



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS**

**BIOLÓGICAS**

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN  
ECOSISTEMAS

**“CAMBIOS DE COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE  
COMUNIDADES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN UNA  
CRONOSECUENCIA DE BOSQUES SECUNDARIOS DE  
UNA REGIÓN TROPICAL CÁLIDO-HÚMEDA”**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

**OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2009



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.

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de abril del 2009, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Hernández Ordóñez Omar** con número de cuenta **96108949** con la tesis titulada: **"Cambios de composición y estructura de comunidades de anfibios y reptiles en una cronosecuencia de bosques secundarios de una región tropical cálido-húmeda"** bajo la dirección del **Dr. Miguel Martínez Ramos**.

Presidente:	Dr. Aurelio Ramírez Bautista
Vocal:	Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
Secretario:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente:	Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold
Suplente:	Dra. Kathryn Stoner

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 8 de junio del 2009



Dr. Juan Muñoz Farfán  
Coordinador del Programa

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca recibida durante dos años.

Proyecto MABOTRO II (Manejo de Bosques Tropicales, SEP-CONACYT No. 2005-C01-51043) por el financiamiento otorgado para la realización de este trabajo.

A los miembros de mi comité tutorial y jurado:

Dr. Aurelio Ramírez Bautista

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Dr. Miguel Martínez Ramos

Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold

Dra. Kathryn Stoner

*“Después de cada una de nuestras victorias sobre la naturaleza, esta toma su venganza. Los hombres que en Mesopotamia, Grecia, Asia Menor y otras regiones talaban los bosques para obtener tierra de labor, ni siquiera podrían imaginarse que, al eliminar los bosques los centros de acumulación y reserva de humedad, estaban sentando la actual aridez de esas tierras...”*

*F. Engels. El Papel Del Trabajo en la Transformación Del Mono en Hombre. 1876*

*“En seguida fecundaron a los animales de las montañas, guardianes de todas las selvas, los seres de las montañas: venados, pájaros, pumas, jaguares, serpientes, víboras, (serpientes) ganti, guardianes de los bejucos. Entonces los Procreadores, los Engendradores, dijeron: "¿No habrá más que silencio, inmovilidad, al pie de los árboles, de los bejucos?*

*Bueno es, pues, que haya guardianes"; así dijeron, fecundando, hablando.”*

*Popol-Vuh*

## **Agradezco:**

- El esfuerzo del pueblo trabajador que con sus impuestos permitieron financiar este trabajo y la beca por dos años.
- A los académicos, trabajadores y estudiantes de la UNAM que con su trabajo y resultados permiten que sigan existiendo becas, infraestructura y financiamiento a proyectos de investigación.
- Al Dr. Miguel Martínez Ramos, la asesoría y dirección durante el proceso de la maestría, gracias por la confianza y apoyo. Agradezco todo el conocimiento compartido, esperando poder seguir aprendiendo de él.
- Al los miembros de mi comité tutorial Dra. Kathryn Stoner gracias por las acertadas observaciones, apoyo y aliento en los exámenes tutorales y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, los acertados comentarios en el proceso de realización de este trabajo, por el apoyo y confianza durante 9 años.
- Al miembros del jurado Dr. Aurelio Ramírez y Jorge Schondube, las observaciones realizadas a este trabajo que me permitieron mejorarlo significativamente.
- El apoyo de la comunidad de Loma Bonita, principalmente a Lourdes, Gilberto y Héctor, por toda su ayuda en campo, alojamiento y comidas.
- A la Bióloga Adriana González por la ayuda en la identificación de los ejemplares colectados CNAR, parte fundamental para la realización de este trabajo
- Al M. en C. Jorge Rodríguez por la ayuda logística en las salidas de campo.
- Ana y Aldo por su ayuda en el apoyo de campo.
- Agradezco infinitamente a Regina Vega Trejo por su trabajo como servicio social, su apoyo en campo, identificación y preparación de ejemplares, vaciado de datos y todo su compromiso e interés que tuvo en la realización de este trabajo.
- La asesoría e interés de los doctores, Nicolás Urbina, Luis Daniel Ávila, Víctor Arroyo.
- La ayuda en la redacción del resumen en inglés de Rocío Ponce.
- A mis amigos, Elia, Javier, José León, José Barrera, Noé, Angélica, Vania, Henry, Jacsani, Wendy, Ana, Rocío F., Ernesto, Dulce y Marcela V.

- A mis compañeros de el laboratorio de Ecología Tropical: Susana, Ximena, Pachi, Roberto, Juan Carlos, Yoceline, Ernesto, Celina, Leonel e Ireí por su apoyo y ánimos

*Dispénsenme las chiquillas  
Si me hei salí'o del tema,  
Es que esta verdá me quema  
El alma y la pajarilla,  
Que más está la sopaipilla  
Pa'l pobre ya no hay razones,  
Hay costra en los corazones  
Y horchata en las venas ricas,  
Y claro, esto a mí me pica  
Igual que los sabañones.  
Violeta Parra*

**Dedico cada molécula de ATP y segundo que invertí en la realización de este trabajo**

**a:**

Mis amigos Soren y Fernando asesinados el 1 de marzo de 2008 por los gobiernos de Colombia y Estados Unidos. Agradezco y extraño sus pláticas sobre política, cultura, historia y problemática ambiental gracias por compartirme sus ideales de igualdad, justicia y libertad. Y gracias por alentarme a seguir en el camino de la biología.

A los pueblos que defienden y conservan sus recursos naturales, a los que luchan por la igualdad, en contra del abuso de poder y la explotación, sus activistas, sus pres@s, sus asesinad@s, sus desaparecid@s y sus violad@s.

A Norma, Félix y Naye, por ser ejemplo en mi vida de humanidad, humildad, profesionalismo, valentía y dignidad.

A mi sobrina Sofía y esta alegría que me da saber que existe.

A la memoria de el M.V.Z. Jaime Orozco, un gran amigo, un gran universitario, un gran humano.

A la vida (materia y energía), evolución y dialéctica.

A mis queridos anfibios y reptiles.

Al imprescindible, frágil y majestoso bosque tropical perennifolio, por despertar en mi alegría, respeto y admiración por la vida y responsabilidad de estudiarlo para conservarlo.

## ÍNDICE.

1. ABSTRACT.....	1
2. RESUMEN.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
4. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	9
5. MÉTODO.....	11
5.1. Zona de estudio.....	11
5.2. Censo de anfibios y reptiles.....	12
5.3. Análisis datos.....	15
5.3.1. Abundancia, riqueza y diversidad de especies.....	15
5.3.2. Curvas rango-abundancia.....	16
5.3.3. Efecto de edad sucesional y de distancia en el recambio de especies.....	17
6. RESULTADOS.....	19
6.1. Herpetofauna muestreada.....	19
6.2. Patrones sucesionales en las comunidades.....	22
6.2.1. Abundancia.....	22
6.2.2. Composición.....	23
6.2.3. Número de especies.....	25
6.2.4. Índice de diversidad (Shannon).....	25
6.2.5. Curvas de rango-abundancia.....	27
6.2.6. Ordenación de ensambles (reemplazamiento de especies).....	29
6.2.7. Efecto de la distancia entre los sitios.....	30
7. DISCUSIÓN.....	32
7.1. Esfuerzo de muestreo.....	32
7.2. Cambios de la estructura y composición en bosques secundarios.....	33
7.2.1. Anfibios.....	33
7.2.2. Reptiles.....	37
7.3. Importancia de los bosques secundarios para la conservación de herpetofauna.....	39
8. CONCLUSIONES.....	44
9. LITERATURA CITADA.....	45
10. APÉNDICES.....	57
10.1. Apéndice I.....	60
10.2. Apéndice II.....	63

## 1. ABSTRACT

We analyzed the structure and composition of communities of amphibians and reptiles in 12 secondary forests (abandoned agricultural fields) using a chronosequence; the five categories within the chronosequence were sites with 1-2 years of abandon, sites with 4-7 years of abandon, sites with 9-14 years of abandon, sites with 17-23 years of abandon and three sites of old forest sites in the region of Marqués de Comillas, Chiapas. We found 25 species of amphibians (96% of expected) in 420 individuals and 36 species (74% of expected) of reptiles in 1295 individuals. Amphibians like *Smilisca baudini* and *Scinax staufferi* dominated secondary forests whereas the dominant species of the old forests were *Craugastor laticeps*, *C. palenque* and *Nanotriton rufescens*. In fragments with 1-2 years of abandon, the reptile community was dominated by lizards like *Anolis sericeus* while in the secondary forests of 4-23 years of abandon *Anolis lemurinus* and *A. uniformis* were the dominant species and *A. uniformis* and *Lepidophyma flavimaculatum* in old forest. For both amphibians and reptiles, the abundance is independent of the abandonment age, while the richness and diversity of species increased with age of the sites within the chronosequence. In both communities, the newly abandoned fields showed differences in the composition of amphibians and reptiles compared to secondary forests over 4 years of abandon. However, the community of reptiles showed a lower turnover of species between categories than the successional assemblage of amphibians. Complementarity indicates a change in species over time. Communities of amphibians and reptiles found in the studied secondary forests were lower in abundance, richness and diversity; and they also differ in composition to those found in older forests. Secondary forests younger than 24 years of successional age do not shelter all species of amphibians and reptiles found in the old forests, they just cover 63% of amphibian species and 55% species of reptiles.<sup>2</sup>

## RESUMEN

Se analizó la estructura y composición de las comunidades de anfibios y reptiles en una cronosecuencia 12 de bosques secundarios (campos agrícolas abandonados); las cinco categorías dentro de la cronosecuencia fueron sitios de 1-2 años de abandono, sitios de 4-7 años, sitios de 9-14 años, sitios de 17-23 años y tres sitios de bosque viejo (bosque maduro), en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Se registraron 25 especies de anfibios (96% de las esperadas) en 420 individuos y 36 especies (74% de las esperadas) de reptiles en 1295 individuos. *Smilisca baudini* y *Scinax staufferi* dominaron los bosques secundarios mientras que las especies distintas a las dominantes en el bosque viejo fueron *Craugastor laticeps*, *C. palenque* y *Nanotriton rufescens*. En los campos con 1-2 años de abandono, la comunidad de reptiles estuvo dominada por la lagartija *Anolis sericeus*, los bosques secundarios de 4-23 años por *Anolis lemurinus* y *A. uniformis* y el bosque maduro por *A. uniformis* y *Lepidophyma flavimaculatum*. Tanto para anfibios y reptiles, la abundancia es independiente de la edad de abandono, mientras que la riqueza y la diversidad de especies aumentaron con la edad de los sitios dentro de la cronosecuencia. En ambas comunidades, los campos recién abandonados son diferentes en la composición de anfibios y reptiles que los bosques secundarios de más de 4 años. Sin embargo, la comunidad de reptiles mostró un menor recambio de especies entre las categorías sucesionales que el ensamble de anfibios. La complementariedad indica un recambio de especies a través del tiempo. Las comunidades de anfibios y reptiles encontrados en los bosques secundarios estudiados son menores en abundancia, riqueza y diversidad de especies, pero difieren en composición que aquellos encontrados en el bosque viejo. Los bosques secundarios menores de 24 años de edad sucesional no albergan a todas las especies de anfibios y reptiles del bosque viejo, éstos cubren el 63% de las especies de anfibios y el 55% de reptiles.

