde el enfoque de la Biología de la Conservación, la región presenta una composición de especies diferente a la de otras selvas tropicales húmedas en México; también presenta un número muy alto de especies para el país (sólo después de la región de los Tuxtlas, Veracruz). Además se estima que el número de especies registradas para la región aumente considerablemente conforme se continúen los estudios ecológicos y listados de especies anfibios y reptiles. Recientemente se registró por primera vez para la región Lacandona y para México la especie anuro *Craugastor psephosyopharus* (*obs. pers.*) endémica de la Selva Maya; lo que amplió su rango de distribución 60 Km hacia el Noroeste. Esta especie habita únicamente en suelos kársticos dentro de bosques tropicales húmedos conservados (Lee 1996).

A pesar de bajo de endemismo para anfibios y reptiles en la región Lacandona (Ochoa-Ochoa et al. 2014), esta presenta una alta riqueza de especies para el país; siendo este parámetro uno de los criterios utilizados por CONABIO para determinar regiones prioritarias para la conservación (CONABIO CONANP TNC PRONATURA FCF 2007). En el caso de los reptiles la región Lacandona no estaba considerada como una región prioritaria para la conservación (CONABIO CONANP TNC PRONATURA FCF 2007). Sin embargo, y a partir del presente estudio, la amplía revisión bibliográfica y nuevos registros, el número de especies de reptiles aumentó y ahora es mayor que otras regiones tropicales consideradas como regiones prioritarias para la conservación de reptiles (e.g. región de Calakmul, Campeche). Aunado a la alta riqueza herpetofaunística documentada esta región, su importancia es alta debido a que en México, algunas especies sólo habitan en esta región. En el caso de la composición de especies en general para anfibios y reptiles, difiere más de un 50% de cualquier otra región tropical del país (Los Tuxtlas, El Ocote, Calakmul y Sian-Kan). Debido a que la región Lacandona es la porción noroeste de la Selva Maya (Guatemala, Belice y México; Rodstrom et al. 1999). Esta región esta compuesta por diferentes tipos de selvas tropicales, al norte de la región dominan las

selvas altas y medianas subperennifolias, y al centro y sur de la Selva Maya las selvas altas perennifolias (Bray et al. 2008, Pennington y Sarukhán 2005). En el caso de las selvas altas y medianas subperennifolias, que se localizan al norte del Guatemala en la parte de centro-norte del Petén y al sur de la Península de Yucatán (Campeche y Quintana Roo), este tipo de vegetación además de tener una marcada estación seca, posee suelo principalmente calizo (Bray et al. 2008, Pennington y Sarukhán 2005). El suelo calizo tiene características que impide la presencia de cuerpos superficiales de agua (e.g. arroyos) tales como: drenaje muy rápido y una alta porosidad (Pennington y Sarukhán 2005). Lo que limita a algunas especies de anfibios, principalmente salamandras y especies del género *Craugastor* y de las familia Ranidae y Pletodontidae (Campbell 1998, Lee 1996). *Craugastor palenque* habita principalmente cerca de arroyos en bosques conservados (Acevedo y Savge 2004). Estos géneros y familias están presentes en bosques conservados de selvas altas perennifolias con tipos de suelos que permiten la presencia de cuerpos de agua superficiales (Lee 1996).

Desafortunadamente las áreas naturales protegidas en Guatemala se concentran principalmente en el norte del Petén (Hayes et al. 2002, Langholz 1999, Sader et al. 2001) en donde dominan principalmente las selvas altas y medianas subperennifolias. Aunado a esto el inventario forestal de Guatemala indica que la porción de selvas altas perennifolias es muy reducida y esta muy fragmentada (Instituto Geográfico Nacional, Ingeniero Alfredo Obiois Gómez. 2003). Sólo en la parte de las montañas Mayas en Belice y en la región Lacandona se conservan grandes extensiones de selvas altas perennifolias dentro de la selva Maya (Penn et al. 2004). Esta área dentro de la Selva Maya es denominada el “Cinturón Húmedo”, que limita la distribución de las especies que sólo habitan en este tipo de vegetación. Las altas tasas de deforestación que se presentan en la región Mesoamérica (Aide et al. 2013, De Jong et al. 2000), y específicamente en la porción sureste y suroeste de la región Lacandona (Aide et al. 2013, De Jong et al. 2000, Courtier et al., 2012); aumentarían la amenaza para las especies de anfibios que son endémicas para la región, debido a que la principal amenaza para estas es la pérdida de hábitat (Frías-Álvarez et al. 2010).

Finalmente no sólo la pérdida del hábitat podría disminuir la diversidad de especies de anfibios y reptiles en la región. Se estima que el calentamiento global que

afectaría la diversidad de anfibios en México; en esta región se documentaría una disminución significativa de la diversidad (Ochoa-Ochoa et al. 2012). En el caso de las especies de reptiles no hay evaluaciones completas para la región; sin embargo, en general se espera que las lagartijas en regiones tropicales se vean afectadas por el calentamiento global (Huey et al. 2009); inclusive se han registrado extinciones locales en la Península de Yucatán para la lagartija *Sceloporus serrifer* que también habita en la región; correlacionado con el aumento de la temperatura máxima del aire (Sinervo et al. 2010).

### **Importancia de los bosques secundarios para los anfibios y reptiles en paisajes modificados y perspectivas para la conservación**

La cobertura de los bosques secundarios ha aumentado considerablemente en algunas regiones del Mundo; tal es el caso de Mesoamérica (Aide et al. 2013, De Jong et al. 2000). Por esto es importante generar mayor conocimiento sobre los procesos y patrones ecológicos que ocurren dentro de los bosques secundarios, evaluar la capacidad de estos para recuperar y albergar la biodiversidad (Chazdon et al. 2009a, Melo et al. 2013). El presente proyecto de investigación resalta la importancia de los bosques secundarios, para los anfibios y reptiles en selva Lacandona. Los ensambles recuperaron algunos atributos; y en bosques secundarios con más de 14 años de abandono se documentó que las condiciones ambientales serían favorables para la recuperación de riqueza, abundancia y diversidad. Estos resultados son similares a otros trabajos (Pawar et al., 2004, Gardner et al., 2007). Sin embargo a diferencia de otros trabajos el porcentaje de recuperación de especies en anfibios en términos de la composición fue mucho menor (Hilje y Aide 2012, Hernández-Ordóñez et al., 2015). Lo que indica que en esta región la recuperación de la composición de especies en los ensambles de anfibios hasta los 20 años de abandono no mayor al 80%. Una todas la familia Craugastoridae se perdería si se pierden los fragmentos de bosque remanente. No obstante, aunque los ensambles de anfibios no presenta una recuperación de la composición de especies si se estima que la riqueza y abundancia se incrementa con el aumento del número de individuos, lo que actuaría como buffer para la conservación de muchas especies. En el caso de las salamandras, estas reducen sus abundancias en los bosques secundarios como *Oedipina elongata* y

*Bolitoglossa mulleri* y los anuros *Incilius campbelli* y *Smilisca cyanosticta* tienen mayor preferencia por bosques maduros (Campbell 1998).

En el caso de los reptiles, la recuperación de algunos atributos del ensamble (riqueza, abundancia y diversidad) y la composición de especies mayor (aunque no total), se puede concluir que los bosques secundarios intermedios están sirviendo como hábitat disponible para la mayoría de las especies. Sin embargo, en términos de estructura del ensamble (curvas de rango abundancia), las especie del género *Anolis*, que domina en los bosques secundarios, difiere a la especie que domina los bosques maduros conservados (*Anolis uniformis*). Serpientes de la familia Colubridae como *Pliocercus elapioides*, *Oxyrropus petola* y *Sibon dimmidiata*, y de la familia Viperidae como *Porthridium nasutum* se perderían o disminuirían sus abundancias al perderse el bosque maduro restante debido a que estas dependen de la complejidad estructural del bosque (Lee 1996).

Una limitante de nuestro estudio fue la incapacidad de encontrar bosques secundarios de más de 20 años de abandono, por lo que empíricamente no se puede comprobar si la recuperación de la composición de especies de anfibios y reptiles bosques maduros se cumple en bosques secundarios con mayor edad de abandono. El tiempo promedio de descanso (regeneración del bosque) entre cultivos es frecuentemente menor a 10 años, como ocurre en Márques de Comillas (van Breugel et al. 2006). Este tiempo de rotación depende de la calidad del suelo, de modo que en sitios con suelo fértil, el período de rotación es más corto, lo que impide el desarrollo de bosques secundarios complejos (Dalle y de Blois 2006). Esto limitaría también la recuperación y conservación de muchas especies de anfibios y reptiles. En suelos pobres, el período de rotación agrícola aumenta pero después de uno o dos usos agrícolas, el campo es transformado en praderas ganaderas por periodos de más de 20 años (Coomes et al. 2000). Es importante señalar que la historia de uso de suelo es un factor determinante para establecer las posibles trayectorias sucesionales de la vegetación (Aide y Cavelier 1994, Zermeño-Hernández et al. 2015).

En este estudio el tipo de manejo de los bosques secundarios fue el mismo en todos los sitios: cultivos de maíz abandonados (van Breugel et al. 2006), pero es necesario explorar las trayectorias sucesionales (tanto para animales y plantas) a partir de otros tipos de manejo, principalmente campos ganaderos y cultivos de palma africana,

que son los que comienzan a dominar el paisaje de la región sureste de la región Lacandona (Couturier et al. 2012). En estos lugares la recuperación de la estructura de los ensamblajes vegetales suele ser más difícil (Zermeño-Hernández et al. 2015). La complejidad de los bosques secundarios desarrollados bajo las condiciones de campos ganaderos, es menor que aquella de bosques secundarios desarrollados en campos agrícolas abandonados (Méndez-Bahena 1999, Zermeño-Hernández et al. 2015). El grado en el que estos los bosques secundarios (a partir de praderas ganaderas), sirvan para conservar especies de anfibios y reptiles amerita un trabajo posterior. Sin embargo, puede esperarse que si el bosque se regenera más lentamente y con menor magnitud en las praderas abandonadas, el establecimiento de ensamblajes herpetofaunísticos sería más incierto.

La implementación de cronosecuencias como herramienta para estudiar las trayectorias sucesionales en regiones tropicales ha sido criticada, debido a que en muchos casos las trayectorias de las cronosecuencias no coinciden con las dinámicas sucesionales (Johnson y Miyanishi 2008). Sin embargo la implementación de esta herramienta metodológica a largo plazo (Chazdon et al. 2009b, Walker et al. 2010) y la inclusión la configuración del paisaje en términos de conectividad, porcentaje de bosque maduro remanente (Melo et al. 2013), ayudarían obtener información más certera sobre los procesos de recuperación de los ensamblajes tanto animales como vegetales.

### **Importancia de los arroyos para de anfibios y reptiles en paisajes modificados y perspectivas para el estudio y conservación**

Los arroyos resultaron ser elementos importantes para el mantenimiento de la biodiversidad de anfibios y reptiles en dos elementos del paisaje inmersos en bosques secundarios y fragmentos de bosque remanente en un paisaje tropical húmedo. Sin embargo, considerando la pérdida de cobertura original constante en la región (Courtier et al. 2012), sería necesario seguir evaluando la importancia de los mismos en otros elementos del paisaje, principalmente los fragmentos de vegetación lineal en campos ganaderos y los cultivos de palma africana. Principalmente sería importante evaluar el papel que juegan los arroyos rodeados de vegetación lineal, siendo este elemento del

paisaje muy importante para la conservación de la biodiversidad de anfibios y reptiles en otras regiones tropicales (Rodríguez-Mendoza y Pineda 2010).

Los arroyos proveen características únicas para la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de una gran cantidad de especies de anfibios y algunas de reptiles en la Selva Lacandona. En el caso de los anfibios *Craugastor palenque*, *C. loki*, *C. laticeps*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Lithobates maculatus* y *Bolitoglossa mexicana* dependen en mayor medida tanto de la presencia de arroyos como de los bosques maduros (Campbell 1998), además de que se encuentran dentro de una categoría en riesgo internacional (IUCN 2015) o nacional (SEMARNAT 2010). Por lo que la conservación de estas especies no sólo radicará en la conservación de los fragmentos de bosque remanente, sino además con la presencia de arroyos y muy posiblemente en el grado de contaminación que presenten en paisajes modificados por actividades agropecuarias.

Diversos aspectos se deben de abordar para el mejor entendimiento de los efectos de las actividades humanas sobre los anfibios y reptiles; uno muy importante y que ha sido escasamente estudiado es la contaminación de los cuerpos de agua. Esta alteración directa la composición física y química sobre los ecosistemas es una de las principales causas de declive de poblaciones en el caso de los anfibios (Stuart 2008). En el caso de las regiones tropicales la contaminación de cuerpos de agua se da por el uso de agroquímicos que y afectan directamente la el desarrollo larvario sobrevivencia de especies de anuros (Baker et al. 2013). En México se tiene muy poco conocimiento sobre el efecto de la contaminación por agroquímicos en zonas tropicales; siendo que en estas regiones es la principal actividad socioeconómica. Los contaminantes derivados por las actividades agropecuarias afectan la sobrevivencia de los anfibios (Rouse et al. 1999). Se ha registrado en la región de Coatzacoalcos (región tropical cálido húmeda) la persistencia de contaminantes en especies de anfibios y reptiles de acuáticos y semiacuáticos (Espinosa-Reyes et al. 2012).

### **El futuro de los anfibios y reptiles en la Selva Lacandona y consideraciones finales**

Según Russildi (2015) la estructura y composición del paisaje actual en la región de Marqués de Comillas. El porcentaje de pérdida de hábitat que ha sufrido esta región, no

ha resultado en cambios drásticos a nivel de paisaje, en los ensamblajes de anfibios y reptiles. Sin embargo la dinámica actual del cambio de uso del suelo en Marqués de Comillas, indica que la pérdida de cobertura original continuará en la región (Couturier et al. 2012). Las perspectivas para la biodiversidad en la región, y para los anfibios y reptiles en particular no son positivas. Este proceso de pérdida de hábitat llevaría a la desaparición de muchas especies, principalmente de aquellas con poblaciones con bajas densidades y especies que no puedan establecerse en los bosques secundarios y con requerimientos ecofisiológicos muy puntuales. En términos prácticos la conservación de los anfibios y reptiles en selva Lacandona implicaría mantenimiento los fragmentos de bosque maduro y el permitir que los fragmentos de bosques secundarios se mantengan por más de 30 años; dándole prioridad a aquellos fragmentos con una mayor extensión, conectividad y con presencia de arroyos.