### 3. INTRODUCCIÓN

La ganadería y la agricultura, como agentes de deforestación y de cambio de uso del suelo, son los impulsores principales de la rápida desaparición de los bosques tropicales

(Dirzo y García 1992, Laurance et al. 2002). Se estima que el área dedicada a la agricultura en los trópicos es de alrededor del 60% del total del área original. La fragmentación, pérdida y modificación de hábitat, la extinción local/global de especies, así como la pérdida de servicios ecosistémicos, son algunas de las consecuencias de las actividades

#### **Caja 1. BOSQUES SECUNDARIOS**

Los bosques secundarios se forman como consecuencia de disturbios de origen humano o por causas naturales como huracanes e incendios sobre los bosques primarios (Brown y Lugo 1990), es decir cuando la continuidad florística del bosque se ve afectada y se modifica su estructura y composición de esta, a partir de una perturbación o disturbio (Corlet 1994). Su origen pueden ser variado; extracción de madera, incendios forestales, desastres naturales como huracanes y actividades agropecuarias (Brown y Lugo 1990, Corlet 1994, Wright 2005). Los bosques secundarios neotropicales son importantes fuentes de madera, protegen al suelo de la erosión, su tasa de fijación de carbono es alta y son importantes refugios de biodiversidad (Guariguata y Ostertag 2002, Dunn 2004).

agropecuarias sobre los bosques tropicales (Laurance y Bierregard 1999, Estrada et al., 1998, Mendoza y Dirzo 1999, Dirzo 2001, Mace et al. 2005).

Con el paso del tiempo, las áreas que son dedicadas a las actividades agropecuarias son abandonadas a causa de la pérdida de la productividad o por factores socioeconómicos y/o políticos (Brown y Lugo 1990, Heinen 1992, Guariguata y Ostertag 2002). En los campos abandonados, el proceso de sucesión secundaria<sup>1</sup> puede reestablecer propiedades estructurales (por ejemplo, biomasa y diversidad de especies) y funcionales (por ejemplo, ciclos biogeoquímicos) del ecosistema original (Guariguata y Ostertag 2002, Barlow et al. 2007b, Stokstad 2008), dando lugar a bosques

---

<sup>1</sup> La sucesión secundaria es un fenómeno central en el estudio de ecosistemas alterados (Towsend 2006). Involucra cambios en la estructura y composición de una comunidad biótica como resultado del reemplazamiento temporal de especies que se inicia a partir de un disturbio (Bazzaz 1996).

secundarios<sup>2</sup>. Estos bosques se han convertido en el componente dominante en muchos paisajes tropicales (Brown y Lugo 1990, Foody et al. 2003, Wright y Muller-Landau 2006). Se estima que hacia el final del siglo XX cubrían ya un 40% del total del área original, creciendo con una tasa de  $9 \cdot 10^6$  ha por año (Moran et al. 1994). En Costa Rica y Puerto Rico, los bosques secundarios cubren más área que los bosques primarios (Stokstad 2008) y en México se estima que el 50% de los bosques tropicales húmedos son secundarios (Challenger 1998). Por ello, los bosques secundarios en paisajes modificados tienen implicaciones importantes para la conservación de la fauna (Daily 2001, Lindenmayer y Franklin 2002, Wright y Muller-Landau 2006).

El estudio de los procesos de sucesión secundaria, fundamentales para la recuperación de hábitat y la biota en zonas tropicales, ha sido estudiado principalmente con un enfoque fitocéntrico. Sin embargo, existen lagunas de conocimiento en cómo opera este fenómeno para las comunidades de vertebrados (Dunn 2004, Brook et al. 2006.). Sin embargo, los mamíferos, aves y reptiles pueden jugar papeles activos e importantes de la sucesión vegetal (Caja 2), actuando como herbívoros, polinizadores, dispersores y depredadores de semillas o como reguladores de las poblaciones de herbívoros (Vázquez-Yañes et al. 1975, Corlet 1995, Toriola 1998, Dial y Rougharden 2001, Benítez-Malvido et al. 2003, Lugo et al. 2004, Castro-Luna 2007). Por lo tanto, para entender si los bosques secundarios ayudarán a conservar la mayoría de las especies tropicales en el futuro, es importante avanzar en el estudio de comunidades de animales en los ambientes sucesionales (Brook et al. 2006).

---

<sup>2</sup> El desarrollo de un bosque secundario depende de diferentes factores físicos, químicos y bióticos relacionados con la historia del uso del suelo, atributos del suelo y del terreno, la disponibilidad de propágulos y la matriz de vegetación circundante (Finegan, 1996, Guariguata y Ostertag, 2001). En algunas circunstancias, las condiciones ambientales son adversas o la disponibilidad de propágulos es bajo lo cuál limita el proceso de sucesión secundaria vegetal (Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

## Caja 2. AVES Y MAMÍFEROS DENTRO DE LOS BOSQUES SECUNDARIOS

La presencia de aves y mamíferos dentro de los bosques secundarios depende de su tolerancia a los cambios de hábitat y de suministro de alimento (Lawton 1998). Para estos animales se ha encontrado que la cantidad de especies aumenta con la edad sucesional de los bosques secundarios (Bowman et al. 1990, Dunn 2004). En paisajes con bajo nivel de deforestación y baja intensidad de uso del suelo, el número de especies en bosques secundarios con edades de entre 20 y 40 años puede ser semejante a la de bosques viejos (Dunn 2004); sin embargo, la similitud de especies entre estos bosques es baja (Dunn 2004, Parry et al. 2007). En la Amazonia, se encontró que los bosques secundarios jóvenes (13-18 años) carecen de especies especialistas que solo se encuentran en el bosque viejo, aunque la abundancia de vertebrados en general fue semejante entre estos hábitats (Parry et al. 2007).

La diversidad de plantas y la estructura de la vegetación explican las diferencias de abundancia y diversidad en comunidades de aves (Borges 2007). En la Amazonia, Brasil, las comunidades de aves en bosques viejos, bosques secundarios y plantaciones de Eucaliptos son diferentes, en donde los bosques viejos presentan mayor abundancia, número de especies exclusivas (Barlow et al. 2007a, Borges 2007).

Para los mamíferos pequeños en la Selva Lacandona los promedios de riqueza no difieren entre campos agrícolas abandonados y bosques viejos, pero hay especies exclusivas tanto para bosques viejos como para de campos abandonados. La distancia al borde de la selva es importante, para la mantener la composición y riqueza de mamíferos (Medellín y Equihua 1998). Los murciélagos, al aumentar la edad de las de los bosques secundarios, aumenta el número especies y el número de especies raras (Castro-Luna et al. 2007). La especie de primate (*Allouta palliata*) en Costa Rica tienen preferencias por bosque viejo que por bosques secundarios (Stoner 1996) y en Madagascar la especie de lémur *Microcebus murinus*, sus poblaciones en bosques viejos presentan una mayor masa corporal que las poblaciones en bosques secundarios (Ganzhorn y Schmid 1998).

Hasta el momento no se tiene evidencia sobre el proceso de regeneración de las comunidades de vertebrados a partir del momento de abandono de un campo que habita estado bajo actividades agropecuarias. Se sabe muy poco sobre el papel y los procesos que se llevan a cabo en las comunidades de los vertebrados durante la sucesión vegetal,<sup>3</sup>

---

<sup>3</sup> En la sucesión secundaria, las plantas dominan y conducen la mayoría de los procesos, ya que estas son los productores primarios, el nivel basal de las redes tróficas, y determinan el carácter del ambiente físico en el que los animales viven. Esta relación podría determinar que las comunidades animales sean seguidoras pasivas de la sucesión (Navarrete et al. 2005).

aunque algunas especies muestran máximos de abundancia en alguna fase de la sucesión vegetal (Wilkie y Fin 1990, Navarrete et al. 2005).

Los anfibios y los reptiles (caja 3) son animales ectotérmicos cuya conducta y rendimiento dependen directamente de las condiciones ambientales (Poter y Gates 1969, Owen 1989, Huey 1991, Vitt 1994). A diferencia de las aves y mamíferos, éstos no tienen una alta movilidad espacial (i.e, baja capacidad de dispersión; Gibbons et al. 2000). Estos atributos hacen que los anfibios y reptiles sean más sensibles a las alteraciones de su hábitat (e.g., Green et al. 2001, Zug et al 2001, Williams y Hero 2001). De hecho, los anfibios y reptiles son los grupos de vertebrados terrestres más amenazados por las alteraciones de hábitat causados por disturbios de origen humano (Stuart et al. 2004, The IUCN 2006). En particular, la piel desnuda, requerimientos de alta humedad y los ciclos de vida cortos que tienen los anfibios los hacen particularmente sensibles al deterioro ambiental (Williams y Hero 2001, Zug et al 2001, Semlitsch 2003)<sup>4</sup>.

Existe evidencia de que la abundancia, riqueza/diversidad de especies, así como los grupos funcionales/taxonómicos de anfibios y reptiles (Caja 3) se reducen bajo el efecto de la fragmentación y de las actividades agropecuarias (Laurance et al. 2002, Pineda y Halfter 2003,

**Caja 3. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE ANFIBIOS Y REPTILES**

Los anfibios y los reptiles son los vertebrados más diversos en las regiones tropicales, además de que algunas especies tienen abundancias muy altas (Zug et al. 2001, García y Ceballos 1994). 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 (Burton y Likens 1975, Pianka 1975, Zug et al. 2001, Dial y Roughgarden 1995). 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 (García y Ceballos 1994, Zug et al. 2001, Vallan 2002).

<sup>4</sup> Debido a sus características los anfibios y reptiles son vulnerables a la destrucción del hábitat, agricultura, contaminación, construcción de carreteras, introducción de especies exóticas, cambio climático y explotación directa (Stuart et al. 2004, Gibbons et al. 2000). Además algunas especies son incapaces de recolonizar un área después de las extinciones locales debido a las restricciones fisiológicas, la relativamente baja movilidad y la filopatría (Blaustein et al. 1994, Donnelly y Crump 1998). Por ello, algunas especies de herpetofauna, sobre todo de anfibios, se usan como bioindicadores de la intensidad de disturbios humanos ((Donnelly y Crump 1998, Pechmann y Wilbur 1994, García y Ceballos 1994, Vallan 2000, Williams y Hero 2001, Urbina-Cardona, et al. 2006).

Reynoso-Rosales et al. 2005, Urbina-Cardona et al. 2006). El cambio del uso del suelo pueden resultar en la pérdida de muchos microhábitats para anfibios y reptiles tropicales (Vallan 2002, Gardner 2007).

El método de cronosecuencia<sup>5</sup> es ampliamente empleado en los estudios de sucesión vegetal pero ha sido escasamente utilizado en el estudio de las comunidades de vertebrados en ambientes sucesionales. En general estudios estáticos sugieren un lento desarrollo de las comunidades de herpetofauna al tiempo de abandono de la tierra (Heinen 1992, Luja et al. 2008). Un estudio llevado a cabo en la India sugiere un aumento constante de la riqueza de especies con la edad sucesional, alcanzando un valor similar al del bosque viejo en sitios con 30 años de abandono. A lo largo de la cronosecuencia, los anfibios mostraron una menor tasa de recambio de especies pero mayor velocidad de aumento en el número de especies que los reptiles. En Nueva Guinea, se encontró una tendencia similar para la comunidad de reptiles (Bowman et al. 1990). Otros estudios 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 viejos (Pawar 2004, Dunn 2004, Calderón-Mandujano et al. 2008). Estas tendencias contrastan con el estudio dinámico realizado en Puerto Rico por Ríos-López y Aide (2007) que muestra 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. En este período ocurrió un aumento de 3 a 11 especies (69% del total de especies del bosque viejo) y la estructura de gremios tróficos/hábitat se aproximó al observado en bosques viejos.

---

<sup>5</sup> En el estudio de la sucesión ecológica, una cronosecuencia se construye con sitios que fueron perturbados a diferentes tiempos y que pueden usarse para reconstruir una secuencia temporal de cambios en las comunidades bióticas y en los ecosistemas que se dan en lapsos prolongados de tiempo (decenas, centenas y en ocasiones milenios). En esta técnica se substituye el tiempo por el espacio y se usa para predecir trayectorias sucesionales que pueden presentarse en un sitio alterado a lo largo de tiempo. Esta suposición actualmente es muy debatida (Chazdon et al. 2007, Johnson y Miyanishi 2008)

La estructura de la comunidad vegetal, la historia del uso del suelo, el tiempo de abandono, el origen biogeográfico de las especies y la matriz de bosques remanentes son factores importantes que afectan la estructura y composición de las comunidades de anfibios y reptiles en los bosques secundarios (Heinen 1992, Glor et al. 2001, Kanowski et al. 2006, Rios-López y Aide 2007). La cercanía a bosques viejos es esencial para el mantenimiento de especies raras en ambientes modificados (Heinen 1992, Vallan 2002). Se desconoce las reglas de aparición y sustitución de especies de anfibios y reptiles en la sucesión secundaria vegetal.

#### **Caja 4. ANFIBIOS Y REPTILES EN ZONAS TROPICALES HÚMEDAS DE MÉXICO**

Especies de las familia Craugastoridae e Hylidae, son muy abundantes y diversas (Lee 1996, Schlaepfer y Gavin 2001, , Zug et al. 2001). Los géneros *Hyla*, *Rhinella* y *Leptodactylus* pueden ser indicadoras de perturbación (Reynoso Rosales et al 2005). Mientras que especies del la familia Craugastoridae son muy sensibles a los cambios ambientales en el sotobosque y tienen preferencias por hábitats conservados (Estupian y Gallati 1999, Urbina-Cardona y Londoño-urcia 2003, Urbina-Cardona et al. 2006).

Las lagartijas de los géneros *Anolis*, *Sceloporus* y *Ameiva*, presentan abundancias altas (Schlaepfer y Gavin 2001, Urbina-Cardona y Londoño 2003, Urbina-Cardona et al. 2006). El género *Anolis* es el más diverso en zonas tropicales de Centro América y el Caribe y dadas sus altas abundancias pueden llegar a jugar un papel importante en el control de artrópodos herbívoros (Dial y Roughgarden 1995). Los géneros *Ameiva*, *Basiliscus*, *Sceloporus* y algunas especies del género a *Anolis* (*Anolis sericeus* son especies heliófilas) y aumentan sus abundancias en sitios perturbados. Otras especies del mismo género (*A. uniformis* y *A capito*) y *Lepidophyma* son dependientes de la cobertura del dosel Lee, 1996, Reynoso Rosales et al 2005, Urbina-Cardona et al. 2006). En general las serpientes de la familia colubridae presentan abundancias relativas bajas pero una riqueza de especies alta (Craig y Donnelly 1990, Kjos y Litvaitis 2001, Urbina-Cardona et al. 2008), algunas especies que pueden llegar a ser beneficiadas por la perturbación de sus hábitats

#### **4. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

Dada la superficie creciente de bosques secundarios, se requieren más estudios que ayuden a entender la recuperación natural de comunidades de vertebrados en campos abandonados y el valor de éstos en la conservación y recuperación de biodiversidad en paisajes agropecuarios.

En particular, se plantearon las siguientes preguntas: ¿existen diferencias en la estructura y composición de las comunidades de anfibios y reptiles entre bosques secundarios con diferente edad de abandono?, ¿Cuáles especies son las que determinan los cambios en composición y estructura de la comunidad en la cronosecuencia? ¿Existe un recambio de especies a través de la cronosecuencia? ¿Qué tan diferentes son los patrones entre la comunidad de anfibios y la de reptiles? ¿Qué tan diferentes son estas comunidades de aquellas encontradas en el bosque viejo conservado?

El objetivo general de este trabajo determinar si existen diferencias en estructura (abundancia, riqueza y diversidad de especies) y composición taxonómica de las comunidades de anfibios y reptiles empleando una cronosecuencia de campos agrícolas abandonados (de 1 a 23 años) y utilizando como referencia sitios de bosque viejo en la región Selva Lacandona, Chiapas<sup>1</sup>.

Las hipótesis planteadas son las siguientes: i) se espera que la abundancia, el número de especies y la diversidad de especies de anfibios y reptiles aumente con la edad de abandono del sitio; ii) dado que la edad máxima de los bosques secundarios estudiados fue de solo 23 años, se espera que las comunidades de anfibios y reptiles en los bosques secundarios sean diferentes en estructura y composición que aquellas encontradas en los bosques viejos., iii) ya que la complejidad del hábitat aumenta con el desarrollo de la

---

<sup>1</sup> Este estudio es parte de una iniciativa dirigida a entender patrones, procesos y mecanismos de sucesión secundaria en campos agropecuarios abandonados dentro del contexto de encontrar bases científicas para el manejo sustentable de bosques tropicales promovido por el proyecto general MABOTRO del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM.

comunidad vegetal (van Breugel et al. 2006, Chazdon et al. 2007) se espera que el número de especies raras y exclusivas (presentes en un solo hábitat) aumente con la edad sucesional iv) se espera que las especies de anfibios de las familias Craugastoridae y Plethodontidae, que dependen de hábitats conservados, se presenten en los bosques secundarios de mayor edad y en los bosques viejos. En contraste, se espera que algunas especies de la familia Hylidae que dependen de hábitat abiertos, tengan su mayor abundancia en los bosques secundarios jóvenes. En el caso de las especies dentro de los géneros *Ameiva* y *Sceloporus* y las especies *Basiliscus vittatus*, y *Anolis sericeus* dependen de hábitats abiertos por lo que se espera que sean dominantes en los bosques más jóvenes reduciéndose su abundancia con el aumento de la edad sucesional.

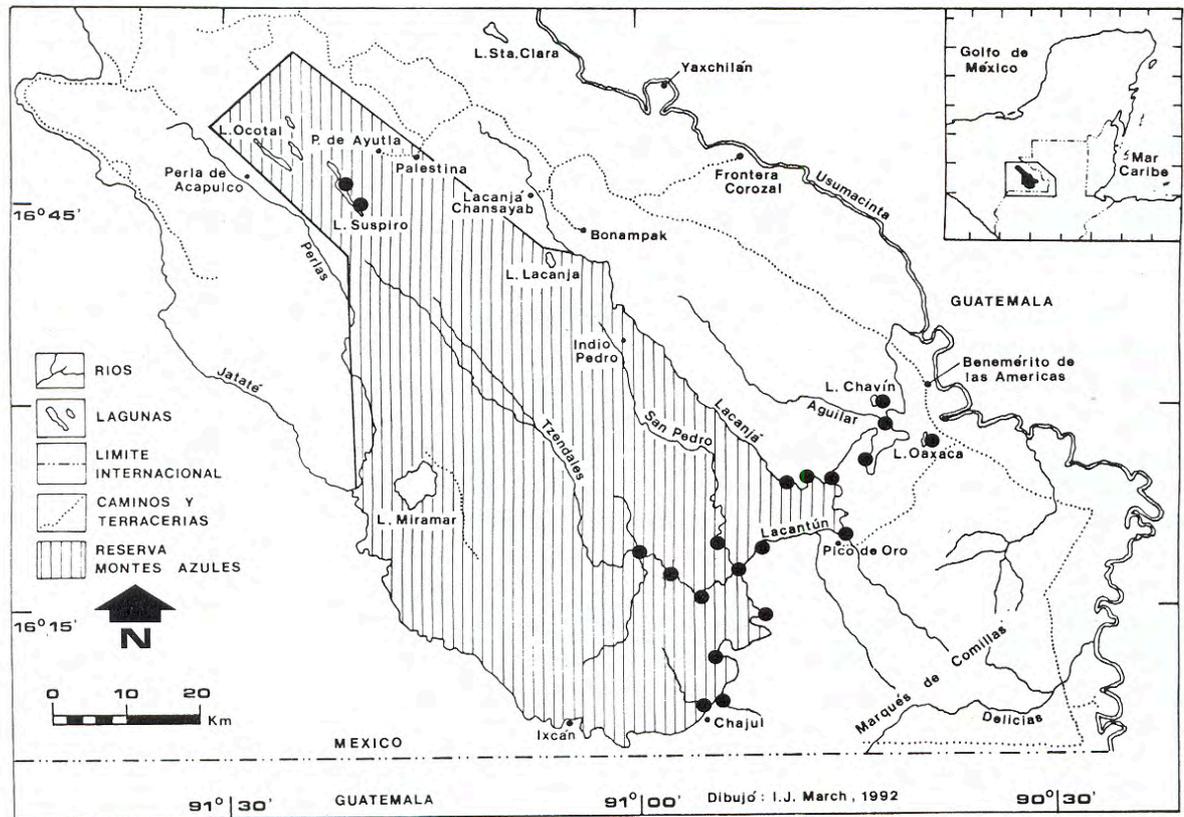
## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1. Zona de estudio

El estudio se realizó en la porción sureste de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules en sitios de bosque viejo y en bosques secundarios al borde de la reserva, en el Ejido Loma Bonita, en el Municipio de Ocosingo (16° 05', 16° 57' longitud norte; 90° 45' 91° 30' longitud oeste), dentro de la región de Marqués de Comillas, Chiapas (Figura1). Esta área forma parte de la unidad fisiográfica "Llanura aluvial del Usumacinta-Lacantúm" dentro de la Selva Lacandona (INE 2000) y presenta relieves de entre 115 y 300 m.s.n.m (van Breugel et al. 2006). El clima es cálido húmedo con una precipitación promedio anual de 2,226 mm y una temperatura media anual que varía de 24°C a 26°C; existe un período de relativa sequía entre los meses de febrero a mayo, en el que la precipitación promedio mensual es menor a 60 mm (Mendoza y Dirzo 1999, INE 2000, van Breugel et al. 2006). La vegetación dominante es el bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978) que varía en estructura y composición dependiendo del tipo suelo y topografía (Siebe et al. 1996, Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002). En las terrazas aluviales y áreas inundables, encontradas en los bordes de los ríos mayores, el dosel del bosque alcanza 50 m, con árboles de *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Quararibea funebris* (Bombacaceae). En los lomeríos bajos, con suelo pobre arenoso y de lutitas, el dosel del bosque no rebasa los 30 m de altura, en los que dominan los árboles *Dialium guianense* (Leguminose) *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Brosimum costarricanum* (Moraceae).