En el caso de la herpetofauna, el conocimiento es muy escaso (Chazdon et al. 2009a, Dent y Wright 2009), siendo que estos dos grupos un papel importante dentro de las redes tróficas (Ruiz et al. 2014), en la dispersión de semilla (Benítez-Malvido et al. 2003, Ruiz et al. 2014). Tanto anfibios como reptiles juegan un papel importante en los procesos ecológicos como el ciclaje de nutrientes, flujo de energía, dispersión de semillas y polinización (Ruiz et al. 2014). Es probable que ambos grupos que tengan una participación directa, el aporte de biomasa y el papel que juegan estos dentro de las redes tróficas ya que estos presentan altas abundancias en las regiones tropicales del mundo (Zug et al. 2001). Por lo que sería necesario realizar estudios sobre las interacciones bióticas que se dan dentro del proceso sucesión secundaria, principalmente competencia y depredación.

Los cultivos de la palma africana (*Elaeis guineensis*) han aumentado dentro en el estado de Chiapas siendo la región Lacandona una de las más afectadas por esta actividad (Fletes-Ocón y Bonanno 2014). La implementación de este cultivo ha tenido impactos negativos sobre la biodiversidad en otras regiones tropicales (Fitzherbert et al. 2008) y en el caso de los anfibios pocos estudios se han evaluado el efecto de este tipo de cultivo sobre sus ensamblajes. Sin embargo, en otras regiones se ha documentado que este cultivo solamente puede albergar especies características de zonas degradadas, y no se ha

evaluado el efecto de la contaminación del suelo y agua sobre los ensambles de anfibios y reptiles (Akani et al. 2008, Faruk et al. 2013, Gillespie et al. 2012).

En síntesis, los resultados de este trabajo subrayan que la conservación de la herpetofauna en ambientes agropecuarios descansa, en gran medida en: *i*) mantener una matriz con elevada conectividad entre fragmentos de bosque viejo y bosques secundarios; *ii*) promover una dinámica de cambio de uso del suelo que permita el desarrollo de bosques secundarios con edades más allá de los 30 años; *iii*) el manejo adecuado de los arroyos en diferentes elementos del paisaje, principalmente dentro de los fragmentos de bosque remanente; *iv*) continuar con el estudio de las trayectorias sucesionales en campos agropecuarios abandonados (con diferentes historias de uso de suelo), efectos de la configuración del paisaje y contaminación de los cuerpos de agua, que permitirán conocer mejor la respuesta de estos grupos a los cambios en el ecosistema ocasionados por actividades humanas y sus posibles estrategias para su conservación; *v*) incentivar la conservación de grandes porciones de vegetación remanente, principalmente en la porción sureste de la región en donde sólo existen reservas campesinas.



## BILIOGRAFÍA GENERAL

- Acevedo M. y Savage J. 2004. *Craugastor palenque*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 March 2015.
- Aide T. y Cavelier J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- Aide T., Clark M., Grau H., López-Carr D., Levy M., Redo D., Bonilla-Moheno M., Riner G., Andrade-Núñez M. y Muñiz M. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45: 262-271.
- Akani G., Ebere N., Luiselli L. y Eniang E. A. 2008. Community structure and ecology of snakes in fields of oil palm trees (*Elaeis guineensis*) in the Niger Delta, southern Nigeria. *African Journal of Ecology* 46: 500-506.
- Baker N., Bancroft B. y García T. 2013. A meta-analysis of the effects of pesticides and fertilizers on survival and growth of amphibians. *Science of the Total Environment* 449: 150-156.
- Begon M., Townsend C. y Harper J. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Malden, MA: Blackwell Pub, E.U.A.
- Bell K. y Donnelly M. 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 20: 1750-1760.
- Benítez-Malvido J., Tapia E., Suazo-Ortuño I., Villasenor E. y Alvarado J. 2003. Germination and seed damage in tropical dry forest plants ingested by iguanas. *Journal of Herpetology* 37: 301-308.
- Bodie J. 2001. Stream and riparian management for freshwater turtles. *Journal of Environmental Management* 62: 443-455.
- Böhm M., et al. 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157: 372-385.
- Bray D., Duran E., Ramos V., Mas J., Velázquez A., Mcnab R., Barry D. y Radachowsky J. 2008. Tropical Deforestation, Community Forests, and Protected Areas in the Maya Forest. *Ecology and Society* 13: 56-74.

- Brode J. y Bury R. 1984. The importance of riparian systems to amphibians and reptiles. En California riparian systems: ecology, conservation, and productive management. : 30-36. University of California Press, Berkeley, E.U.A.
- Brooks T., Mittermeier R., Mittermeier C., Da Fonseca G., Rylands A., Konstant W., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S. y Magin G. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. Conservation biology 16: 909-923.
- Cabrera-Gúzman E. y Reynoso V. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. Biodiversity and Conservation 21: 3243-3265.
- Caldwell I., Vitt L. y Gibbons J. 1991. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. Science 253: 892-895.
- Campbell J. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. Norman. University of Oklahoma Press, E.U. A.
- Cavender-Bares J., Kozak K., Fine P. y Kembel W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology letters 12: 693-715.
- Challenger A. y Soberón J. 2010. Los ecosistemas terrestres. En: Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad, CONABIO (ed.), vol. I. Págs: 87-108 CONABIO, México.
- Chazdon R., Letcher S. G., van Breugel M., Martínez-Ramos M., Bongers F. y Finegan B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 362: 273-289.
- Chazdon R., Peres C., Dent, Sheil D., Lugo A., Lamb D., Stork N. y Miller S. 2009a. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. Conservation Biology 23: 1406-1417.
- Chazdon R. L., Harvey C. A., Komar O., Griffith D. M., Ferguson B. G., Martínez-Ramos M., Morales H., Nigh R., Soto-Pinto L. y Van Breugel M. 2009b. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. Biotropica 41: 142-153.
- CONABIO CONANP TNC PRONATURA FCF U. 2007. Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad terrestre de México: espacios y especies. Comisión

Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, AC, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México.

- Coomes O. T., Grimard F. y Burt G. J. 2000. Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. *Ecological Economics* 32: 109-124.
- Couturier S., Núñez J. M. y Kolb M. 2012. Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in south-eastern Mexico. En: *Tropical Forests*. Sudarshana, P. (Ed.). Pp. 269-296. InTech Shanghai, China.
- Cushman S. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation* 128: 231-240.
- Dalle S. P. y de Blois S. 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system. *Ecology and Society* 11:2. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art2/>
- De Jong B., Ochoa-Gaona S., Castillo-Santiago M., Ramírez-Marcial N. y Cairns M. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29: 504-511.
- de la Peña-Cuéllar E., Benítez-Malvido J., Avila-Cabadilla L., Martínez-Ramos M. y Estrada A. 2015. Structure and diversity of phyllostomid bat assemblages on riparian corridors in a human-dominated tropical landscape. *Ecology and evolution* 5: 903-913.
- Dent D. y Wright S. 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* 142: 2833-2843.
- Dirzo R. y Robles-Gil P. 1994. *Diversidad de flora mexicana: Agrupación Sierra Madre*, Ciudad de México, México.
- Dudgeon D. 2011. *Tropical stream ecology*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Duellman W. E. 1999. *Patterns of distribution of amphibians : a global perspective*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, E.U.A

- Dunning J., Danielson B. y Pulliam R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*: 169-175.
- Dunn R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302-309.
- Ellis E., Goldewijk K., Siebert S., Lightman D. y Ramankutty N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography* 19: 589-606.
- Espinosa-Reyes G., Ilizaliturri-Hernández C. A., González-Mille D., Martínez F. y Mejía-Saavedra J. 2012. Exposure assessment to persistent organic pollutants in wildlife: the case study of Coatzacoalcos, Veracruz, Mexico: INTECH Open Access Publisher.
- Eterovick P. y Barata, I. 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica*, 62: 365-377.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- FAO. 2011. State of the World's Forests. En FAO (eds.) <http://www.fao.org/docrep/013/i2000e/i2000e00.htm>: FAO.
- Faruk A., Belabut D., Ahmad N., Knell R. y Garner T. 2013. Effects of Oil-Palm Plantations on Diversity of Tropical Anurans. *Conservation Biology* 27: 615-624.
- Fitzherbert E., Struebig M., Morel A., Danielsen F., Bruhl C., Donald P. y Phalan B. 2008. How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution* 23: 538-545.
- Fletes-Ocón H. y Bonanno A. 2014. The processing of palm oil in Chiapas, Mexico: Resistance and alternatives. *Labor Relations in Globalized Food (Research in Rural Sociology and Development)* 20: 247-267.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. En: *Biological diversity of Mexico: origins and distributions*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Oxford University Press, New York. p. 253-280.
- Flores-Villela O. y García-Vázquez U. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 467-475.
- Frías-Álvarez P., Zúñiga-Vega J. J. y Flores-Villela O. 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation* 19: 3699-3742.

- García-Barrios L., Galván-Miyoshi Y., Valsieso-Pérez I., Masera O., Bocco G. y Vandermeer J. 2009. Neotropical forest conservation, agricultural intensification, and rural out-migration: the Mexican experience. *Bioscience* 59: 863-873.
- Gardner T., Barlow J. y Peres C. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 138: 166-179.
- Gascon C., Lovejoy T., Bierregaard R., Malcolm J., Stouffer P., Vasconcelos H., Laurance W. F., Zimmerman B., Tocher M. y Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gentry A. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*:19-28.
- Gibbons J., Scott D., Ryan T., Buhlmann K., Tuberville T., Metts B., Greene J., Mills T., Leiden Y., Poppy S. y Winne, C. 2000. The global decline of reptiles, DeJa Vu amphibians. *Bioscience* 50: 653-666.
- Gibbs H. K., Ruesch A., Achard F., Clayton M., Holmgren P., Ramankutty N. y Foley J. 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 16732-16737.
- Gillespie G., Ahmad E., Elahan B., Evans A., Ancrenaz M., Goossens B., Scroggie M. 2012. Conservation of amphibians in Borneo: Relative value of secondary tropical forest and non-forest habitats. *Biological Conservation* 152: 136-144.
- Glor R., Flecker A., Benard M. y Power A. 2001. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 10: 711-723.
- Gotelli N. 2011. A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 359: 585–597
- Gregory S., Swanson F., McKee W. y Cummins K. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*: 540-551.
- Haddad C. F. y Sawaya R. J. 2000. Reproductive Modes of Atlantic Forest Hyliid Frogs: A General Overview and the Description of a New Model. *Biotropica* 32: 862-871.
- Haddad C. F. B. y Prado C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience* 55: 724-724.

- Hannon S., Paszkowski C., Boutin S., DeGroot J., Macdonald S., Wheatley M. y Eaton B. 2002. Abundance and species composition of amphibians, small mammals, and songbirds in riparian forest buffer strips of varying widths in the boreal mixedwood of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* 32:1784-1800.
- Hansen M., Potapov P., Moore R., Hancher M., Turubanova S., Tyukavina A., Townshend, J. R. G. et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 342: 850-853.
- Hayes D., Sader S. y Schwartz N. 2002. Analyzing a forest conversion history database to explore the spatial and temporal characteristics of land cover change in Guatemala's Maya Biosphere Reserve. *Landscape Ecology* 17: 299-314.
- Hedges S., Duellman W. y Heinicke M. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa* 1737: 1-182.
- Heinen J. 1992. Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24: 431-439.
- Hilje B. y Aide T. M. 2012. Recovery of amphibian species richness and composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. *Biological Conservation* 146: 170-176.
- Hobbs R. y Norton D. 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. En: Temperton V., Hobbs R, Nuttle T, y Halle S. (eds.) *Assembly rules and restoration ecology*. Pp.72-95. Island Press, Washington, D.C., E.U.A.
- Hofer U., Bersier L. y Borcard D. 2000. Ecotones and gradient as determinants of herpetofaunal community structure in the primary forest of Mount Kupe, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 16: 517-533.
- Huey R. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*: S91-S115.
- Huey R., Deutsch C., Tewksbury J., Vitt L., Hertz P., Pérez H. y Garland T. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1939-1948.

- Instituto Geográfico Nacional, Ingeniero Alfredo Obiois Gómez. 2003. Mapa de cobertura forestal de la República de Guatemala. UVG, INAB, CONAP, MAGA, GCP/GUA/008/NET, Instituto Geográfico Nacional. Guatemala, Guatemala
- Johnson E. y Miyanishi K. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11: 419-431.
- IUCN. 2015. IUCN Red List of Threatened Species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Kanowski J., Reis T., Catterall C. y Piper S. 2006. Factors affecting the use of reforested sites by reptiles in cleared rainforest landscapes in tropical and subtropical Australia. *Restoration Ecology* 14: 67-76.
- Keddy P. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keller A., Rödel M, Linsenmair K. y Grafe, T. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 305-314.
- Langholz J. 1999. Exploring the effects of alternative income opportunities on rainforest use: Insights from Guatemala's Maya Biosphere Reserve. *Society and Natural Resources* 12: 139-149.
- Laurance W., Lovejoy T., Vasconcelos H., Bruna E., Didham R., Stouffer P., Gascon C., Bierregaard R., Laurance S. y Sampaio E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Laurance W., Camargo J., Luizão R., Laurance S., Pimm S., Bruna, E. y Lovejoy, T. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144: 56-67.
- Lee J. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Comstock, Ithaca, E.U.A.
- Lees A. y Peres C. 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation biology* 22: 439-449.
- Lehtinen R., Ramanamanjato J. y Raveloarison J. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation* 12: 1357-1370.
- Losos J. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77: 1344-1354.

- MacArthur R. 1984. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press, E.U.A.
- Mace G. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 359: 711-719.
- Maisonneuve C. y Rioux S. 2001. Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscapes of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems and Environment*: 83.
- Malhi Y., Gardner T., Goldsmith G., Silman M. y Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39: 125-159.
- McKenzie V. 2007. Human land use and patterns of parasitism in tropical amphibian hosts. *Biological Conservation* 137: 102-116.
- Méndez-Bahena A. 1999. Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría. Departamento de Ecología de los Recursos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Mexico.
- Melo F., Arroyo-Rodríguez V., Fahrig L., Martínez-Ramos M. y Tabarelli M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in ecology and evolution* 28: 462-468.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A. y Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Myers N. y Knoll A. 2001. The biotic crisis and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 5389-5392.
- Naiman R., Decamps H. y Pollock M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3: 209-212.
- Ochoa L. y Villela O. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. UNAM, Ciudad de México, México.
- Ochoa-Ochoa L. M., Rodríguez P., Mora F., Flores-Villela O. y Whittaker R. J. 2012. Climate change and amphibian diversity patterns in Mexico. *Biological Conservation* 150: 94-102.



- Ochoa-Ochoa L., Campbell J., Flores-Villela O. 2014. Patterns of richness and endemism of the Mexican herpetofauna, a matter of spatial scale? *Biological Journal of the Linnean Society* 111: 305-316.
- Olson D., Anderson P., Frissell C., Welsh H. y Bradford D. 2007. Biodiversity management approaches for stream–riparian areas: perspectives for Pacific Northwest headwater forests, microclimates, and amphibians. *Forest Ecology and management* 246: 81-107.
- Owen J. 1989. Patterns of herpetofaunal species richness: relation to temperature, precipitation, and variance in elevation. *Journal of Biogeography*: 141-150.
- Parra-Olea G., Flores-Villela O. y Mendoza-Almeralla C. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 460-466.
- Pawar S., Rawat G. y Choudhury B. 2004. Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *BMC Ecology* 4: 1-18
- Penn M., Sutton D. y Monro A. 2004. Vegetation of the greater Maya mountains, Belize. *Systematics and Biodiversity* 2: 21-44.
- Pennington T. y Sarukhán J. 2005. *Arboles Tropicales de Mexico. Manual para identificación de las principales especies.* UNAM/FCE, Ciudad de México, México.
- Pineda E. y Halffter G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499-508.
- Poe S. 2004. Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs*: 37-89.
- Prugh L., Hodges K., Sinclair A. y Brashares J. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 20770-20775.
- Rios-López N. y Aide T. 2007. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica* 63: 35-50.
- Rodríguez-Mendoza C. y Pineda E. 2010. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology Letters* 6: 781-784.
- Rodstrom C., Olivieri S. y Tanglely L. 1999. Introducción. En: *La Selva Maya: conservación y desarrollo.* James U. Nations y Richard B. (Eds.). Ciudad de México, México.
- Rouse J. D., Bishop C. A. y Struger J. 1999. Nitrogen pollution: an assessment of its threat to amphibian survival. *Environmental health perspectives* 107: 799-8.03

- Ruiz C., Ruíz-Agudelo C., Valencia-Aguilar A, Ladle R. J. 2014. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* 20: 229-245
- Russildi-Gallegos G. 2015. Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura especial del habitat en la selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Morelia, Michoacán, México.
- Sabo J., Sponseller R., Dixon M., Gade K., Harms T., Heffernan J., Jani A., Katz G., Soykan C. y Watts J. 2005. Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology* 86: 56-62.
- Sader S., Hayes D., Hepinstall J., Coan M. y Soza C. 2001. Forest change monitoring of a remote biosphere reserve. *International Journal of Remote Sensing* 22: 1937-1950.
- Sala O., Chapin F., Armesto J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo, R., y Wall, D. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Santos-Barrera G., y Urbina-Cardona J. 2011. The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 679-687.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Ciudad de Mexico, Mexico.
- Semlitsch R. y Bodie J. 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology* 17: 1219-1228.
- Sinervo B., Méndez F., Miles D., Heulin B., Bastiaans E., Villagrán-Santa C., Lara-Resendiz R., Martínez-Méndez N., Calderón-Espinosa M. L. y Meza-Lázaro R. N. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.
- Stuart S. 2008. Threatened amphibians of the world. Lynx Edicions, IUCN, Conservation International, Barcelona, España.
- Suazo-Ortuño I., Alvarado-Díaz J. y Martínez-Ramos M. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22: 362-374.

- Suazo-Ortuño I., Alvarado-Díaz J., Martínez-Ramos M. 2011. Riparian Areas and Conservation of Herpetofauna in a Tropical Dry Forest in Western Mexico. *Biotropica* 43: 237-245.
- Temperton V., Hobbs R., Nuttle T. y Halle S. 2004. Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island Press. E.U.A.
- Tocher M., Gascon C. y Zimmerman B. 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: a ten-year study. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, Laurance W., y Bierregaard R. Pp. 124-137. University of Chicago Press, Chicago, E.U.A.
- Tscharntke T., Tylianakis J., Rand T., Didham R., Fahrig L., Batary P. y Westphal C. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews* 87: 661-685.
- Urbina-Cardona J., Olivares-Pérez M., Reynoso V. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Valencia-Aguilar A., Cortés-Gómez A., y Ruiz-Agudelo C. 2013. Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* 9.3: 257-272.
- Vallan D. 2000. Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation* 96: 31-43.
- van Breugel M., Martínez-Ramos M. y Bongers F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22: 663-674.
- Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. y Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Vitt L., Caldwell J. 2009. *Herpetology*. Academic Press/Elsevier, Boston, Massachusetts, E.U.A.
- Wake D. y Lynch J. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Distribución, ecología e historia evolutiva de las salamandras plethodóntidas en América tropical*. *Natural History*: 1-65.

- Walker L., Wardle D., Bardgett R. y Clarkson B. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725-736.
- Weiher E. y Keddy P. 2001. Assembly rules as general constraints on community composition. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Pp. 251-271. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Wilson E. 1988. *Biodiversidad*. National Academy Press, Washington, E.U.A.
- Zermeño-Hernández I., Méndez-Toribio M., Siebe C., Benítez-Malvido J. y Martínez-Ramos M. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12161.
- Zug G., Vitt L. y Caldwell J. 2001. *Herpetology : an introductory biology of amphibians and reptiles*, 2nd ed. Academic Press, San Diego, California, EUA.

## ANEXO I

New records and range extensions of  
amphibians and reptiles in the Lacandona  
rainforest, Mexico



Biogeography

Range extensions of amphibians and reptiles in the southeastern part of the Lacandona rainforest, Mexico

*Extensión del área de distribución de anfibios y reptiles en la parte sureste de la selva Lacandona, México*

Omar Hernández-Ordóñez<sup>a,b,\*</sup>, Víctor Arroyo-Rodríguez<sup>b</sup>, Adriana González-Hernández<sup>c</sup>, Giovanni Russildi<sup>b</sup>, Roberto Luna-Reyes<sup>d</sup>, Miguel Martínez-Ramos<sup>b</sup>, Víctor H. Reynoso<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04360 México, D.F., Mexico

<sup>b</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico

<sup>c</sup> Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Copilco, Coyoacán, 04510 México, D.F., Mexico

<sup>d</sup> Colección Herpetológica, Coordinación Técnica de Investigación, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Calzada de los Hombres Ilustres s/n, Fracc. Francisco I. Madero, Centro, 29000 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Mexico

Received 30 August 2013; accepted 13 September 2014

Available online 29 May 2015

**Abstract**

The Lacandona rainforest represents one of the most diverse Mexican tropical wet forests. Although some studies have described the amphibians and reptiles of the region, most herpetological lists come from the northern part of the Lacandona, and there are no confirmed records for many of the expected species. We reviewed databases of scientific collections, taxonomy, and published herpetological lists to produce the most recent updated list of amphibian and reptile species in the region (35 amphibians and 90 reptiles). Furthermore, based on recent inventories (2007–2013) we establish 40 range extensions of 8 amphibians and 32 reptiles for the southeastern part of the Lacandona rainforest. Four out of these 40 records confirmed the occurrence of *Dermophis mexicanus*, *Eleutherodactylus leprus*, *Pantherophis flavirufus*, and *Bothriechis schlegelii* in the region. All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

**Keywords:** Checklist; Herpetofauna; Montes Azules Biosphere Reserve; Marqués de Comillas region

**Resumen**

La selva Lacandona representa uno de los bosques húmedos tropicales más diversos de México. Aunque algunos estudios han descrito a los anfibios y reptiles de la región, la mayoría de los listados herpetológicos proceden de la parte norte de la lacandona y no existen registros confirmados para muchas de las especies esperadas. Se han revisado bases de datos de colecciones científicas, la taxonomía y listados herpetológicos publicados para generar la lista más actualizada de especies de anfibios y reptiles de la región (35 anfibios y 90 reptiles). Además, con base en inventarios recientes (2007–2013) se estableció la extensión del área de distribución de 8 anfibios y 32 reptiles para la parte sureste de la selva Lacandona. Cuatro de estos 40 registros confirmaron la presencia de *Dermophis mexicanus*, *Eleutherodactylus leprus*, *Pantherophis flavirufus* y *Bothriechis schlegelii* en la región.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

**Palabras clave:** Listado de especies; Herpetofauna; Reserva de la Biosfera de Montes Azules; Región de Marqués de Comillas

\* Corresponding author.

E-mail address: [omarhdzor@gmail.com](mailto:omarhdzor@gmail.com) (O. Hernández-Ordóñez).

Peer Review under the responsibility of Universidad Nacional Autónoma de México.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.005>

1870-3453/All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

## Introduction

Mexico is considered the country with the second and fifth highest number of amphibian and reptile species, respectively in the world (Espinosa, Ocegueda, Flores, Llorente-Bousquets, & Vázquez, 2008; Flores-Villela & García-Vázquez, 2014; Parra-Olea, Flores-Villela, & Mendoza-Almeralla, 2014). The Lacandona rainforest contributes greatly to the herpetofaunistic diversity of Mexico and Mesoamerica, being nowadays considered a priority area for biodiversity conservation (Conabio-Conanp-TNC-Pronatura-FCF, UANL, 2007). Yet the available information on species richness and distribution of amphibians and reptiles in the region is incomplete and largely inaccurate (Hernández-Ordóñez et al., 2014).

Hepetofaunal studies in the Lacandona rainforest started in the first half of the 20th century with Smith and Taylor's expeditions (Lee, 1996), and the first published species list for the region reported 77 species, 23 amphibians, and 54 reptiles (Lazcano-Barrero, Gongora-Arones, & Vogt, 1992). After that publication, a number of inventories have reported new records for the region (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006; Lee, 1996; Muñoz, 2010), including the first Mexican record of the caecilian *Gymnopsis syntrema* (González-Hernández, Hernández-Ordóñez, Cervantes-López, & Reynoso, 2014). New range extensions also have been reported for this rainforest (Paredes-León & Reynoso, 2005a, 2005b, 2005c, 2005d; Percino-Daniel, Barcenas, & Sarabia, 2012; Percino-Daniel, Bénard-Valle, García-del Valle, & Mendelson III, 2013). Nevertheless, in the Lacandona rainforest most studies have been focused on its northern part, and many species have been hypothesized to be present in the region, without any field record that confirms their presence (Köhler, 2011; Lazcano-Barrero et al., 1992).

Here, databases of scientific collections and published herpetological lists that provide a checklist of amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest were reviewed. Based on new inventories carried out from 2007 to 2013 in the Marqués de Comillas region, we describe 40 range extensions (8 amphibians and 32 reptiles) for the southeastern Lacandona rainforest. Four out of these 40 records confirmed the occurrence of two amphibian and two reptile species, improving thus the accuracy of the information on the species geographic distributions in the region. We also corrected our previous published species list (Hernández-Ordóñez et al., 2014), by changing *Anolis sericeus* to *Anolis unilobatus*, and *Marisora unimarginata* to *Marisora brachypoda*, and by excluding *Drymarchon corais* from this list, as suggested by Crother et al. (2003). Thus, this paper represents the most recent updated list of amphibian and reptile species for the region.

## Material and methods

The Lacandona rainforest is located in the southern part of the Mexican state of Chiapas, in southern Mexico (100–1,500 m elev.; Fig. 1). The region has an extension of 13,000 km<sup>2</sup>, bordered to the south and east by Guatemala, and to the east and north by the Mexican state of Tabasco and the Chiapas

highlands, respectively; the Palenque National Park represents the northernmost limit of the region (INE, 2000). The Lacandona rainforest is part of the Mayan forest, which represents one of the largest forested areas in Mesoamerica (Rodstrom, Olivieri, & Tangle, 1999). Our study was focused on lowland tropical rainforests (<500 m elev.), dominated by a hot and humid climate, with mean annual precipitation and temperature of 2874 mm and 25 °C, respectively (INE, 2000; Pennington & Sarukhán, 2005).

To update the checklist of amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest, we reviewed all published species lists and range distribution notes from the region (Campbell & Lamar, 2004; Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006; González-Hernández et al., 2014; Lazcano-Barrero et al., 1992; Lee, 1996; Muñoz, 2010; Paredes-León & Reynoso, 2005a, 2005b, 2005c, 2005d; Percino-Daniel et al., 2012, 2013). We consulted databases of the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles at the Instituto de Biología (CNAR) and Museo de Zoología at the Facultad de Ciencias (MZFC), both at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM, Mexico City), the Colección Herpetológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas (ECOSUR-SC) and the Colección Herpetológica (IHNHERP) of the Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, both located in Chiapas. Additional data were obtained from the Global Biodiversity Information Facility database, where only records from specimens shelved in scientific collections were considered. We found a specimen of *Dermophis mexicanus* and a specimen of *Coluber mentovarius* shelved at CNAR not previously reported for the region. Thus, we confirmed the occurrence of *Dermophis mexicanus* in the Lacandona rainforest, and extended the distribution range of *Coluber mentovarius*. Both records are described in Table 1 and Appendix A.