Marqués de Comillas se abrió a la colonización humana contemporánea hace 35 años (Méndez-Bahena 1999), a partir de esa fecha la cobertura vegetal nativa ha experimentado un proceso severo de deforestación, impulsado por el uso agropecuario del suelo y el crecimiento en densidad de la población. Actualmente el paisaje se

encuentra conformado por un mosaico de fragmentos de bosque viejo, campos agrícolas, pastizales ganaderos y áreas de vegetación secundaria en proceso de regeneración (Mendoza y Dirzo 1999, De Jong et al. et al. 2000).



**Figura 1.** Ubicación de la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México (Zermeño-Hernández 2008).

Dentro de este mosaico, los bosques secundarios cubren entre 16 y 27% de la Región de Marqués de Comillas (De Jong et al. et al. et al. 2000, Zermeño 2008). La historia reciente de colonización y la rápida dinámica de uso del suelo predominante en la región, determina que los bosques secundarios más viejos no rebasen los 30 años (van Breugel et al. 2006).

## 5.2. Censo de anfibios y reptiles

En febrero de 2007 se eligieron 12 sitios que fueron usados como campos para el cultivo de maíz y que fueron abandonados permitiendo así su regeneración natural. La

información sobre la edad de los sitios fue proporcionada por los dueños de las parcelas, además de dentro de estas se han llevado a cabo estudios sobre sucesión secundaria vegetal desde hace más cinco años (van Breugel et al. 2006, Chazdon et al. 2007). Se establecieron cinco categorías o intervalos de edad sucesional (años de abandono), cada una con tres repeticiones (sitios): menores de dos años 1-2, 4-7, 9-14 y 17-23 años de abandono (12 sitios en total) y como sitios de referencia se eligieron a tres sitios de bosque viejo dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (bosque viejo). Todos los sitios se localizaron dentro de la misma unidad geomorfológica de lomeríos bajos. En el Cuadro 1 se muestra un resumen de la edad de abandono, el área y el tipo de vegetación adyacente de los sitios. Una descripción detallada de la vegetación presente en estos sitios se puede encontrar en van Breugel et al. (2006).

**Cuadro 1.** Edad de abandono, área y vegetación adyacente a cada uno de los sitios, 12 sitios. P (pastizal); C (cacaotal); BSV (bosque secundario viejo; <10 años de abandono); BSJ (bosque secundario joven; >10 años de abandono); r (remanente de bosque viejo); M (cultivo de maíz).

Sitio	Edad de abandono (años)	Area (ha)	Vega. Adie.
<b>Pa</b>	1	1	BSV, P
<b>Gig</b>	2	3.5	C; BSV;M
<b>Up</b>	2	5	r; BSV; BSJ
<b>R0</b>	4	1	M; BSJ; P
<b>F1</b>	7	8.5	r; P; BSV
<b>R1</b>	7	3	r; BSJ
<b>Go</b>	9	10	r; P
<b>F4</b>	10	1	r; P; BSJ
<b>Sa</b>	14	2.8	r; P
<b>Hun</b>	17	6	r; P; BSJ
<b>H17a</b>	23	5.5	r; P
<b>H17b</b>	23	4	r; P

En cada sitio se establecieron cinco transeptos permanentes de 70 x 2 m (75 transeptos en total), dispuestos de manera paralela y separados entre sí por una distancia mínima de 15 metros, para evitar redundancia en el muestreo (Urbina-Cardona et al. 2006). Al

ser sitios con áreas distintas, en algunos casos de una hectárea se procuro poner los transectos a una distancia mínima del borde de 5 metros. En los meses de abril, julio, septiembre y noviembre del 2007, así como en enero y junio del 2008, en estos transectos se llevaron a cabo censos de la herpetofauna a través de la técnica de registro por conteos visuales (Crump y Scott 1994, Reynoso Rosales et al. 2005, Urbina et al. 2006, Gardener et al. 2007). Esta es una técnica empleada en estudios de ecología de comunidades herpetofaunísticas y es más efectivo que el muestro por cuadrantes y por líneas de desvío para el registro de especies e individuos (Doan 2003). Cada sitio se muestreo una vez por salida y cada transecto se muestreó 40 minutos durante el día y 40 minutos durante la noche, los muestreos para cada uno de los transectos se realizaron entre las 11-14hrs y las 19-23hrs cubriendo los horarios de mayor actividad de las especies<sup>1</sup> (Jones 1986, Reynoso y Barreto 1999). El esfuerzo de muestreo se realizó entre dos personas que tuvieran previa experiencia con estos dos grupos en el mismo tipo de vegetación. Se muestreó un total de 600 horas hombre por dos hombres. En cada transecto se cubrió una altura máxima de la vegetación de 2 m, con el fin de hacer constante el espacio de muestreo sitios, los cuales difieren en la altura del dosel. Por ello, este trabajo se enfoca solo a especies que hacen uso del sotobosque. La marcación de los ejemplares no fue considerada, ya que después de un mes de muestreo en muestreos similares no se han registrado recapturas (Cabrera-Gúzman 2005).

Los organismos avistados fueron capturados para su identificación<sup>2</sup>, los organismos cuya identificación no podía hacerse en ese momento fueron colectados e identificados

---

<sup>1</sup> Basándonos en estos los trabajos y los registros de la herpetofauna del estado de Chiapas (Lazcano-Barrero et al. 1992, Ferreira-García y Canseco-Marquéz, 2005, Reynoso et al. en prensa ) y en datos proporcionada por el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM y la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM, se realizó una lista de especies posibles para la zona de estudio. Finalmente la lista de especies potenciales contemplan 30 especies de anuros cuatro especies de salamandras, 27 especies de lagartijas, 40 especies de serpientes y 2 especies de tortugas.

<sup>2</sup> Los organismos que no se pudieron identificar fueron colectados y sacrificados con una punción de lidocaína directa al cráneo y fijados con formol al 10% y transferidos a alcohol al 70% (Pisani y Villa 1974, Casas-Andreu et al. 1991), y depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM.

posteriormente y algunos fueron fijados e ingresados a la colección nacional de anfibios y reptiles. Los ejemplares se determinaron utilizando claves taxonómicas especializadas (Savage 1987, Lee 1996, Heras-Lara y Villarreal 2000, Pérez-Higareda et al. 2007) y siguiendo la nomenclatura de Frost et al. (2006). De cada individuo registró la fecha y hora de avistamiento y se definió el estadio de desarrollo (cría, juvenil o adulto) a partir de las tallas y medidas descritas en estudios de historia natural de anfibios y reptiles disponibles para la región tropical-húmeda de México (CONABIO 2000, Lee 1996, Vogt et al. 1997, Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca 1997, Heras y Villarreal 2000, Pérez-Higareda et al. 2007).

A través de una consulta literaria se construyó una base de datos sobre atributos de las especies incluyendo: limitantes y tolerancias ambientales, hábitos (diurnos o nocturnos), estrategias reproductivas, estratos del hábitat utilizado, capacidad de dispersión y hábitos alimentarios (Apéndice II).

### **5.3. Análisis de datos**

#### **5.3.1. Abundancia, riqueza y diversidad de especies**

Se calculó el esfuerzo de muestreo como el número de organismos o especies registrado por cantidad de tiempo invertido<sup>3</sup> (Perman 1997, Reynoso et al. 2005, Schlaepfer y Gavin 2001, Urbina-Cardona y Londoño-Murica 2003, Urbina et al. 2006) en total y por cada sitio. Todos los análisis siguientes se llevaron a cabo considerando a los anfibios y reptiles por separado. Para evaluar el nivel de efectividad de los muestreo en cada sitio, se calcularon los estimadores no paramétricos del número real de especies Chao2 y ACE, siguiendo los criterios de Magurran (2004) y empleando el programa Estimates

---

<sup>3</sup> La búsqueda de organismos se realizó bajo troncos piedras y piedras, ramas caídas, base de los árboles, hojarasca, arbustos y plantas epífitas. Los tipos de captura dependieron de las características de los grupos. Los anfibios se capturaron con redes de malla y bolsas de plástico o directamente con la mano, las lagartijas utilizando ligas de hule o directamente con la mano y las serpientes con ganchos herpetológicos o también con la mano (Casas-Andréu et al. 1991, Barreto 1999).

7.0 (Colwell, 2004). Chao2 es el estimador que se basa en la incidencia (presencia/ausencia) de las especies y es apropiado para comunidades con especies de baja abundancia (Colwell y Coddington 1994, Magurran 2004, Cabrera-Guzmán 2005). El estimador ACE considera la abundancia de las especies y da mayor peso a las especies raras (especies  $\leq 10$  individuos, Magurran, 2004). La mayoría de las especies de anfibios y reptiles presentan abundancias bajas, por lo que Chao2 y ACE son estimadores muy empleados para el estudio de la diversidad herpetofaunística (Urbina-Cardona y Reynoso Rosales et al. 2005, Cabrera-Guzmán 2005, Urbina-Cardona et al. 2008, Calderón-Mandujano et al. 2008). Con base en los valores máximos de riqueza estimada por los estimadores de riqueza, se determinó el porcentaje de especies observadas que fueron capturadas durante el presente estudio (“completeness” de Soberón y Llorente, 1993).

Para cada sitio se obtuvo el valor MaoTao para la riqueza de especies (número de especie por cantidad de individuos) por medio de curvas de rarefacción de Coleman (programa Estimates 7.0; Colwell et al. 2004). Para la rarefacción y el índice de diversidad de Shanon-Weiner, se usó el programa Ecosim versión 7. (Gotelli y Entsminger 2004), considerando la cantidad de individuos más baja registrada de las categorías sucesionales (Gotelli y Graves 1996) y cada uno de los sitios correlacionando con los valores obtenidos con la edad de abandono de los bosques secundarios<sup>4</sup>

A partir de que los datos de número de especies como abundancia para cada una de las cinco categorías al no ajustarse a los criterios de normalidad (Prueba de hipótesis Kolmogorov-Smirnov; Siegel 1988, Zar 1996) se aplicaron pruebas no paramétricas, en

---

<sup>4</sup> El índice de Shannon ( $H'$ ) combina S (riqueza) con N (abundancias) y estima la diversidad en relación al número de especies y su abundancia relativa. El índice de Shannon  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ . Donde  $p_i$  es la abundancia proporcional de la  $i$ -ésima especie y se calcula  $p_i = (n_i/N)$ ; y  $n_i$  es la abundancia relativa de cada una de las especies. Los valores de este índice se encuentran entre 1.5 y 3.5, rara vez sobrepasa este valor (Magurran, 2004).

el caso de los valores de abundancia se aplicó la prueba de Friedman de muestras múltiples independientes y para saber si existían diferencias en el número de especies se utilizó la prueba de Cochran (Siegel 1988) las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el programa STATISTICA 6.0. Para evaluar las diferencias estadísticas en los valores de diversidad se empleo análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía utilizando el programa Data Desk 6.1, se realizaron pruebas *a posteriori* de Bonferroni para detectar las diferencias entre las categorías sucesionales (Zar 1996).

### **5.3.2. Curvas de rango-abundancia**

Con el fin de evaluar cambios de la abundancia, equidad y composición de las comunidades a lo largo de la cronosecuencia, para cada categoría sucesional, se elaboraron curvas de rango-abundancia siguiendo los criterios mencionados en Magurran (2004)<sup>5</sup>. Para ello se combinó la información de los tres sitios de cada categoría sucesional. Las curvas facilitan la comparación de la estructura y composición entre comunidades (Magurran 2004, Gotelli y Graves 1996). Las curvas resultantes se ajustaron a varios modelos (geométrico, log-normal, log-log –Zipf- y vara partida) a través de métodos de regresión. La pendiente de las curvas ajustadas se consideró como indicativos de la diversidad de los ensambles, de manera que al reducirse la pendiente aumenta la diversidad (Magurran 2004).

### **5.3.3. Efecto de edad sucesional y de distancia en el recambio de especies**

Para explorar patrones de recambio de especies a través de las cinco categorías de edad, se calculó el índice de similitud de Sorensen, este índice utiliza valores de presencia-ausencia y relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las

---

<sup>5</sup> Para elaborar estas las curvas de rango abundancia ordenan de la más a la menos abundante sobre el eje de las abscisas (X) y en el eje de las ordenadas (Y) se grafica el logaritmo base 10 de la abundancia relativa de cada especie (proporción de individuos de la especie con respecto al total de la comunidad).

especies en ambos sitios, además es muy utilizado y considerado muy efectivo (Magurran 2003).

Se calculó también el índice de complementariedad entre las cinco categorías para determinar el grado de disimilitud en la composición de especies entre dos sitios o muestras, los valores fluctúan entre 0, cuando ambos sitios son idénticos y 1 cuando las especies de ambos

sitios son completamente distintos (Colwell y Coddington 1994).

A lo largo de la cronosecuencia se llevaron a cabo análisis de ordenación<sup>6</sup>. En estos análisis se emplearon los quince sitios para construir una matriz de abundancia de especies por sitio. Se empleó el análisis de correspondencias (AC) para explorar la separación de las especies entre los sitios tomando en cuenta su abundancia (Gotelli y Ellison, 2004). Los dos ejes principales resultantes se relacionaron con la edad de abandono para explorar tendencias sucesionales. A este análisis se le incorporó una matriz de distancias físicas entre los sitios para evaluar, con una prueba de Mantel<sup>7</sup>, si la semejanza entre los sitios dependió de la distancia. Todos los análisis multivariados se efectuaron con el paquete PCORD 1997.

---

<sup>6</sup> Las técnicas de ordenación son utilizadas para reconocer conjuntos de muestras que son semejantes en sus atributos. Estas técnicas se emplean para simplificar un conjunto grande de variables en ejes ortogonales que sintetizan los patrones de variación importantes (Gotelli y Ellison 2004, PCORD). En este estudio, se trató de obtener ejes de variación relacionados con la similitud de los sitios de estudio considerando la composición y abundancia de las especies en función de la edad sucesional.

<sup>7</sup> La prueba de Mantel permite evaluar el efecto de la distancia sobre la semejanza estructural y de composición de diferentes sitios poniendo a prueba la hipótesis nula de que la semejanza de los sitios es independiente de la distancia.

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Herpetofauna muestreada

A partir de 600 horas por dos hombres (120 horas para cada una de las cinco categorías; 40 por cada uno de los 15 sitios) se registraron a 1,295 de reptiles distribuidos de 36 especies, y 418 anfibios de 25 especies (Apéndice I). En conjunto, la composición de especies representó el 67% del total de las que se mencionan para la región de estudio (Lazcano- Barrero, et al, 1992, Ferreira y Canseco-Marquéz 2005; Cuadro 2). Las serpientes (21 especies, 62% del total esperado), los anuros (21, 84%) y las lagartijas (13, 52%) fueron los grupos con un mayor número de especies, mientras que se encontró el total de la salamandras registradas para la región (3, 100%) y tortugas (2, 100%).

Ninguna especie de anfibio fue exclusiva de las categorías sucesionales más jóvenes ( $\leq 14$  años); dos especies de este grupo se encontraron exclusivamente en los bosques secundarios de 17-23 años y ocho solo en los bosques viejos (Cuadro 2). En los bosques secundarios se encontraron siete especies que no se registraron en el bosque viejo (Apéndice I). En el caso de los reptiles, en las dos categorías sucesionales más jóvenes ( $\leq 7$  años) se encontró a una especie exclusiva por categoría; en conjunto, en los bosques secundarios se encontraron 12 especies no registradas en el bosque viejo y en éste se encontraron 10 especies no encontradas en los bosques secundarios (Cuadro 2, Apéndice I).

**Cuadro 2.** Atributos de los ensambles de anfibios y reptiles en diferentes categorías sucesionales en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. Los valores corresponden al conjunto de tres sitios por categoría sucesional. Sobs número de especies observados, EE número de especies exclusivas, ER número de especies raras (1-2 individuos por categoría), %BV el porcentaje de especies encontradas por categoría sucesional respecto al total registrado en el bosque viejo. El nivel de representatividad del muestreo, logrado en cada categoría sucesional, se indica como el porcentaje de especies registrado respecto al total esperado de acuerdo con los índices no paramétricos ACE y Chao2.

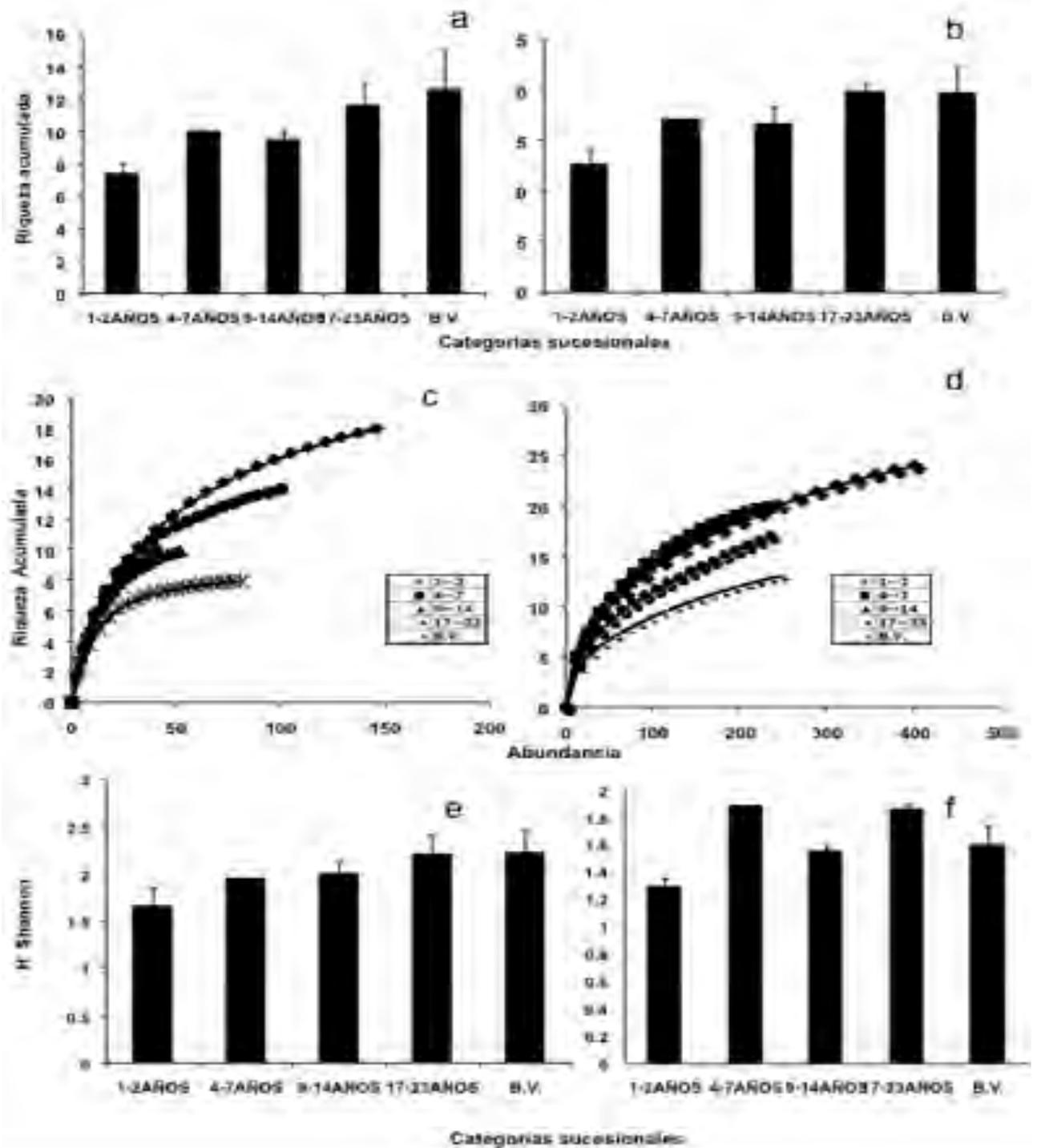
	ANFIBIOS						REPTILES					
	Sobs	E.E.	E.R.	% B.V.	ACE(%)	Chao2(%)	Sobs	E.E.	E.R.	% con resp al		
										B.V.	ACE(%)	Chao2(%)
1-2 años	8	0	1	22	97.1	94.1	13	1	7	25	70.1	67.5
4-7 años	10	0	6	39	86.6	71.4	19	1	9	46	68.2	64
9-14 años	11	0	3	33	91.6	93.7	17	0	10	46	55.4	33.3
17-23 años	14	2	4	55.5	85.9	63.6	20	2	8	62	79.9	88.9
Bosque Viejo	18	8	6	100	85.3	76.7	24	10	11	100	72.5	78.9

El porcentaje de especies de anfibios y reptiles, respecto al total encontrado en el bosque viejo, aumentó significativamente ( $X^2_4=56.1$ ;  $P < 0.0001$ ) con la edad sucesional de los bosques secundarios (Cuadro 2). La cantidad de especies raras (especies con 1-2 individuos por categoría sucesional) no varió significativamente ( $X^2_4=1.1$ ,  $P= 0.89$ ) entre las categorías sucesionales, tanto para los anfibios como para los reptiles (Cuadro 2).

La riqueza acumulada de especies de anfibios, al aumentar el número de individuos muestreados, tendió a una asíntota en los bosques secundarios, sobre todo en las categorías sucesionales con edades de abandono menores a 17 años; en el bosque viejo no se alcanzó una asíntota (Figura 2c). Para el caso de los reptiles, no se alcanzó una asíntota en ninguna de las categorías sucesionales (Figura 2d).