We also carried out herpetological surveys in the poorly known southeastern part of the Lacandona rainforest, including two adjacent areas separated by the Lacantún River: the Marqués de Comillas region (MCR) and the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR), located approximately at 16° 04' N and 90° 45' W, and covering an altitudinal range of 100–500 m elev. (Fig. 1). Inventories were conducted during 2007 (February, April, July, September, and November), 2008 (January, March, and July), 2010 (July and October), 2011 (March and August), 2012 (May and June), and 2013 (February) as part of OHO's M.Sc. and Ph.D. thesis (Hernández-Ordóñez, 2009).

Inventories in MCR included old-growth forest patches, secondary forests, crops, bean fields, cocoa plantations, pastures, streams and rivers, human settlements, and roads. We used multiple sampling techniques, including visual encounter surveys, acoustic encounter surveys, drift-fences, pitfalls traps, and boat tours along the Lacantún River (see details of these methods in Corn, 1994; Crump & Scott, 1994; Zimmerman, 1994). Because of the low vagility and the strong philopatry of amphibians and reptiles (Blaustein, Wake, & Sousa, 1994; Böhm et al., 2013; Stuart et al., 2008), the specimens collected  $\geq 40$  km in a straight line from the closest previous records were considered as extensions of their geographic range (Canseco-Márquez,

Table 1  
Updated list of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico.

Taxa	Previous records <sup>a</sup>								Present study <sup>e</sup>
	1	2	3	4	5 <sup>b</sup>	6 <sup>c</sup>	7 <sup>d</sup>	8	
Class Amphibia									
Order Gymnophiona									
Family Dermophiidae									
<i>Dermophis mexicanus</i>	P					R2			**
<i>Gymnopsis syntrema</i>					R3				
Order Urodela									
Family Plethodontidae									
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	P	R	R	R		R1	R1,2	R	R
<i>B. mulleri</i>	R		R	R				R	R
<i>B. rufescens</i>	R	P	R	R		R2	R2	R	R*
<i>Oedipina elongata</i>	P			R				R	R*
Order Anura									
Family Bufonidae									
<i>Incilius campbelli</i>					R2			R	R
<i>I. macrocristatus</i>		R	R						R*
<i>I. valliceps</i>	R	R	R	R		R1,2	R1,2	R	R
<i>Rhinella marina</i>	R	R	R	R		R1	R1	R	R
Family Rhinophrynidae									
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	R	P	R	R		R1	R2		R
Family Centrolenidae									
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	R		R	R			R2	R	R
Family Hylidae									
<i>Agalychnis callidryas</i>	R	R	R	R		R1	R1	R	R
<i>Bromeliohyala bromeliacia</i>		R							
<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	R	R	R	P		R1	R1,2	R	R
<i>D. microcephalus</i>	R		R	R		R1,2	R1	R	R
<i>Scinax staufferi</i>	P	R	R	R	R1	R1,2	R2	R	R
<i>Smilisca baudinii</i>	R	R	R	R		R1,2	R1,2	R	R
<i>S. cyanosticta</i>	R	R	R	R		R1	R1	R	R*
<i>Tlalocohyla loquax</i>	R		R	R		R2	R1,2	R	R
<i>T. picta</i>	R	P	R	R		R2	R2	R	R
<i>Trachycephalus typhonius</i>	R	R	R	P		R1,2	R2	R	R
<i>Tripurion petasatus</i>					R1	R2			
Family Microhylidae									
<i>Gastrophryne elegans</i>	R		R	P			R2	R	R
<i>Hypopachus variolosus</i>	R								
Family Ranidae									
<i>Lithobates brownorum</i>		R	R			R1,2	R1,2	R	
<i>L. maculatus</i>							R2		R
<i>L. vaillanti</i>	R	P	R	R		R1,2	R1,2	R	R
Family Craugastoridae									
<i>Craugastor alfredi</i>	R	R	R	R		R1		R	R*
<i>C. laticeps</i>	R	P		R		R1		R	R*
<i>C. loki</i>		R	R	R		R1	R2	R	R
<i>C. palenque</i>			R			R1		R	R
Family Eleutherodactylidae									
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	P	P		P					R**
Family Leptodactylidae									
<i>Leptodactylus fragilis</i>	R	P	R	R		R1,2	R2	R	R
<i>L. melanonotus</i>	P	P	R	R		R1,2	R2	R	R
Class Reptilia									
Order Squamata									
Suborder Lacertilia									
Family Anguidae									
<i>Diploglossus rozellae</i>	R	P		R				R	R*
Family Gekkonidae									
<i>Hemidactylus frenatus</i>				R	R1	R1,2		R	R*
Family Sphaerodactylidae									
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	R	R		R		R1,2	R1	R	R
<i>S. millepunctatus</i>		P		R				R	R*



Table 1 (Continued)

Taxa	Previous records <sup>a</sup>								Present study <sup>b</sup>
	1	2	3	4	5 <sup>b</sup>	6 <sup>c</sup>	7 <sup>d</sup>	8	
Family Phyllodactylidae									
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	P	R		R		R1	R1	R	R*
Family Eublepharidae									
<i>Coleonyx elegans</i>	P	R		R		R1,2		R	R*
Family Polychrotidae									
<i>Anolis biporcatus</i>	R	R		R		R1	R1,2	R	R
<i>A. capito</i>	R	R		P		R1	R1	R	R
<i>A. lemurinus</i>	R	R		R		R1,2	R1	R	R
<i>A. pentaprion</i>		R		R		R1		R	R*
<i>A. rodriguezii</i>	R	R		R		R1		R	R
<i>A. tropidonotus</i>	R	P		R		R1	R1,2	R	
<i>A. uniformis</i>	R			R		R1,2	R1	R	R*
<i>A. unilobatus</i>	R	R		R		R1,2	R1	R	R
Family Phrynosomatidae									
<i>Sceloporus serrifer</i>		R		P	R1	R1,2			
<i>S. teapensis</i>		P		R		R1,2		R	R*
Family Iguanidae									
<i>Ctenosaura similis</i>				R				R	
<i>Iguana iguana</i>	R	R		P		R2	R1		R
Family Corytophanidae									
<i>Basiliscus vittatus</i>	R	R		R		R1,2	R1,2	R	R
<i>Corytophanes cristatus</i>	R	R		R		R1		R	R*
<i>Corytophanes hernandezii</i>	R	R		R		R1,2		R	
<i>Laemactus longipes</i>	P			R					
Family Scincidae									
<i>Marisora brachypoda</i>	P			R				R	
<i>Mesoscincus schwartzei</i>		R		P	R2	R1			R
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	R	P		R		R2		R	R*
<i>Scincella cherriei</i>	R	R		R		R1	R1,2	R	R
Family Teiidae									
<i>Holcosus festivus</i>	P	R		R		R1,2		R	R
<i>Holcosus undulatus</i>	R	R		R		R1	R1,2	R	R
Family Xantusiidae									
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	R	R		R		R1,2	R1,2	R	R
Suborder Serpentes									
Family Boidae									
<i>Boa constrictor</i>	R	P		R		R2	R1,2	R	R
Family Colubridae									
<i>Adelphicos quadrivirgatus</i>	P	P		R				R	R*
<i>Amastridium sapperi</i>				R		R2			R*
<i>Clelia clelia</i>	R			P			R1,2		R*
<i>Coluber mentovarius</i>						R2		R	*
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	P	P		R				R	R*
<i>C. fissidens</i>	R	P		R				R	
<i>C. imperialis</i>	R	P		R			R1	R	R
<i>C. quinquevittatus</i>	R							R	
<i>C. schmidti</i>		R		R				R	
<i>Drymarchon melanurus</i>	R	R		R				R	R
<i>Drymobius margaritiferus</i>	R	R		R		R1	R1,2	R	R
<i>Ficimia publia</i>				P				R	
<i>Geophis carinosus</i>				R					
<i>Imantodes cenchoa</i>	R	R		R		R1	R1	R	R
<i>I. gemmistratus</i>	P			R				R	
<i>Lampropeltis triangulum</i>	R	P		R				R	
<i>Leptodeira frenata</i>	R			R			R1	R	
<i>L. septentrionalis</i>	P	R		R		R1,2		R	R*
<i>Leptophis ahaetulla</i>	R	R		R			R1	R	R
<i>L. mexicanus</i>	R	P		R		R2	R1	R	R
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	R	P		P				R	R*
<i>Nerodia rhombifer</i>				R		R2			
<i>Ninia diademata</i>	P			R				R	R*

Table 1 (Continued)

Taxa	Previous records <sup>a</sup>								Present study <sup>e</sup>
	1	2	3	4	5 <sup>c</sup>	6 <sup>c</sup>	7 <sup>d</sup>	8	
<i>N. sebae</i>	P	R		R		R1,2		R	R*
<i>Oxybelis aeneus</i>	P	P		P			R2	R	R*
<i>O. fulgidus</i>	R						R1	R	
<i>Oxyrhopus petola</i>	R	R		R		R1	R1,2	R	R
<i>Pliocercus elapoides</i>	P	R		R		R1,2		R	R
<i>Pantherophis flavivirufus</i>									R**
<i>Pseustes poecilonotus</i>	R	R		R		R1,2	R1	R	R*
<i>Rhadinaea decorata</i>	R	R		R		R1		R	
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	P	R		R		R1			R*
<i>Senticolis triaspis</i>	R			R		R1			R*
<i>Sibon dimidiatus</i>	R	P		R		R1		R	R*
<i>S. nebulatus</i>	R			R		R1	R1	R	R
<i>Spilotes pullatus</i>	R	R		P		R1	R1	R	R*
<i>Stenorrhina degenhardtii</i>	R	P		R			R1	R	
<i>Stenorrhina fremivillei</i>				P				R	
<i>Tantilla schistosa</i>		R							
<i>Tantillita lintoni</i>	P	R		P		R1			R*
<i>Thamnophis marcianus</i>				R					
<i>Tretanorhinus nigroluteus</i>	P	R		P		R1			R*
<i>Tropidodipsas sartori</i>		P		R		R2			R*
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	R	R		P		R1	R1,2	R	R
Family Elapidae									
<i>Micrurus diastema</i>	R	R				R1	R1,2	R	R*
<i>M. elegans</i>	R							R	
Family Viperidae									
<i>Atropoides mexicanus</i>	P	P		P			R2		R*
<i>Bothriechis schlegelii</i>	P			P		R1			R**
<i>Bothrops asper</i>	R	R		R		R1	R1,2	R	R
<i>Crotalus simus</i>	P			R				R	
<i>Porthidium nasutum</i>	R	P		P			R2		R
Order Testudines									
Family Emydidae									
<i>Trachemys venusta</i>	R	P		R			R1,2	R	R
Family Geomydidae									
<i>Rhinoclemmys areolata</i>	P			R					
Family Kinosternidae									
<i>Kinosternon acutum</i>	R	P		P					R
<i>K. leucostomum</i>	R	P		R			R1	R	R
<i>Staurotypus triporcatus</i>	R	P		R				R	
Family Dermatemydidae									
<i>Dermatemys mawii</i>	R	R		R		R1,2		R	R
Family Chelydridae									
<i>Chelydra serpentina</i>	R	P		R			R1		R
Order Crocodylia									
Family Crocodylidae									
<i>Crocodylus acutus</i>	R	P		P					R
<i>C. moreletii</i>	R	P		R			R1	R	

<sup>a</sup> Previous records: 1. Lazcano-Barrero et al. (1992); 2. Ferreira-García and Canseco-Márquez (2006); 3. Muñoz (2010); 4. Lee (1996); 5. New records published between 2005 and 2014; 6. Scientific collections of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); 7. Scientific collections in Chiapas state; 8. Online database (Global Biodiversity Information Facility). In all cases, we indicate the species recorded (R) or cited as probable (P) in the region.

<sup>b</sup> New records: 1. Paredes-León and Reynoso (2005a, 2005b, 2005c, 2005d); 2. Percino-Daniel et al. (2012, 2013); and 3. González-Hernández et al. (2014).

<sup>c</sup> Scientific collections in UNAM: 1. Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC); 2. Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR).

<sup>d</sup> Scientific collections in Chiapas state: 1. Colección Herpetológica Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (IHNHERP); 2. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas (ECOSUR-SC).

<sup>e</sup> \*Records that represented range extensions for the southeastern part of the Lacandona rainforest (i.e.,  $\geq 40$  km in straight line from the closest previous records); \*\*records that confirmed the occurrence of certain species in the Lacandona rainforest. In the case of *Dermophis mexicanus* and *Coluber mentovarius*, we did not add an 'R' in the column for the present study because we have not recorded these species in the region, but we used unpublished records of these species deposited in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR).

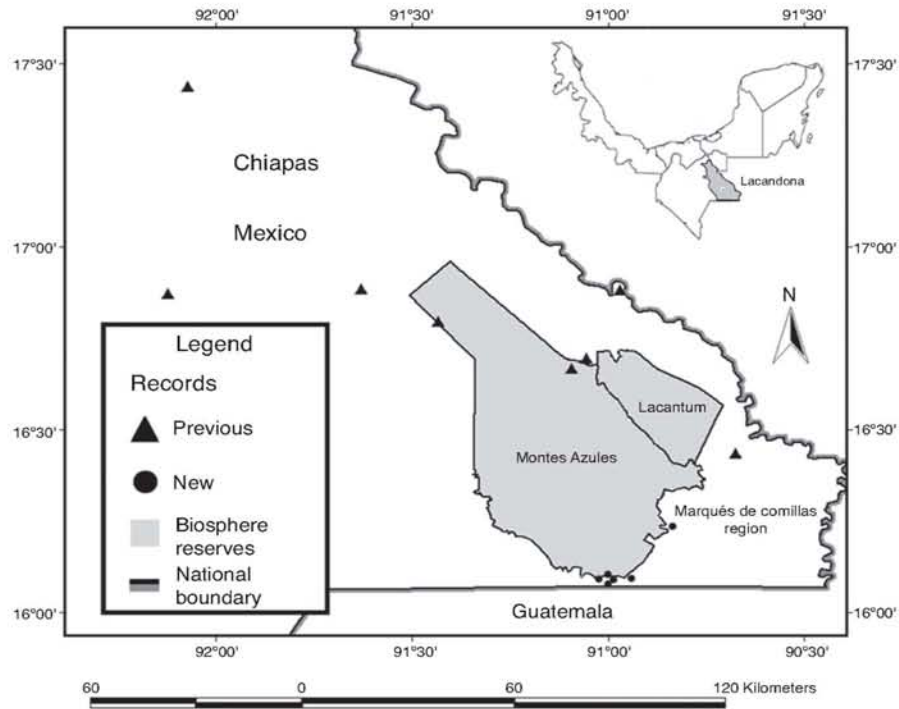


Figure 1. Location of previous and new records of amphibians and reptiles in the Lacandona rainforest, Mexico.

Gutiérrez-Mayén, & Salazar-Arenas, 2000; Chrapliwy, 1956; Kraus, 2010).

All specimens were collected under permit No. SGPA/DGVS/02132 of SEMARNAT (Mexican Government) to VHR, and shelved in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM. Luis Canseco-Márquez verified most of the specimens. Edmundo Pérez-Ramos verified *Adelphicos quadrivirgatus*, Joseph Mendelson III verified *Incilius macrocristatus*, and Alberto Cruz-Silva verified *Pantherophis flavirufus*.

## Results

Our herpetological inventories and detailed revisions of scientific databases revealed a total of 35 species of amphibians from 11 families, and 90 species of reptiles from 22 families for the Lacandona rainforest (Table 1). Within amphibians, anurans had the highest number of species (29 species), followed by salamanders (four species), and caecilians (two species). Regarding reptiles, squamates were the richest with 52 species of snakes and 29 species of lizards, followed by seven species of turtles and two species of crocodiles (Table 1).

We found 40 range extensions for the southeastern part of the Lacandona rainforest (8 amphibians and 32 reptiles; Table 1; Appendix A; Fig. 1). Within these new records, we confirmed the presence of four species (*Dermophis mexicanus*, *Eleutherodactylus leprus*, *Pantherophis flavirufus*, and *Bothriechis schlegelii*) that had been previously suggested to be present in the region (Table 1).

## Discussion

The very high number of species of amphibians and reptiles recorded to date highlights the importance of the Lacandona rainforest to the Mexican herpetofaunistic diversity, as this rainforest represents the second most diverse tropical region in Mexico, just behind the Los Tuxtlas region (Hernández-Ordóñez et al., 2014). Although the Lacandona rainforest covers 0.66% of the Mexican continental territory (about 2,000,000 km<sup>2</sup>), according to recently published estimates for amphibians (376 species: Parra-Olea et al., 2014; 377 species: González-Hernández et al., 2014) and reptiles (864 species: Flores-Villela & García-Vázquez, 2014), our study indicates that it maintains approximately 9.3% and 10.4% of the amphibian and reptile species in Mexico, respectively. These figures may increase, as there are still some expected species that have not been confirmed for the region. Hernández-Ordóñez et al. (2014) reported 21 species (16 reptiles and 5 amphibians) that have been suggested to be present in the Lacandona rainforest, from which here we confirmed the occurrence of 4 species (2 amphibians and 2 reptiles). Additional studies are therefore needed, particularly in the central and southeastern part of the Marqués de Comillas region (Fig. 1), to have a more accurate herpetofaunal checklist. If the presence of these probable species is confirmed, the Lacandona rainforest will be recognized as the richest rainforest in the country. This information will be essential for biogeographical studies, and will provide a baseline for the ecology and conservation of biodiversity as a whole (Gotelli, 2011; Mace, 2004).

The range extensions between the northern and southern parts of the Lacandona rainforest were relatively expected, as very few surveys have been carried out in the Marqués de Comillas region. In contrast, areas such as the Palenque and Yaxchilán National Parks have been surveyed for decades (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006; Lee, 1996). Interestingly, range extensions of amphibian species were mainly from Plethodontidae and Craugastoridae, which are known to have restricted distributions (e.g., *Oedipina elongata*; Campbell, 1998; Lee, 1996). For reptiles, most range extensions were from snakes (Colubridae), that are known to be rare (i.e., with small populations) and/or with low detection probability (Zug, Vitt, & Caldwell, 2001), preventing their registration in herpetological studies. Similarly, range extensions of lizards were mainly from species that are rare or with arboreal habits, such as *Diploglossus rozellae* and *Thecadactylus rapicauda* (Campbell, 1998; Lee, 1996). In our study, however, range extensions for common species were also recorded (e.g., *Anolis uniformis*, *Anolis pentaprion*, *Sceloporus teapensis*, and *Corytophanes cristatus*), most probably because of the scarcity of surveys in the region and the small sampling effort. We also documented the range extension of *Hemidactylus frenatus*, an exotic species that is usually associated with human settlements, and hence, it can be easily overlooked in surveys carried out in forested habitats (Lee, 1996).

Overall, consistent with recent studies of small rodents (San-José, Arroyo-Rodríguez, & Sánchez-Cordero, 2014), mid- and large-sized mammals (Garmendia, Arroyo-Rodríguez, Estrada, Naranjo, & Stoner, 2013), primates (Arroyo-Rodríguez, González-Perez, Garmendia, Solà, & Estrada, 2013), and plants (Hernández-Ruedas et al., 2014), our study highlights that this region should be considered a priority area for biodiversity conservation. This region maintains the largest rainforest remnant in Mexico, and one of the most important in Mesoamerica (Dirzo & Robles-Gil, 1994). Unfortunately, it is increasingly deforested and fragmented. The annual deforestation rate in the region is between 1 and 8% (Couturier, Núñez, & Kolb, 2012; Mora, 2008), mainly to create agricultural and pasture lands. Management and conservation efforts should focus on preventing additional forest loss in the region, as: (1) many amphibians and reptiles are endemic to the Mayan forest; (2) the region shares <60% of the species with neighboring Mexican tropical forests, and (3) some species are particularly vulnerable to habitat loss and degradation (reviewed by Hernández-Ordóñez et al., 2014).

## Acknowledgments

This research was supported by several grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (MABOTRO projects Semarnat-Conacyt 2002 C01-0597 and Sep-Conacyt CB-2005-01-510), and the Dirección General de Asuntos del Personal Académico (PAPIIT-DGAPA, UNAM; grants IN-227210, IA-203111, IB-200812 and RR-280812). We thank Gilberto, Fermín, Pascual, Miguel, Emanuel, Santos Jamangape, Martín Cervantes, and Ricardo Bolaños for their invaluable assistance in the field. We also thank Joseph Mendelson III (Department of Herpetology, Zoo Atlanta), Luis Canseco and Edmundo Pérez

(Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM), and Alberto Cruz Silva (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología) for their help with the identification of collected specimens. Ricardo Bolaños assisted in the elaboration of the map. We also thank Luis Antonio Muñoz Alonso from the Colección Herpetológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (ECOSUR-SC) for providing us invaluable information. OHO thanks Conacyt for his MSc and PhD scholarships. Idea Wild provided field equipment.

## Appendix A.

Detailed information on range extensions of 8 amphibian and 32 reptile species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, Mexico. Abbreviations: MCR, Marqués de Comillas region, Chiapas; MABR, Montes Azules Biosphere Reserve, Chiapas; GBIF, Global Biodiversity Information Facility database; CNAR, Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, UNAM, Mexico City; IHNHERP, Colección Herpetológica, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN), Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. All distances are air line based.

### A.1. Amphibians

*Dermophis mexicanus* (Mexican Caecilian). Mexico, Chiapas. Municipality: Palenque; Locality: Ruinas de Palenque (17°29'40.00" N, -91°01'9.00" W; 56 m elev.) 9 June 1986. CNAR IBH 19471. This is the first record for the Lacandona rainforest. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Lazcano-Barrero et al., 1992), extending its former known distribution 102 km E from Teapa, Tabasco, Mexico (GBIF, 2014).

*Bolitoglossa rufescens* (Northern Banana Salamander). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Ejido Loma Bonita, MCR (16°06'22.91" N, -90°59'7.63" W; 172 m elev.) 24 October 2010. CNAR-IBH 25335. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of Lacandona region (Köhler, 2011), extending its former known distribution 71 km E from Lagunas de Montebello, Trinitaria, Chiapas (GBIF, 2014), and 190 km SE from Palenque, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was collected at night, in a secondary growth forest on a shrub at 1 m above ground level. Several specimens were also recorded in remnants and continuous old-growth tropical rainforest.

*Oedipina elongata* (Central American Worm Salamander). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Loma, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'55.6" N, -91°00'18.53" W; 167 m elev.) 29 January 2008. Locality: Ruinas, MABR (16°06'37.18" N, -91°00'30.88" W; 193 m elev.) 25 May 2012. Locality: Héctor, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'46.69" N, -90°59'13.56" W; 170 m elev.) 6 June 2012. CNAR-IBH 23600, 26110, and 26115. Those specimens are the second record of the species for the Lacandona region, and southernmost record for Mexico, extending its known distribution 110 km SE from Monte Libano, Ocosingo, Chiapas, and 260 km NW from Puerto Barrios, Guatemala (Lee, 1996). The specimens were found under a dead tree stump in a 20-ha remnant

of tropical rainforest beside a stream and in a well-conserved continuous tropical rainforest (MARB), behind a stream over a fallen log, and in a secondary forest (MCR).

*Incilius macrocristatus* (Large Crested Toad). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Ruinas, MABR (16°06'35.21" N, -91°00'59.10" W; 300 m elev.). 7 November 2007. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Selva Playón, Ejido Playón de la Gloria, MCR (16°05'55.64" N, -91°00'18.53" W; 186 m a.s.l.) 1 July 2012. CNAR-IBH 23431 and 26086. This is the first record of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, extending its known distribution 71 km E from Lagunas de Montebello, Trinitaria, Chiapas (GIFB 2012), and 70 km S from Area Natural Protegida Lacandonia, Ocosingo, Chiapas (CNAR). Both specimens were found on leaf litter; the first in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR), and the second in an abandoned cocoa field (MCR).

*Smilisca cyanosticta* (Blue-spotted Mexican Treefrog). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Ruinas, MABR (16°06'37.18" N, -91°00'30.88" W; 193 m elev.) 25 May 2012. CNAR-IBH 26112. This is the third record of the species for the Lacandona rainforest, extending its former known distribution 66 km NE from Lacanjá-Chansayab, Ocosingo (IHNHERP), 95 km SE from Lago Ocotál, Ocosingo, Chiapas, and 89 km NW from Chinajá Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996). The specimen was collected on a shrub, in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

*Craugastor alfredi* (Alfred's Rain Frog). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Ruinas, MABR (16°06'37.18" N, -91°00'30.88" W; 193 m elev.) 18 September 2007. Municipality: Ocosingo; Locality: El Kárstico, MABR (16°06'54.68" N, -90°59'12.76" W; 449 m elev.) 22 June 2012. CNAR-IBH-RF 065 and CNAR-IBH-26103. This is the first record of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, extending its former known distribution 90 km S from Yaxchilán, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006), and 95 km SE from Lago Ocotál, Ocosingo, Chiapas (GBIF, 2014). Both specimens were collected at night in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR), in shrubs at 1.5 m above ground level.

*Craugastor laticeps* (Broadhead Rainfrog). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Loma, Ejido Loma Bonita, MCR (16°06'22.91" N, -90°59'07.63" W; 172 m elev.) 7 June 2012. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Ejido Playón de la Gloria, MCR (16°08'42.00" N, -90°52'51.60" W; 182 m elev.) 1 July 2012. CNAR-IBH 25304, 25340, 26101, 26091, 26104, 26105, 26106, 26114, 26116, 26117 and 26119. These records extend the known distribution of the species 95 km SE from Lago Ocotál, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996), and 60 km N from Finca Chilbac, Barillas Huehuetanango, Guatemala (GBIF, 2014). The specimens were collected at night on leaf litter in tropical rainforest remnants (MCR).

*Eleutherodactylus leprus* (Leprus Chirping Frog). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Ruinas, MABR (16°06'37.19" N, -91°00'30.89" W; 193 m elev.) 18 March 2011. CNAR IBH 23605. We confirmed the presence of the

species in the Lacandona rainforest (Lazcano-Barrero et al., 1992). This is the southernmost record for the species in Mexico, extending its known distribution 89 km NW from Chinajá, Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996). The specimen was collected at night on leaf litter, in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

## A.2. Reptiles

*Diploglossus rozellae* (Rozella's Lesser Galliwasp). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Cuatro, MABR (16°06'49.50" N, -91°00'17.99" W; 162 m elev.) 8 April 2011. CNAR-IBH 25309. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its former known distribution 55 km SE from Lago Oaxaca, Marqués de Comillas, Chiapas (Lazcano-Barrero et al., 1992), and 117 km S from Piedras Negras, El Petén, Guatemala (Lee, 1996). The specimen was collected in a pitfall drift-fence, near a small stream within well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

*Thecadactylus rapicauda* (Turnip-tailed Gecko). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Gil Selva, Ejido Loma Bonita, MCR (16°03'3.73" N, -90°34'54.83" W; 172 m elev.) 14 September 2011. CNAR-IBH 26073. This record extends the known distribution of the species 80 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006), 85 km NW from Chinajá, El Petén, Guatemala (Lee, 1996), and 190 km SE from Palenque, Palenque, Chiapas (IHNHERP). The specimen was collected at night on the base of a tree in a tropical rainforest remnant (MCR).

*Hemidactylus frenatus* (Common House Gecko). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Ejido Chajul, MCR (16°06'49.57" N, -90°55'27.72" W; 165 m elev.) 3 June 2012. CNAR-IBH 25415 and 25431. This record extends the known distribution of the species 57 km SE from Rizo de Oro, Las Margaritas, Chiapas (GBIF, 2014), and 77 km S from Frontera Corozal, Ocosingo, Chiapas (Paredes-León & Reynoso-Rosales, 2005a). The individuals were collected at night in a house (MCR).