El número de especies registrado por categoría sucesional tuvo una representatividad (“completeness”) mayor al 70% en la mayoría de los casos para anfibios y reptiles, considerando los estimadores ACE y Chao-2 del número de especies esperadas (Cuadro 2). Para los anfibios considerando todos los sitios, la representatividad fue mayor al 91% y arriba de un 74% para el caso de los reptiles. La menor representatividad fue para los reptiles en la categoría sucesional de 9-14 años donde se registró entre el 33 y 55% del número de especies esperadas.

La riqueza de especies de anfibios (rarificada a un número de 40 individuos) fue mínima en los sitios con 1-2 años de abandono y máxima en el bosque viejo (Figura 2a). Un patrón semejante se encontró considerando la diversidad de especies rarificada (Figura 2e). La riqueza de especies de reptiles (rarificada a un número de 224 individuos) mostró una tendencia semejante al de los anfibios, es decir, un aumento con la edad sucesional (Figura 2b). Sin embargo, el valor mayor de diversidad de especies rarificada para los reptiles se encontró en los bosques secundarios de 4-7 años y de 17-23 años (Figura 2f).

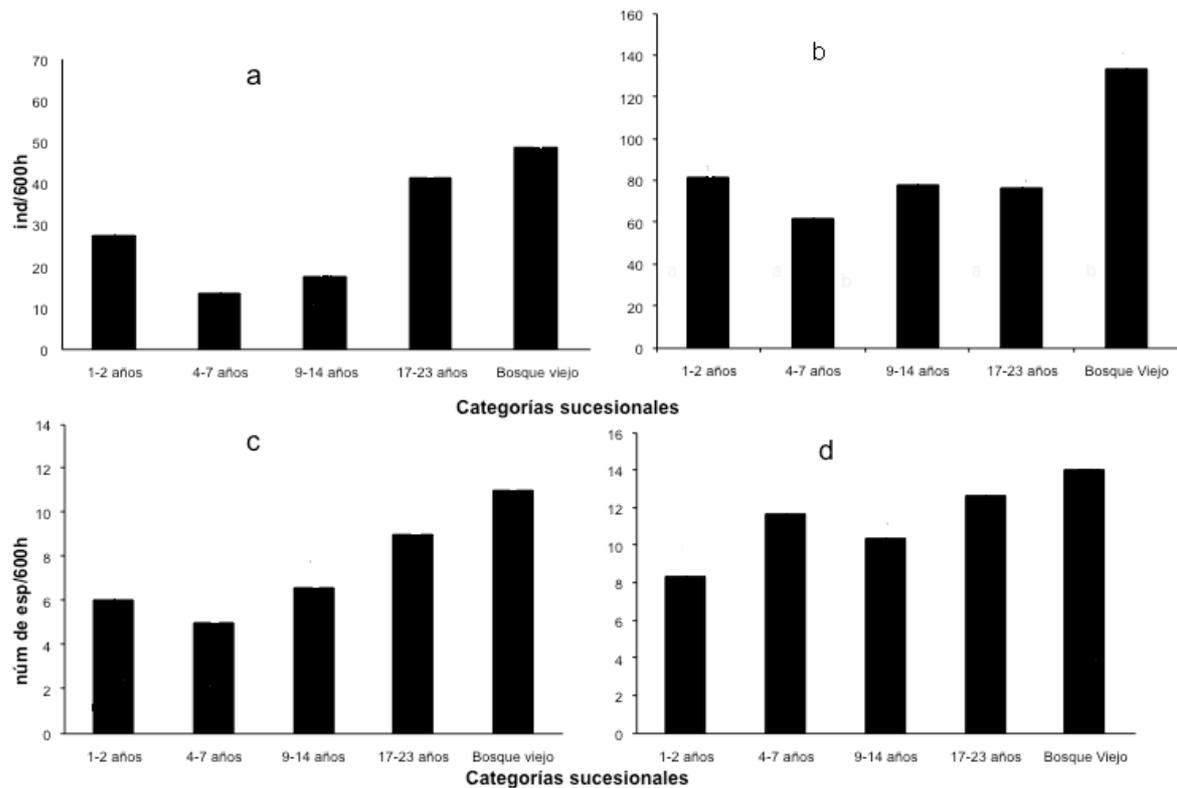


**Figura 2.** Patrones de riqueza de especies de ensambles de anfibios y reptiles en bosques secundarios y bosque viejo en la región Selva Lacandona, Chiapas. a) cambio de la riqueza de especies de anfibios entre categorías sucesionales, b) cambio de la riqueza de especies de reptiles entre categorías sucesionales, c) curva de acumulación de especies para ensambles de anfibios, d) curva de acumulación de especies para ensambles de reptiles, e) cambio de diversidad (rarificada) a entre categorías sucesionales en anfibios, f) cambio de diversidad (rarificada) a entre categorías sucesionales en reptiles. En todos los casos, los valores resultan de la combinación de tres sitios por cada categoría. En (a), (b), (e) y (f), las líneas verticales indican un intervalo de confianza ( $P < 0.05$ ).

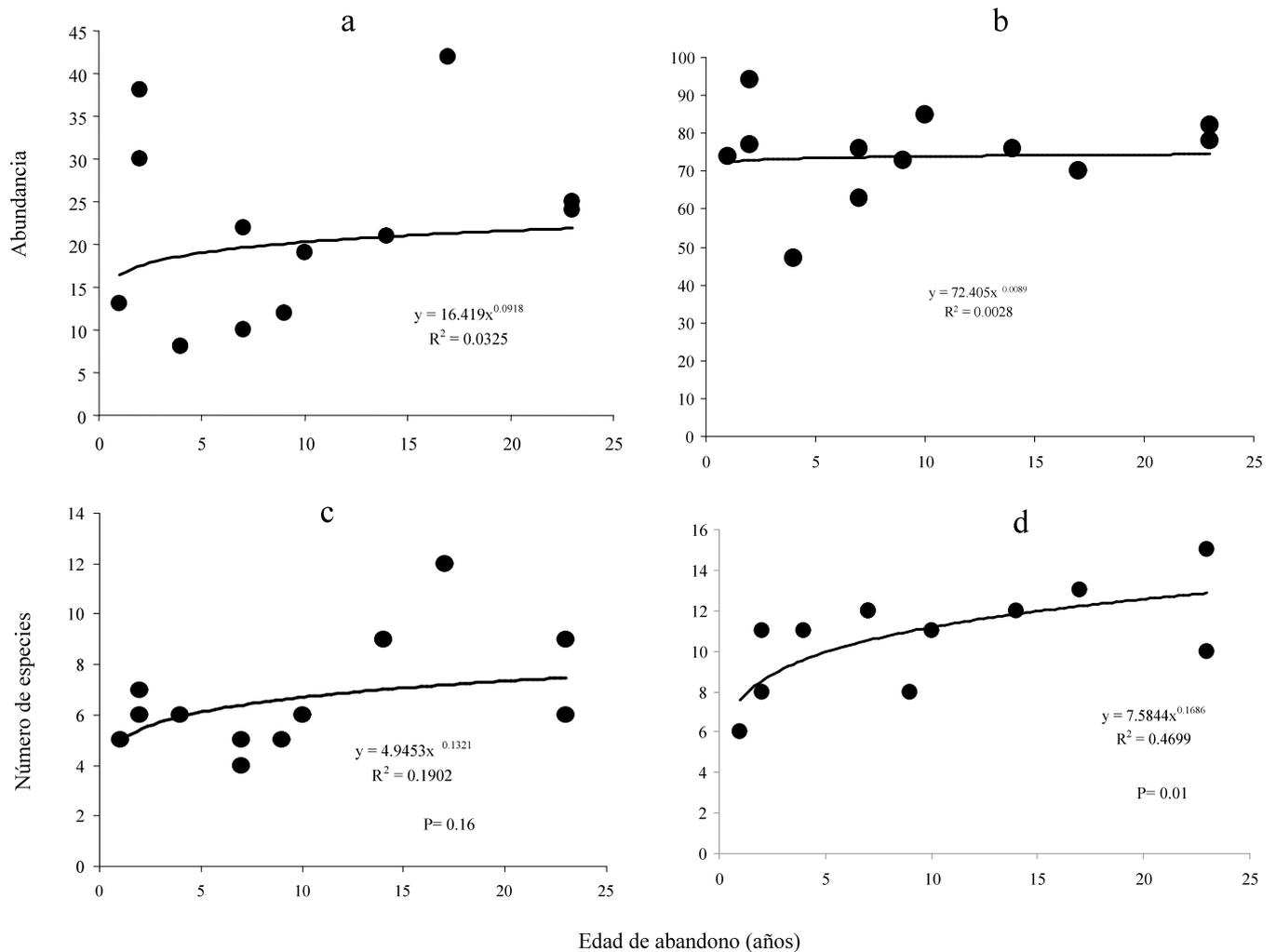
## 6.2. Patrones sucesionales en las comunidades

### 6.2.1. Abundancia

Se encontraron diferencias marginales en la abundancia de anfibios entre las categorías sucesionales ( $F_{\text{riedman } 4} = 49.34$ ,  $P = 0.053$ ). Exceptuando la categoría de 1-2 años de abandono, que mostró mayor abundancia que los bosques secundarios de menos de 14 años, la abundancia aumentó con la edad sucesional (Figura 3a). Excluyendo los sitios de bosque viejo, la abundancia varió de manera independiente con la edad de abandono de los sitios (Figura 4a). En los ensambles de reptiles, la abundancia difirió marginalmente entre las cinco categorías sucesionales ( $F_{\text{riedman } 4} = 9.3$ ,  $P = 0.053$ ; Figura 3b). Excluyendo los sitios de bosque viejo, la abundancia varió de manera independiente con la edad de abandono de los sitios (Figura 4b).