*Sphaerodactylus millepunctatus* (Spotted Gecko). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Estación Chajul, MABR (16°06'38.43" N, -90°56'23.70" W; 151 m elev.) 4 July 2012. CNAR-IBH-RF 069. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its former known distribution 190 km SE from Palenque, Palenque, Chiapas (Lee, 1996), and 89 km NW from Chinajá, Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996). The specimen was photographed at night on leaf litter in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

*Colonyx elegans* (Elegant Banded Gecko). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Arca de Noé, Ejido Chajul, MCR (16°00.6'11" N, -90°55'35" W; 151 m a.s.l.) 10 August 2008. Locality: Selva Playón de la Gloria, Ejido Playón de la Gloria, MCR (16°09'08.69" N, -90°49'8.88" W; 185 m elev.) 1 July 2012. CNAR-IBH-RF 026a, 026b, and CNAR-IBH 26085. This is the third record of the species for the Lacandona rainforest, extending its former known distribution

120 km S from El Real, Ocosingo (American Museum of Natural History), and 70 km S from Reserva Comunal la Cruz, Ocosingo (CNAR). The specimens were collected at night, on the ground in old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Anolis pentaprion* (Lichen Anole). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Gumer, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'19.94" N, -90°59'40.52" W; 188 m elev.) 15 June 2012. CNAR-IBH 26089. This record extends the known distribution of the species 90 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006). The specimen was collected in a liana, at 1.5 m from ground level, in old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Anolis uniformis* (Lesser Scaly Anole). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Loma Bonita, MCR (16°06'22.91" N, -90°59'7.63" W; 172 m elev.) 5 April 2007. Locality: El Siete, MABR (16°06'37.18" N, -91°00'30.88" W; 193 m elev.) 29 October 2007. CNAR-IBH 23414 and 23439. Third record for the Lacandona rainforest, extending its known distribution 77 km S from La Cojolita, Ocosingo, Chiapas (CNAR), and 80 km SE from Lacanja-Chansayab, Ocosingo, Chiapas (IHNHERP). The specimens were collected on leaf litter, the first specimen in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR), and the second specimen on the leaf litter in an abandoned cocoa field (MCR).

*Sceloporus teapensis* (Teapen Rosebelly Lizard). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo, Locality: Desviación a Loma Bonita, Ejido Loma Bonita, MCR (16°00'00.32" N, -90°59'57.14" W; 195 m elev.) 3 June 2007 and 13 June 2012. CNAR-IBH-RF 066 and 073. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 119 km SE from El Real, Ocosingo, Chiapas (GBIF, 2014), and 190 km SE from Palenque, Palenque, Chiapas (Lee, 1996). The specimens were photographed at midday, roadside, on a rock (MCR).

*Corytophanes cristatus* (Smoothhead Helmeted Basilisk). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Héctor, Loma Bonita, MCR (16°05'42.49" N, -91°00'33.90" W; 177 m elev.) 21 August 2012. CNAR-IBH 26885. This record extends the known distribution of the species 66 km SE from Lacanja, Chansayab, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was collected on the branch of a tree in an intermediate secondary forest (MCR).

*Plestiodon sumichrasti* (Sumichrat's Skink). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Gil Selva, Ejido Loma Bonita, MCR (16°03'3.73" N, -90°34'54.83" W; 172 m elev.) 17 June 2012. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Cuatro, MABR (16°06'49.5" N, -91°00'17.99" W; 162 m elev.) 13 May 2012. CNAR-IBH-RF 067 and 068. These represent the southernmost records from the Lacandona rainforest for the species, extending its known distribution 66 km NE from Lacanja-Chansayab, Ocosingo, Chiapas, and 190 km NW from Palenque, Palenque, Chiapas (Lee, 1996). One specimen was photographed on the base of a tree in old-growth tropical rainforest remnant (MCR), and the other was captured by a pitfall trap, in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

*Adelphicos quadrivirgatus* (Middle American Earth Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Loma, Loma Bonita, MCR (16°05'48.62" N, -91°00'19.03" W; 167 m elev.) 29 January 2008. Locality: Selva Pule, MCR (16°05'25.04" N, -90°59'18.75" W; 177 m elev.) 5 September 2011. CNAR-IBH 21956 and CNAR-IBH 26075. This record extends the known distribution of the species 82 km SE from La Florida, Ocosingo, Chiapas, and 40 km NE from Tres Ranchos, Huehuetenango, Guatemala (GBIF, 2014). Both specimens were collected on leaf litter in old-growth tropical rainforest remnants (MCR). A Variable Coral snake (*Micrurus diastema*) was predated 1 specimen.

*Amastidium sapperi* (Sapper's Rustyhead snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: El Siete, MABR (16°06'22.91" N, -90°59'07.63" W; 175 m elev.) 14 March 2007. CNAR-IBH-RF 064. This record extends the known distribution of the species 190 km SE from Palenque, Chiapas, 176 km NW from Las Cañas, El Petén-Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996), and 79 km S from El Encaño, Sierra de la Cojolita, Ocosingo, Chiapas (CNAR). The snake was found under the trunk of a tree, in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

*Clelia clelia* (Mussurana). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas, Locality: Carretera fronteriza a Chajul, MCR (16°04'58.54" N, 90°55'07.86" W; 169 m elev.) 11 September 2011. CNAR-IBH 26074. This is the third record of the species for the Lacandona rainforest, extending its former known distribution 89 km NW from Chinajá, Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996), 190 km SE from Palenque, Chiapas, and 157 km SW from Chancalá, Palenque, Chiapas (IHNHERP). The specimen was collected on the road, near a secondary forest (MCR).

*Coluber mentovarius* (Neotropical Whipsnake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Ejido La Cascada (16°52'05.39" N, -91°10'32.17" W; 370 m elev.) 10 May 2006. CNAR-IBH 256204. This is the third record of the species for the Lacandona rainforest, extending its former known distribution 130 km S from Emiliano Zapata, Palenque, Chiapas (CNAR) and 127 km SE from Yaxoquintela, Ocosingo, Chiapas (GBIF, 2014).

*Coniophanes bipunctatus* (Two spotted Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Loma, Loma Bonita, MCR (16°05'00.02" N, -91°57'37.11" W; 195 m elev.) 23 June 2012. CNAR-IBH 26108 and 26129. This record extends the known distribution of the species 89 km NW from Chinajá, Alta Verapaz, Guatemala, and 190 km SE from Palenque, Chiapas, Mexico (Lee, 1996). The specimens were collected at night on leaf litter, in old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Leptodeira septentrionalis* (Northern Cat-eyed snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: road to Playón de la Gloria, Playón de la Gloria (16°08'57.57" N, -90°53'55.78" W; 158 m elev.) 1 September 2011. CNAR-IBH 26080. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its former known distribution 90 km SW from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-

Márquez, 2006), 60 km S from Reserva Chan-kin, Ocosingo, Chiapas (CNAR), and 117 km S from Piedras Negras, El Petén, Guatemala (Lee, 1996). The specimen was collected on the road, near an old-growth tropical rainforest remnant (MCR).

*Mastigodryas melanolomus* (Common Lizard Eater). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Sitio Rafa, Loma Bonita, MCR (16°02'52.79" N, –90°35'32.41" W; 207 m elev.) 12 January 2008. CNAR-IBH 23594. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 90 km SW from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006). The specimen was collected on leaf litter in an intermediate secondary forest (MCR).

*Ninia diademata* (Ringneck Coffee Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Sitio Gumer, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'10.38" N, –90°58'18.98" W; 172 m elev.) 08 August 2011. CNAR-IBH 26077. This is the first record of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, extending its known distribution 80 km SE from Campo Alegre, Las Margaritas, Chiapas (GBIF, 2014), and 190 km SE from Palenque, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was captured in a pitfall in an intermediate secondary forest (MCR).

*Ninia sebae* (Red Coffee Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Pule Selva, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'27.84" N, –90°58'23.56" W; 167 m elev.) 24 August 2011. CNAR-IBH 26095. This is the first record of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, extending its known distribution 53 km E from Amparo Agua Tinta, Las Margaritas, Chiapas (GBIF, 2014), and 81 km SE from La Florida, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was captured at night, on leaf litter in an old-growth tropical rainforest remnant (MCR).

*Oxybelis aeneus* (Gray Vine Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Fragmento de Reforma, Ejido Reforma, MCR (16°15'16.16" N, –90°49'54.34" W; 183 m elev.) 23 April 2011. CNAR-IBH-RF 063. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 107 km SE from Palestina, Ocosingo, Chiapas (GBIF, 2014), and 57 km NW from El Petén, Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996). The snake was found on a small shrub, in a 1500 ha old-growth tropical rainforest remnant (MCR).

*Pantherophis flavirufus* (Tropical rat snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Carretera Ejido Playón de La Gloria, MCR (16°08'34.15" N, –90°54'06.12" W; 167 m elev.) 25 August 2011. CNAR-IBH 26158. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its former known distribution 108 km SW from Tikal, El Petén, Guatemala (Lee, 1996) and 166 km NE from San Jerónimo Tacaná, Cacaohatán, Chiapas (GBIF, 2014). The specimen was found dead on the road between two old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Pseustes poecilonotus* (Puffing Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Reserva

Reforma, Ejido Reforma Agraria, MCR (16°14'59.37" N, –90°50'19.42" W; 172 m elev.) 11 May 2012. Municipality: Ocosingo; Locality: Camino a Ruinas, MABR (16°06'12.94" N, –91°00'42.40" W; 179 m elev.) 20 May 2012. CNAR-IBH (in process) and CNAR-IBH-RF 070. This is the first record of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, extending its known distribution 50 km SE from Sabana de San Quintín, Ocosingo, Chiapas (GBIF, 2014) and 66 km S from Lacanjá-Chansayad, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996; IHN-HERP). The first specimen was photographed on leaf litter in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR), and the second one was found dead on the road between two old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Scaphiodontophis annulatus* (Guatemala Neckband Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Gil, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'3.95" N, –90°58'2.85" W; 165 m elev.) 31 May 2012. Municipality: Ocosingo; Locality: Carretera al Trece, Ejido el Trece, MCR (16°07'59.40" N, –91°05'52.30" W; 219 m elev.) 06 June 2012. CNAR-IBH (in process) and CNAR-IBH 26083. This represents the first record of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest, extending its known distribution 90 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006), 190 km SE from Palenque, Palenque, Chiapas, and 84 km NW from Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996). Both specimens were collected at night, on leaf litter, in old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Senticolis triaspis* (Green Rat Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Playón de la Gloria, MCR (16°08'09.49" N, –90°54'04.24" W; 173 m elev.) 23 May 2012. CNAR-IBH 26126. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 80 km S from Crucero San Javier, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was found dead on the road between two old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Sibon dimidiata* (Slender Snail Sucker). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Gil, Ejido Loma Bonita, MCR (16°06'22.91" N, –90°59'07.63" W; 172 m elev.) 14 September 2011. CNAR-IBH 26072. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 80 km SE from Las Margaritas, Las Margaritas, Chiapas (GBIF, 2014), 90 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas, and 95 km SE from Lago Ocotál, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was collected at night on the base of a tree, in old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Spilotes pullatus* (Tropical Rat Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Carretera Froteriza, MCR (16°04'59.91" N, –90°59'52.51" W; 191 m elev.) 10 May 2012. CNAR-IBH 26141. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2011), extending its known distribution 80 km SE from Las Margaritas, Las Margaritas, Chiapas (GBIF, 2014), 90 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas, and 95 km SE from Lago Ocotál, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996). The specimen was found dead

on the road between two old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Tantillita lintoni* (Linton's Dwarf Short-tailed Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Sitio Selva Loma, Loma Bonita, MCR (16°03'25.09" N, -91°00'17.80" W; 204 m elev.) 13 June 2012. CNAR-IBH 25300, 25301 and 26088. The record extends the known distribution of the species 90 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006). The specimens were captured with drift-fence and pitfall traps in old-growth tropical rainforest remnants (MCR).

*Tretanorhinus nigroluteus* (Orangebelly Swamp Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Hecor, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'46.69" N, -90°59'13.56" W; 170 m elev.) 21 June 2008. CNAR-IBH 23416. This represents the second record of the species for the Lacandona rainforest, and first record for the southeastern part of this rainforest (MCR), extending its known distribution 90 km S from Yaxchilán, Ocosingo, Chiapas (Ferreira-García & Canseco-Márquez, 2006), and 89 km NW from Chinajá, Alta Verapaz, Guatemala (Lee, 1996). The specimen was collected at night in a stream in a secondary forest (MCR).

*Tropidodipsas sartorii* (Terrestrial Snail Sucker). Mexico, Chiapas: Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Gil, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'10.38" N, -90°58'18.98" W; 172 m elev.) 14 September 2012. Locality: Arroyo Seco, MABR (16°07'14.17" N, -90°55'54.00" W; 165 m elev.) 23 February 2013. CNAR-IBH-RF 074 and CNAR-IBH 26888. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 190 km SE from Palenque, Chiapas, and 70 km SW from Río La Pasión, El Petén, Guatemala (Lee, 1996). The first specimen was photographed in a 40 ha old-growth tropical rainforest remnants (MCR) and the second was collected on leaf litter in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

*Micrurus diastema* (Variable Coral Snake). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Sitio Héctor, Ejido Loma Bonita, MCR (16°05'69.91" N, -90°00'49.47" W; 204 m elev.) 16 September 2007. CNAR-IBH 23449. The record extends the known distribution of the species 53 km E from Amparo Agua Tinta, Las Margaritas, Chiapas (GBIF, 2014), and 66 km SE from Lacanjá-Chansayad, Ocosingo, Chiapas (Lee, 1996; IHN-HERP). The specimen was found on the leaf litter in a secondary forest (MCR).