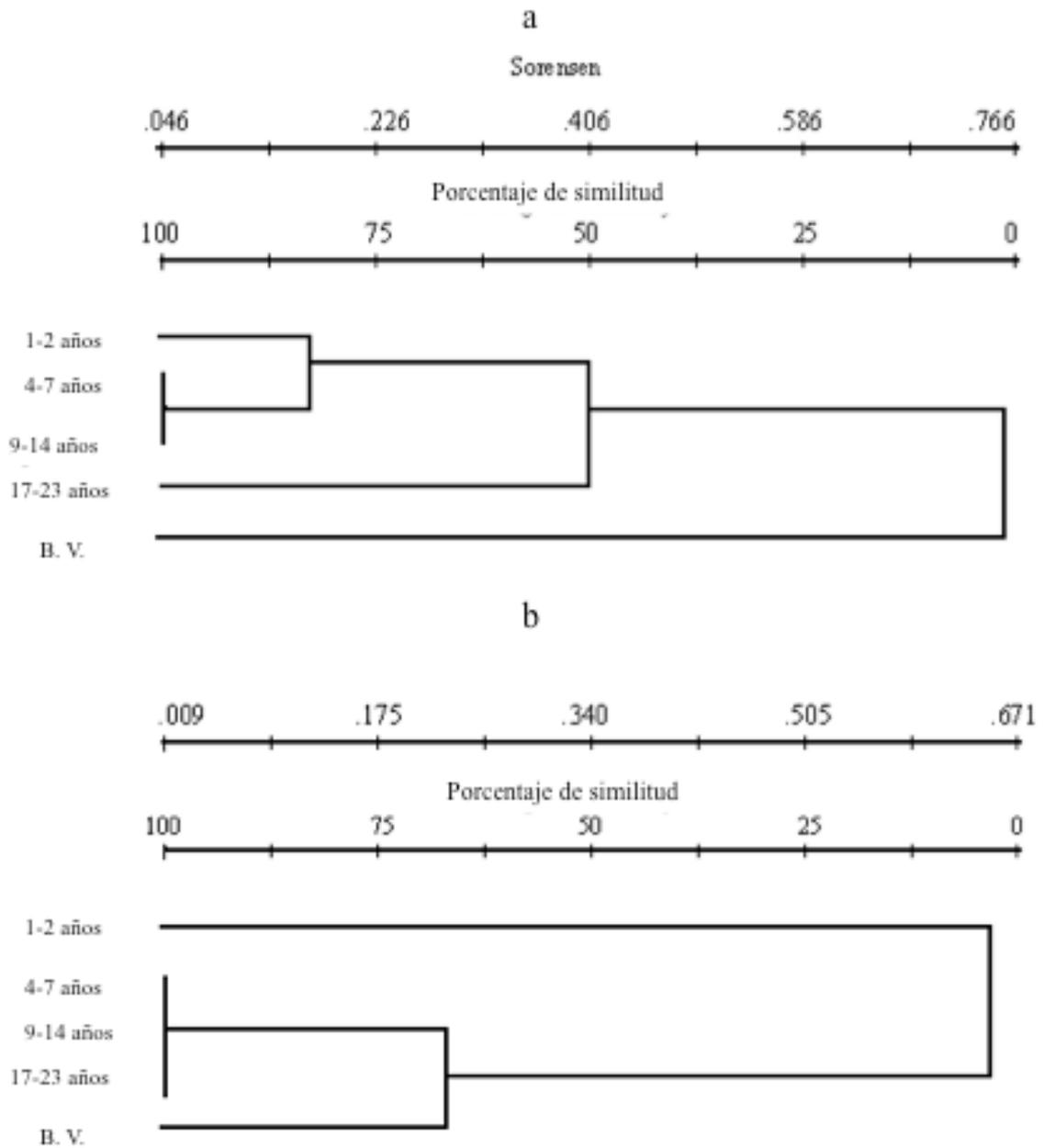
**Figura 3.** Cambios en la abundancia y número de especies de anfibios y reptiles a través de una cronosecuencia de campos agrícolas abandonados y sitios de bosque viejo en la región de la Selva Lacandona, Chiapas.



**Figura 4.** Tendencias sucesionales de la abundancia y número de especies de ensamblajes de anfibios (a y c) y reptiles (b y d) en campos con diferente edad de abandono en la región de la Selva Lacandona, Chiapas.

### 6.2.2. Composición

En cuanto a composición de las especies el índice de similitud de Sorensen formó cuatro grupos en el caso de los anfibios, teniendo a las categorías sucesionales, los bosques de 1-2 años de abandono, siendo más similares a los bosques de 4-7 años y 9-14 años, los bosques de 17-23 años, finalmente los bosques viejos como un grupo aparte (Figura 5a). En el caso de los reptiles se formaron tres grupos, los bosques de 1-2 años de abandono, que no presentan similitud con las demás categorías sucesionales, la categorías sucesionales de 4 a 23 años de abandono son similares en composición y comparten un 60% de similitud con los bosques maduros (Figura 5b).



**Figura 5.** Grupos formados por el índice de similitud de Sorensen, para los ensambles de (a) anfibios y (b) reptiles.

Los valores de complementariedad tanto para anfibios como para reptiles entre las cinco categorías indican que existe un recambio gradual de especies ya que en la categoría de 1-2 años los valores de complementariedad indican que al aumentar las edades de las categorías sucesionales la composición de especies es diferente (Cuadro3)

**Cuadro 3.** Complementariedad entre las diferentes categoría sucesionales. Los valores por encima de la diagonal corresponden al número de especies compartidas entre sitios. Los valores por debajo de la diagonal corresponden a la complementariedad (los valores fluctúan entre 0, cuando ambos sitios son idénticos y 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente distintos).

<b>ANFIBIOS</b>					
	<b>1-2 años</b>	<b>4-7 años</b>	<b>9-14 años</b>	<b>17-23 años</b>	<b>Bosque Viejo</b>
<b>1-2 años</b>	-	6	5	6	4
<b>4-7 años</b>	0.50	-	7	8	7
<b>9-14 años</b>	0.62	0.46	-	8	8
<b>17-23 años</b>	0.63	0.50	0.50	-	10
<b>Bosque Viejo</b>	0.82	0.67	0.60	0.55	-

<b>REPTILES</b>					
	<b>1-2 años</b>	<b>4-7 años</b>	<b>9-14 años</b>	<b>17-23 años</b>	<b>Bosque Viejo</b>
<b>1-2 años</b>	-	10	9	9	6
<b>4-7 años</b>	0.55	-	15	15	12
<b>9-14 años</b>	0.57	0.29	-	15	11
<b>17-23 años</b>	0.63	0.38	0.32	-	14
<b>Bosque Viejo</b>	0.81	0.61	0.63	0.53	-

### 6.2.3. Número de especies

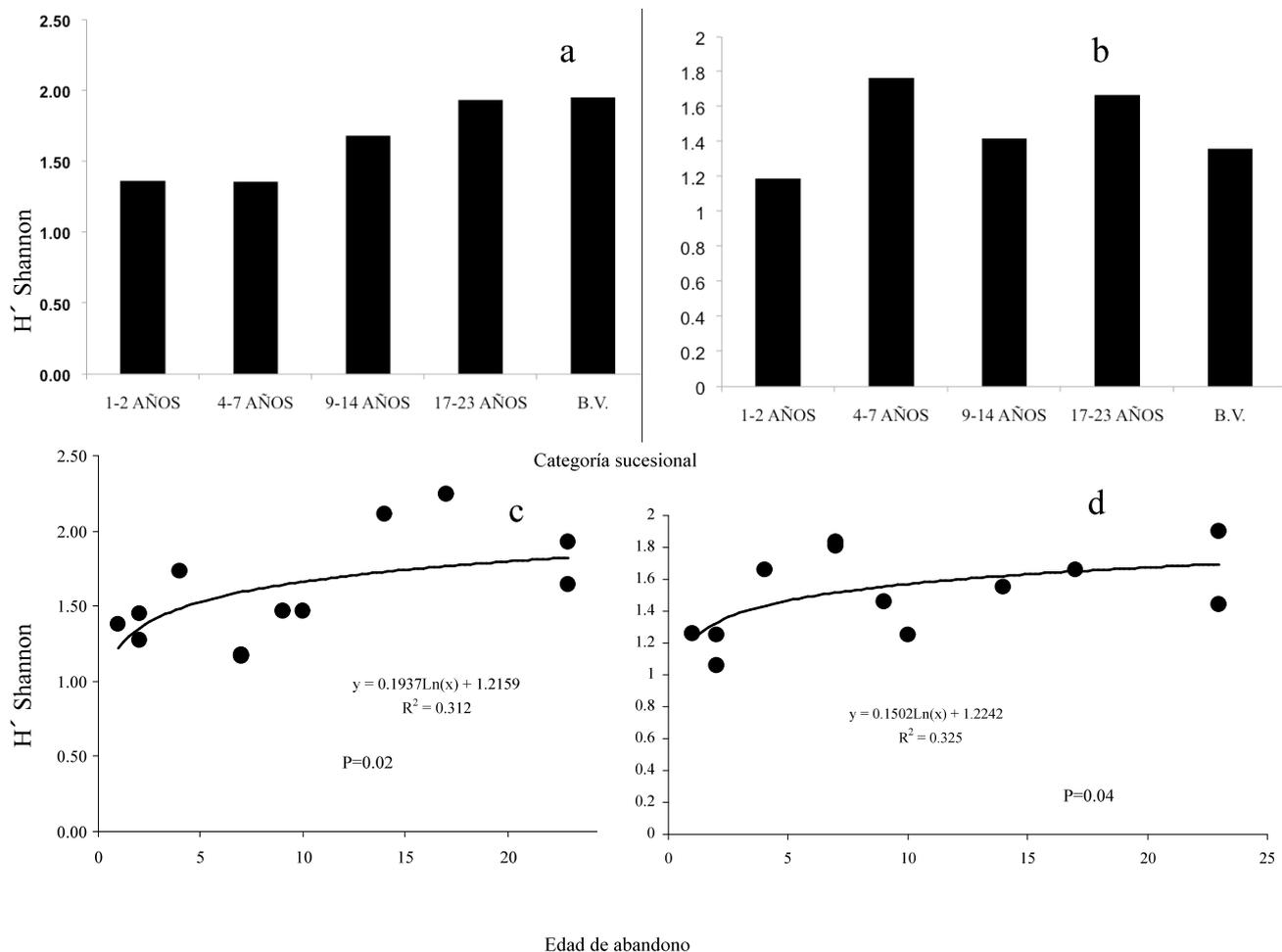
El número de especies en anfibios a través de las categorías sucesionales presentó diferencias significativas ( $C_{\text{ochran } 4} = 12.5$ ;  $P=0.001$ ). Pero no hubo una correlación entre la edad sucesional de los bosques secundarios y el número de especies.

En el caso de los reptiles no hubo diferencias significativas, la categoría con 1-2 años de abandono presentó el menor número de especies y el bosque viejo presentó el número máximo de especies (Figura 3d). Considerando solo los campos abandonados, existió una relación significativa y positiva entre el número de especies de reptiles y la edad de abandono ( $R^2 = 0.46$ ,  $P = 0.01$ ; Figura 4d).

### 6.2.4. Índice de diversidad (Shannon)

La diversidad de especies (no rarificada) de anfibios varió significativamente ( $F_{4,14} = 3.20$ ,  $P = 0.059$ ), aumentando desde la categoría más joven al bosque viejo (Figura 5a). Considerando solo los bosques secundarios, existió una correlación positiva entre la diversidad de especies de anfibios y la edad de abandono ( $R^2 = 0.31$ , g.l. = 10,  $P = 0.02$ ;

Figura 6c). Para los reptiles, las bosques secundarios de 4-7 años y de 17-23 años mostraron los valores más altos de diversidad de especies ( $F_{4,14} = 3.90$ ,  $P = 0.03$ ) y los sitios más jóvenes la menor diversidad. Excluyendo los sitios de bosque viejo existió una correlación positiva significativa entre la edad de abandono y la diversidad de especies de reptiles ( $R^2 = 0.32$ ,  $g.l. = 12$ ,  $P = 0.04$ ; Figura 6d).