*Atropoides mexicanus* (Central American Jumping Pitviper). Mexico, Chiapas. Municipality: Marqués de Comillas; Locality: Ejido Playón de la Gloria, MCR (16°08'42.00" N, -90°52'51.6" W; 182 m elev.) 12 August 2011. Municipality: Ocosingo; Locality: El Kárstico, MABR (16°11'31.10" N, -91°08'41.30" W; 44 m elev.) 22 June 2012. CNAR-IBH-RF 062 and 071. We confirmed the presence of the species in the southeastern part of the Lacandona rainforest (Köhler, 2008), extending its known distribution 66 km SE from Lacanjá-Chansayad, Ocosingo, Chiapas (ECO-SH) and 190 km SE from Palenque, Chiapas (Campbell & Lamar, 2004). Specimens were photographed on a dead tree in a cocoa plantation (MCR), and

active at night on the leaf litter in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR), respectively.

*Bothriechis schlegelii* (Eyelash viper). Mexico, Chiapas. Municipality: Ocosingo; Locality: Selva Rafa, Ejido Loma Bonita, MCR (16°04'67.03" N, -90°59'28.51" W; 160 m elev.) 25 May 2011. Locality: Ruinas, MARB (16°11'02.00" N, -91°00'51.50" W; 193 m elev.) 28 May 2011. CNAR-IBH 26082 and 26093. We confirmed the presence of the species for the southeastern part of the Lacandona rainforest (MCR) (Köhler, 2008); the record extends its known distribution 100 km from Paso Subín, El Petén, Guatemala (Lee, 1996) and 249 km SE from Rayón, Rayón, Chiapas (ECO-SCH). Both specimens were surveyed on vines (2 m at soil level) beside a stream; one specimen was collected in a 30 ha old-growth tropical rainforest remnant (MCR) and another was collected in a well-conserved continuous tropical rainforest (MABR).

## References

- Arroyo-Rodríguez, V., González-Perez, I. M., Garmendia, A., Solà, M., & Estrada, A. (2013). The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest. *Mexico. Landscape Ecology*, 28, 1717–1727.
- Blaustein, A. R., Wake, D. B., & Sousa, W. P. (1994). Amphibian declines: Judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*, 8, 60–71.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, E. M., Böhm, M., Collen, B., Baillie, E. M., et al. (2013). The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, 157, 372–385.
- Campbell, J. (1998). *Amphibians and reptiles of Northern Guatemala, the Yucatán, and Belize*. Oklahoma: Animal Natural History Series, University of Oklahoma Press.
- Campbell, J., & Lamar, W. (2004). *The venomous reptiles of the western hemisphere*. Ithaca: Cornell University Press.
- Canseco-Márquez, L., Gutiérrez-Mayén, G., & Salazar-Arenas, M. (2000). New records and range extensions for amphibians and reptiles from Puebla, México. *Herpetological Review*, 31, 259–263.
- Chrapliwy, P. S. (1956). Extensions of known range of certain amphibians and reptiles of Mexico. *Herpetologica*, 12, 121–124.
- Conabio-Conanp-TNC-Pronatura-FCF, UANL. (2007). *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad terrestre de México: espacios y especies*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, A.C., Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Com, S. (1994). Straight-line drift fences and pitfall traps. In W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians* (pp. 109–117). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Couturier, S., Núñez, J. M., & Kolb, M. (2012). Measuring tropical deforestation with error margins: A method for REDD monitoring in south-eastern Mexico. In P. Sudarshana (Ed.), *Tropical forests* (pp. 269–296). Shanghai: InTech China.
- Crother, B., Boundy, J., Campbell, J., de Quieroz, K., Frost, D., Green, D., et al. (2003). Scientific and standard English names of amphibians and reptiles of North America north of Mexico: Update. *Herpetological Review*, 34, 196–202.
- Crump, M. L., & Scott, N. J. (1994). Visual encounter surveys. In W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians* (pp. 84–92). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Dirzo, R., & Robles-Gil, P. (1994). *Diversidad de flora mexicana*. Mexico, D.F.: Cemex and Agrupación Sierra Madre.



- Espinosa, D., Ocegueda, S., Flores, C., Llorente-Bousquets, J., & Vázquez, B. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In J. Soberón, G. Halffter, & J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad* (Vol. I) (pp. 34–65). México, D.F.: Conabio.
- Ferreira-García, M. E., & Canseco-Márquez, L. (2006). Estudio de la herpetofauna del Monumento Natural Yaxchilán, Chiapas, México. In A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez, & F. Mendoza-Quijano (Eds.), *Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad* (pp. 293–310). México, D.F.: Sociedad Herpetológica Mexicana A.C.
- Flores-Villela, O., & García-Vázquez, U. (2014). Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S467–S474.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E., & Stoner, K. E. (2013). Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 331–344.
- GBIF. (2014). *Global biodiversity information facility, Biodiversity occurrence data published*. Retrieved from: <http://data.gbif.org/species/2430979/>
- González-Hernández, A., Hernández-Ordóñez, O., Cervantes-López, M., & Reynoso, V. H. (2014). First record of the Mountain Caecilian *Gymnopsis syntrema* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 645–649.
- Gotelli, N. J. (2011). A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359, 585–597.
- Hernández-Ordóñez, O. (2009). *Cambios de composición y estructura de comunidades de anfibios y reptiles en una cronosecuencia de bosques secundarios de una región tropical cálido-húmeda* (M.Sc. dissertation). Morelia: Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM.
- Hernández-Ordóñez, O., Martínez-Ramos, M., Arroyo-Rodríguez, V., González Hernández, A., González-Zamora, A., Zárate, G., et al. (2014). Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: An update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science*, 1, 1–25. Available online: [www.tropicalconservationscience.org](http://www.tropicalconservationscience.org)
- Hernández-Ruedas, A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., et al. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLOS ONE*, 9(6), e98931. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0098931>
- INE (Instituto Nacional de Ecología). (2000). *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules*. México, D.F.: INE-Semarnap.
- Köhler, G. (2008). *Reptiles of Central America*. Germany: Offenbach (Herpeton).
- Köhler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. Germany: Offenbach (Herpeton).
- Kraus, F. (2010). More range extensions for Papuan reptiles and amphibians. *Herpetological Review*, 41, 246–248.
- Lazcano-Barrero, A., Gongora-Arones, E., & Vogt, R. C. (1992). Anfibios y reptiles en la selva Lacandona. In M. A. Vázquez-Sánchez, & M. A. Ramos (Eds.), *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación* (pp. 145–171). México, D.F.: Ecosfera.
- Lee, J. C. (1996). *The amphibians and reptiles of the Yucatán peninsula*. Ithaca: Cornell University Press.
- Mace, G. (2004). The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359, 711–719.
- Mora, F. (2008). Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: Patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de bosques. In Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Ed.), *Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: Evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal* (pp. 55–83). México, D.F.: Centro de Investigación en Geografía y Geomática, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio).
- Muñoz, A. (2010). *Riqueza, diversidad y estatus de los anfibios amenazados en el sureste de México; una evaluación para determinar las posibles causas de la declinación de sus poblaciones*. San Cristóbal de las Casas: El Colegio de la Frontera Sur, Critical Ecosystem Partnership Fund, Arizona State University. Available online [http://www.cepf.net/Documents/final\\_Ecosur\\_amphibians\\_mexico.pdf](http://www.cepf.net/Documents/final_Ecosur_amphibians_mexico.pdf)
- Paredes-León, R., & Reynoso, V. H. (2005). *Scinax staufferi*: Geographic distribution. *Herpetological Review*, 36, 464.
- Paredes-León, R., & Reynoso, V. (2005b). *Sceloporus serrifer*: Geographic distribution. *Herpetological Review*, 36, 468.
- Paredes-León, R., & Reynoso, V. (2005c). *Hemidactylus frenatus*: Geographic distribution. *Herpetological Review*, 36, 467–468.
- Paredes-León, R., & Reynoso, V. (2005d). *Tripriion petasatus*: Geographic distribution. *Herpetological Review*, 36, 465.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O., & Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S460–S466.
- Pennington, T., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies*. México, D.F.: UNAM/FCE.
- Percino-Daniel, R., Barcenas, R., & Sarabia, A. (2012). Ampliación de la distribución de *Mesoscincus schwartzei* (Squamata: Scincidae) en el Estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28, 644–648.
- Percino-Daniel, R., Bénard-Valle, M., García-del Valle, Y., & Mendelson, J., III. (2013). *Incilius campbelli* (Campbell's Forest Toad). *Herpetological Review*, 44, 103.
- Rodstrom, C., Olivieri, S., & Tangle, L. (1999). Un enfoque regional de la conservación en la Selva Maya. In R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galleta, & I. Ponciano (Eds.), *La selva Maya, conservación y desarrollo* (pp. 3–21). México, D.F.: Siglo XXI.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., & Sánchez-Cordero, V. (2014). Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7, 403–422.
- Stuart, S., Hoffmann, M., Chanson, J., Cox, N., Berridge, R., Ramani, P., et al. (2008). *Threatened amphibians of the world*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Zimmerman, B. (1994). Audio strip transects. In W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians* (pp. 92–96). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Zug, G. R., Vitt, L., & Caldwell, J. (2001). *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles* (2nd ed.). San Diego, CA: Academic Press.

## ANEXO II

First record of the Mountain Caecilan

*Gymnopsis syntrema* (Amphibia:

Gymnophiona: Caeciliidae) in Mexico



Research note

## First record of the Mountain Caecilian *Gymnopsis syntrema* (Amphibia: Gymnophiona: Dermophiidae) in Mexico

### Primer registro de la cecilia de montaña *Gymnopsis syntrema* (Amphibia: Gymnophiona: Dermophiidae) en México

Adriana González-Hernández<sup>1</sup>, Omar Hernández-Ordóñez<sup>2,3</sup>, Martín Cervantes-López<sup>2</sup> and Víctor H. Reynoso<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior. Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., Mexico.

<sup>2</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico.

<sup>3</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, 04510 Coyoacán, México D. F., Mexico.  
✉ vreyoso@ib.unam.mx

**Abstract.** We document the first record of *Gymnopsis syntrema* (Dermophiidae) for Mexico. A single individual was found in the Montes Azules Biosphere Reserve, Lacandona region, in the southeast of Mexico. The specimen was collected in an old-growth forest site at the beginning of the rainy season on May, 2012 and extends former known distribution 88 km west from the nearest locality in Guatemala. We also present an updated distribution map of the species based on all known records of the species to date. With this new record, the number of amphibian species in Mexico increases to 377.

Key words: caecilians, diversity, herpetofauna, tropical rain forest, Lacandona, Chiapas.

**Resumen.** Presentamos el primer registro de *Gymnopsis syntrema* (Dermophiidae) para México. Se encontró un único individuo en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en la región de la lacandona, al sureste de México. El ejemplar fue recolectado en mayo de 2012 en bosque maduro al inicio de la temporada de lluvias, extendiendo la distribución conocida de la especie 88 km al oeste de su localidad más cercana en Guatemala. Presentamos un mapa actualizado de la especie basado en todos los registros conocidos a la fecha. Con este nuevo registro, el número de especies de anfibios en México se incrementa a 377.

Palabras clave: cecilidos, diversidad, heprpetofauna, bosque tropical húmedo, lacandona, Chiapas.

Caecilians (Order Gymnophiona) are the most poorly known amphibians because of their low abundance and secretive habits. They are a highly specialized, limbless group with a long annulated body and sensitive tentacles on either side of the snout. Most species are tropical, fossorial predators with a great diversity in shape, ecology, and reproductive habits (Zug et al., 2001; Vitt and Caldwell, 2009).

Of the 4 known genera of the family Dermophiidae only *Dermophis* and *Gymnopsis* are Mesoamerican endemics, of which only *Dermophis glandulosus* extends to northern Colombia (Wilkinson et al., 2011). Prior to this report,

only 2 species of the genus *Dermophis*, *D. mexicanus* and *D. oaxacae* were known from Mexico; and the 2 species of the genus *Gymnopsis*, *G. multiplicata* and *G. syntrema* were restricted to Central America (Wilkinson et al., 2011). Both genera inhabit low and intermediated elevations of tropical premontane regions from sea level to 900 m elevation in southern Mexico and Guatemala, and up to 1400 m elevation in Costa Rica and western Panama (Savage and Wake, 1972).

The mountain caecilian *Gymnopsis syntrema* is called in Guatemala talpacua (Campbell, 1998). As described by Wake and Campbell (1983), Lee (2000) and Campbell (1998), it is moderately small and thin, from 250 to 307 mm in total length. The head and body are similar in width, the snout is rounded in dorsal view and the upper jaw is

Recibido: 24 abril 2013; aceptado: 16 diciembre 2013

protracted beyond the lower jaw. The eyes are reduced, visible as spots or with the orbit sometimes covered with skin or even the squamosal bone, and the sensorial tentacle is in front of the eye. The primary rings vary from 128 to 132 and the secondary rings from 63 to 93 (193 to 132 in total). It has small scales between the primary and secondary rings, which increase in size posteriorly. The tail has a rounded end.

Because of its shape and coloration, this small, thin amphibian species can be easily confused with earthworms. The head and anterior portion of the body are normally pink, but the coloration of some specimens varies from dark grey, to brown or black, limiting the pink coloration to the ventral surface of the head. The ventral surface of the head can also be light gray or brownish yellow (Campbell, 1998). As with other caecilians, *Gymnopsis syntrema* burrows in loose soil in primary and secondary vegetation in humid tropical or subtropical forest, between 400 and 1 000 m in elevation. Most of the life history data remain unknown. It is thought to feed on worms and perhaps other soil invertebrates and reproduction is thought to be similar to that of *G. multiplicata*, which produces from 2 to 12 offspring (Lee, 2000; Campbell, 1998). *Gymnopsis syntrema* is rarely seen in the wild, although Acevedo et al. (2004) reported that many specimens, deposited at the University of Texas at Arlington (UTA), were dug out by a bulldozer in Chichipate, Izabal, eastern Guatemala. Apparently, eleven of these specimens are the ones used by Ducey et al. (1993) in burrowing behavior experiments.

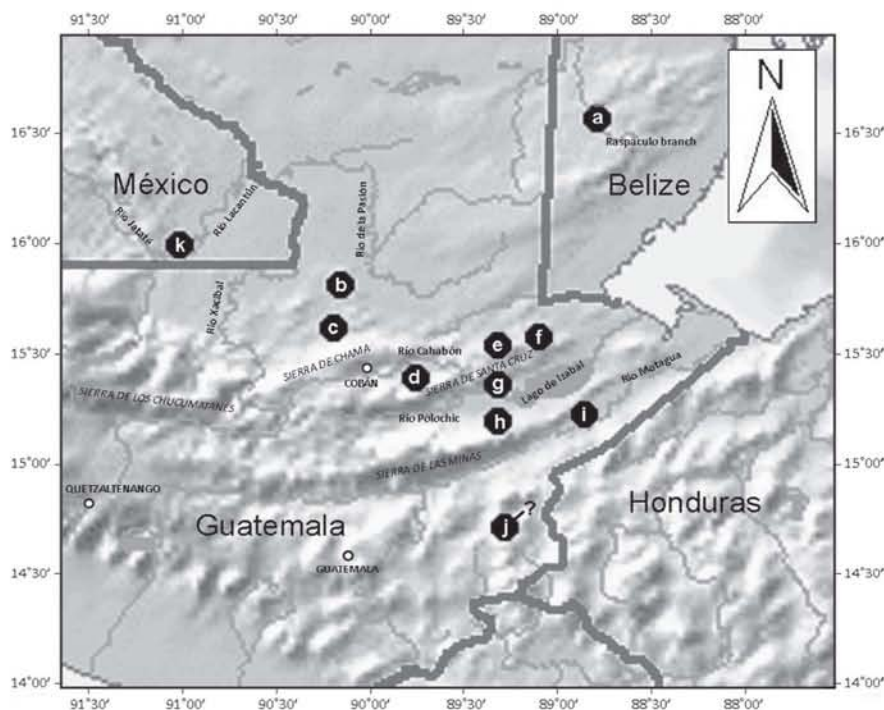
*Gymnopsis syntrema* appears to be thoroughly reported patchily in central Guatemala and southern Belize (Campbell, 1998). So far we have found only 6 specimens reported with accurate locality data at the Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2012), BERDS (2012), and the reference collection of the Biology Department in the Universidad del Valle, Guatemala (UVG). Reported localities for Guatemala are: ca. 8 Km south east Chisec, Alta Verapaz, GBIF: 15°45' N, 90°15' W (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS: Herpetologie: 2245); Finca El Volcán, Alta Verapaz, ca. 15°30'10" N, 89°51'42" W (Savage and Wake, 2001); Aldea Vista Hermosa, Los Amates, Izabal, GBIF: ca. 15°15'20" N, 89°05'48" W 650 m elev. (Kansas University, Herpetology, KUH: 189566, possibly same as in Savage and Wake, 2001); Finca Semuc, Sierra de Santa Cruz, El Estor, Izabal, 15°40'0.12" N, 89°28'59.88" W and 15°41'32.28" N, 89°21'7.92" W, 500 m elev. (Universidad del Valle, Guatemala, UVG 507 and UVG 929); and, Chichipate, southern Sierra de Santa Cruz, Izabal, ca. 15°28'34" N, 89°27'54" W (Acevedo et al., 2004 specimens at the University of Texas at Arlington, UTA). Campbell (1998) reported this species from the Sierra de las Minas, Izabal,

ca. 15°17'34" N; 89°28'17" W (see also Frost, 2011); Sierra de Chinajá in Petén, Alta Verapaz, ca. 15°58'21" N, 90°12'05" W; and, from the Sierra de Merendón (uncertain locality, possibly in Chiquimula province) (Fig. 1). In Belize it was reported from the Mayan Mountains: Upper Raspaculo River, Chiquibul, Cayo, ca. 16°47' N, 88°55'24" W, elev. 600 m (BERDS: Specimen ID: 90758; Rogers and Sutton, 1991; Stafford, 1994; Lee 1996) (Fig. 1). The map provided by the IUCN (Acevedo et al., 2004) is far from complete, restricting the distribution of *G. syntrema* around Lake Izabal and Belize, ignoring all other Guatemalan records. Cope (1866) described the type locality of the species from "the neighbouring region of Honduras" and Taylor (1968) later referred it to "the northern coast of Honduras". That the distribution of this species might extend to Honduras has been mentioned in the literature, but no documented record exists and it is not listed in the most recent Honduran herpetofaunal lists (e.g., Townsend and Wilson, 2010).

Here, we report the first record of the caecilian *Gymnopsis syntrema* in Mexico. The specimen was found on May 25th, 2012 in Ruinas location at the Montes Azules Biosphere Reserve, Municipality of Ocosingo, Chiapas, Mexico, (16°06'35.21" N, 91°00'59.10" W; Datum = WGS84; 300 m elev.; Fig. 1). The specimen was found on the ground, near the edge of a small stream within pristine tropical rainforest in the early rainy season during an afternoon storm. Associated microenvironmental conditions at the site were: average temperature at 1.5 m of the ground =  $24.48 \pm 2.21$  °C (max = 31.52 °C; min = 20.19 °C); and, average humidity at 1.5 m from the ground =  $96.99 \pm 5.6\%$  (Max. 100%; Min. 69.6%). In addition we characterized the vegetation structure: litter percentage average, 49.5% (SD 13.8%); average of number of trees with a diameter at breast height larger than 30 cm, 1.16 per 4m<sup>2</sup> (SD 0.7); average of palms, 4.6 per 4m<sup>2</sup> (SD 2.8) and average of ferns 3.5 per 4m<sup>2</sup> (SD 3.7). Temperature and humidity values were measured with data-loggers placed in the site during dry season (March) and wet season (August), 2011, and from May to July, 2012.

This is the first definite report for both the genus and the species for Mexico and the westernmost report for the species. It extends the known distribution 88 km west from the nearest locality in the Sierra de Chinajá in Petén, Guatemala (ca. 15°58'21" N, 90°12'05" W; Campbell, 1998) and is the lowest known elevation record at 300 m. The specimen (Fig. 2) was deposited in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles in the Instituto de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México under the accession number CNAR-IBH 26015.

According to Taylor (1968) *Siphonops oligozonus* described by Cope (1877) and synonymized by Nussbaum



**Figure 1.** Distribution map of *Gymnopsis syntrema* based upon reported specimens. Belize: (a) Chiquibul, Cayo. Guatemala: (b) Sierra de Chinajá, Alta Verapaz; (c) Chisec, Alta Verapaz; (d) Finca El Volcán, Alta Verapaz; (e, f) Finca Semuc, Sierra de Santa Cruz, El Estor, Izabal; (g) Chichipate, Izabal; (h) Sierra de las Minas, Izabal; (i) Los Amates, Izabal (j), Sierra de Merendón (possibly Chiquimula). México: (k) Ocosingo, Chiapas.

(1988) with *Gymnopsis syntrema* was described from a specimen of “uncertain” locality, possibly Chiapas or Tehuantepec in Mexico. According to Cochran (1961) the specimen USNM 25187 is the holotype designated by Cope (1877) for *S. oligozonus*. This specimen, however, does not have any associated locality information to verify where it was collected (Smithsonian, 2012).

The new specimen has a long and slender body distinctively different from the stouter *Gymnopsis multiplicata*. The eye is covered by skin and the tactile tentacle is placed just below the eye, far posterior to the nostril. It has 126 primary rings and 69 secondary rings, and the tail is rounded and restricted to the posterior end of the body. The rings are pink contrasting with the reddish-brownish folds. The head and the tail are pink and the venter is slightly paler than the dorsum.

*Gymnopsis syntrema* is listed as Data Deficient in the IUCN red list, and it is not listed in CITES. This species should be immediately placed on the Mexican protected species list NOM-059-SEMARNAT (Semarnat, 2010) as it is a rare and restricted species endemic to western

Central America with a very limited distribution within Mexico. In addition, deforestation rates in some regions of the Lacandona Forest are high (Mendoza and Dirzo, 1999; Couturier et al., 2012), and it is still unknown if the species is distributed widely within the Montes Azules Biosphere Reserve.

Prior to our report 376 amphibian species were known within the Mexican territory (Parra-Olea et al., 2014); now the number of known species has increased to 377.

#### Acknowledgements

We thank J. A. Campbell for providing some information regarding locality data and M. G. Palomo for providing locality data from the reference collections at the Universidad del Valle de Guatemala. We especially thank Fermín Jamangape for support in the field, and comments of two anonymous reviewers to the manuscript. The specimen was verified by Luis Canseco Márquez (Museum of Zoology “Alfonso L. Herrera”, UNAM). We thank funding by the UNAM’s “Dirección General



**Figure 2.** Specimen CNAR-IBH 26015, first finding of the caecilian *Gymnopsis syntrema* in Mexico from Ruinas at the Montes Azules Biosphere Reserve, Municipality of Ocosingo, Chiapas, southern Mexico (16°06'35.21" N, 91°00'59.10" W; 300 m elev.).

de Personal Académico" (PAPIIT IN229507) and Idea Wild for providing field equipment. OHO thanks Miguel Martínez Ramos for logistical support, Conacyt for a graduate fellowship (216024) and Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM). The specimen was collected under special permit to VHR: Oficio Núm/SGPA/DGVS/02132, Semarnat.

#### Literature cited

- Acevedo, M., J. Lee, M. Wilkinson, M. Wake, T. Papenfuss and C. Vásquez. 2004. *Gymnopsis syntrema*. IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>; last accessed: 12.XI.2013.
- BERDS (The Biodiversity and Environmental Resource Data System of Belize). 2012. Belmopan Belize. <http://dnss.0.ltbp.org/>; last accessed: 12.XI.2013.
- Campbell, J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán and Belize. University of Oklahoma Press. Norman 380 p.
- Cochran, D. M. 1961. Type specimens of reptiles and amphibians in the U.S. National Museum. *Bulletin of the United States National Museum* 220:1-289.
- Cope, E. D. 1866. Fourth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18:123-132.
- Cope, E. D. 1877. Tenth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophic Society* 17:85-98.
- Couturier, S., J. M. Núñez and M. Kolb. 2012. Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in South-Eastern Mexico. *In Tropical Forests*, S. Padmini (ed.) Intech-Open Access Company, p. 269-296. Available in <http://www.intechopen.com/books/tropical-forests/measuring-tropical-deforestation-with-error-margins-a-method-for-redd-monitoring-in-south-eastern-me>;
- last access: 13.IV.2014.
- Ducey, P. K., D. R. Formanowicz, L. Boyet, J. Mailloux and R. A. Nussbaum. 1993. Experimental examination of burrowing behavior in caecilians (Amphibia: Gymnophiona). effects of soil compaction on burrowing ability of four species. *Herpetologica* 49:450-457.
- Frost, D. R. 2011. Amphibian species of the World. American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>; last accessed: 12.XI.2013.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2012. Biodiversity occurrence data published. University of Kansas Biodiversity Institute and National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (*Gymnopsis syntrema*). <http://data.gbif.org/species/2430979/>; last accessed: 12.XI.2013.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca. 500 p.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya World: The lowlands of Mexico, Northern Guatemala and Belize. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca. 402 p.
- Mendoza, E. and R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast México). Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot spot. *Biodiversity and Conservation* 8:1621-1641.
- Nussbaum, R. A. 1988. On the status of *Copeotyphlinus syntremus*, *Gymnopsis oligozona*, and *Minascaecilia sartoria* (Gymnophiona, Caeciliidae): a comedy of errors. *Copeia* 4: 921-928.
- Parra-Olea, G., O. Flores-Villela and C. Mendoza-Almeralla. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:S460-S466.
- Rogers, A. D. F. and D. A. Sutton. 1991. Report of the 1991 joint services scientific expedition to the upper Raspaculo River, Belize, Central America, January-March 1991. The Natural History Museum and HM stationery Office, London.
- Savage, J. M. and M. H. Wake. 1972. Geographic variation and systematic of the Middle American Caecilians, Genera *Dermophis* and *Gymnopsis*. *Copeia* 1972:680-695.
- Savage, J. M. and M. H. Wake. 2001. Reevaluation of the status of taxa of Central American caecilians (Amphibia: Gymnophiona) with comments on their origin and evolution. *Copeia* 2001:52-64.
- Semarnat. 2010. NOM-059-SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres -Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio -Lista de especies en riesgo, 2nd Edition. Diario Oficial de la Federación, México.
- Smithsonian National Museum of Natural History. 2012. Division of amphibians and reptiles database. Collection: *Gymnopsis syntrema*. Smithsonian National Museum of Natural History, Washington D. C. <http://collections.mnh.si.edu/search/herps/?im=6203418>; last accessed: 12.XI.2013.
- Stafford, P. J. 1994. Herpetology and ichthyology. *In Report on the joint services expedition to the Upper Raspaculo River,*

- Belize, Central America, April-June 1993, with a report on the Matola Expedition along the Lower Raspaculo River, P. Rogers, A. D., Sutton, D. A. and P. J. Stafford (eds.). Natural History Museum, London. p. 1-13.
- Taylor, E. H. 1968. The caecilians of the World: a taxonomic review. University of Kansas Press, Lawrence. 848 p.
- Townsend, J. H. and L. D. Wilson. 2010. Conservation of the Honduran herpetofauna: issues and imperatives. *In* Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles, L. D. Wilson, J. H. Townsend and J. D. Johnson. Eagle Mountain Publishing, L. C., Eagle Mountain, Utah. p. 460-487.
- Vitt, L. J. and J. P. Caldwell. 2009. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 3rd Edition. Academic Press, Burlington, Massachusetts. 720 p.
- Wake, M. H. and J. A. Campbell. 1983. A new genus and species of caecilian from the sierra de Las Minas, Guatemala. *Copeia* 4:857-863.
- Wilkinson, M., D. San Mauro, E. Sherratt and D. J. Gower. 2011. A nine-family classification of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Zootaxa* 2874:41-64.
- Zug, G. R., L. J. Vitt and J. P. Caldwell. 2001. Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles, 2nd Edition. Academic Press, San Diego. 527 p.