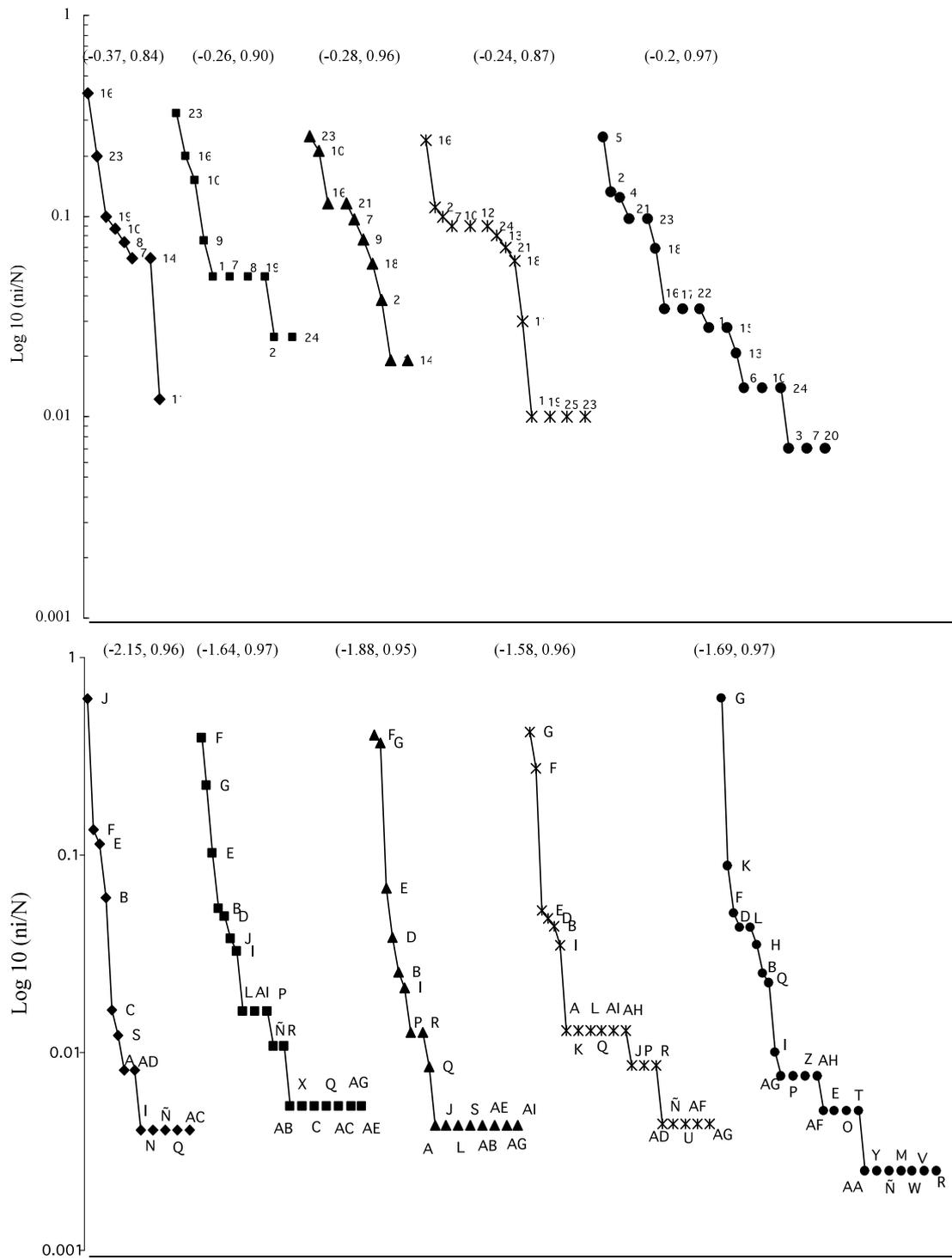
**Figura 6.** Índice de diversidad de Shannon-Weiner, las correlaciones son los valores de Shannon calculados para cada uno de los sitios de bosque secundarios correlacionados con su edad de abandono.

### 6.2.5. Estructura de la comunidad

Las curvas de rango-abundancia de los ensambles de anfibios se ajustaron significativamente al modelo geométrico (exponencial) en todas las categorías sucesionales. La pendiente de estas curvas disminuyó, en general, con la edad sucesional (Figura 7a), indicando un aumento de la diversidad de especies con el paso de la sucesión vegetal. En la categoría de 1-2 años de abandono la especie dominante

fue *Smilisca baudini* (16), seguida de *Lithobates vaillanti* (23), y *Rhinella marina*. En los bosques de 4-7 años y de 9-14 años, *Lithobates vaillanti* fue la especie dominante seguida de *S. baudini* y *Scinax Staufferi* (10). En los bosques secundarios de 17-23 años también se encontró a *S. baudini* como la especie dominante, seguida por la salamandra *Nanotriton rufescens* (2); en estos bosques se encontró un número mayor de especies raras que en las categorías anteriores. Cabe señalar que las abundancias de *S. baudini* se presentaron en forma de “U”, en el cual esta especie es más abundante en la categoría sucesional más temprana (1-2 años) disminuyendo sus abundancias relativas en las siguientes dos categorías (4-7 y 9-14 años), finalmente esta especie vuelve a ser dominante en los bosques secundarios de 17-23 años. En el bosque viejo la especie dominante fue *Craugastor laticeps* (5) seguida por *N. rufescens*, *Craugastor palenque* (4), *Incilius valliceps* (20) y, en menor abundancia, por *Hyalinobatrachium fleichmani* (18).

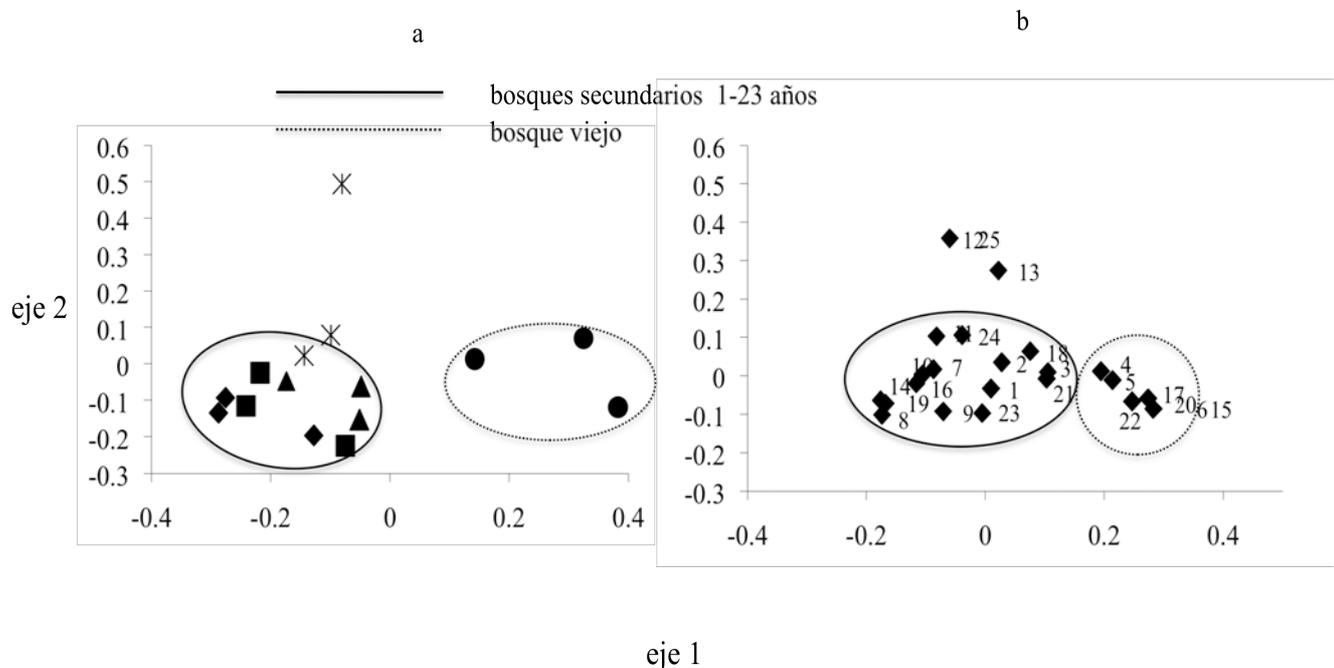
Las curvas de rango-abundancia de los ensambles de reptiles se ajustaron significativamente al modelo log-log (Zipf) en todas las categorías sucesionales. La pendiente de estas curvas fue mayor en la categoría sucesional más joven (1-2 años) y menor y semejante en resto de las categorías (Figura 7b), indicando una mínima diversidad al inicio de la sucesión vegetal y una diversidad de especies semejante en las subsecuentes etapas sucesionales. En la categoría sucesional más joven (1-2 años), la especie dominante fue *Anolis sericeus* (J), seguida de *A. lemurinus* (F) y *Basiliscus vittatus* (E). En los bosques secundarios de 4-7 y 9-14 años dominó *A. lemurinus*, siendo *A. uniformis* (G) la segunda especie en abundancia. Esta última especie fue la dominante en los bosques secundarios de 17-23 años, seguida por *A. lemurinus*. En el bosque viejo, *A. uniformis* fue la especie dominante seguida de *Lepidophyma flavimaculatum* (K), especie característica del bosque viejo que también se registró en el bosque secundario de 17-23 años.



**Figura 7.** Curvas de Rango abundancia para los ensambles de anfibios y reptiles y sus diferentes categorías sucesionales, los valores que están en los paréntesis arriba de cada categoría sucesional, son el valor de la pendiente y la  $R^2$ . La curva con rombos indica sitios de 1-2 años de abandono; cuadrados 4-7; triángulos 9-14; asteriscos 17-23 y círculos bosques viejos. Ver apéndice I para verificar código de especies.

### 6.2.6. Reemplazamiento de especies (ordenación de ensambles)

Los dos ejes principales del análisis de correspondencias aplicado a los ensambles de anfibios explicaron el 43% de la varianza encontrada entre los sitios. El eje-1 (25.8%) se correlacionó positivamente con la edad sucesional de los sitios (suponiendo que los bosques viejos tienen, en promedio, 100 años de edad desde la última perturbación natural por caída de árboles;  $R^2 = 0.85$ ,  $P < 0.001$ ). Así, el 74.2% de la variación entre los sitios fue explicado por factores diferentes a la edad sucesional. Un análisis de varianza (ANOVA) mostró diferencias significativas ( $F_{4,14} = 16.3$ ,  $P = 0.0002$ ) en los valores del eje-1, separando sólo al bosque viejo y de las demás categorías sucesionales (Figura 8a). Así, el conjunto de especies dominantes encontrados en los campos abandonados fue diferente al conjunto de especies dominantes en el bosque viejo (Figura 8b). Se encontraron especies en los bosques secundarios que aumentan sus abundancias en el bosque viejo, como fueron las salamandras *Nanotriton rufescens* (2), *Bolitoglossa mulleri* (1), *Incilius valliceps* (20) y *Hyalinobatrachium fleichmani* (18; Figura 8b).

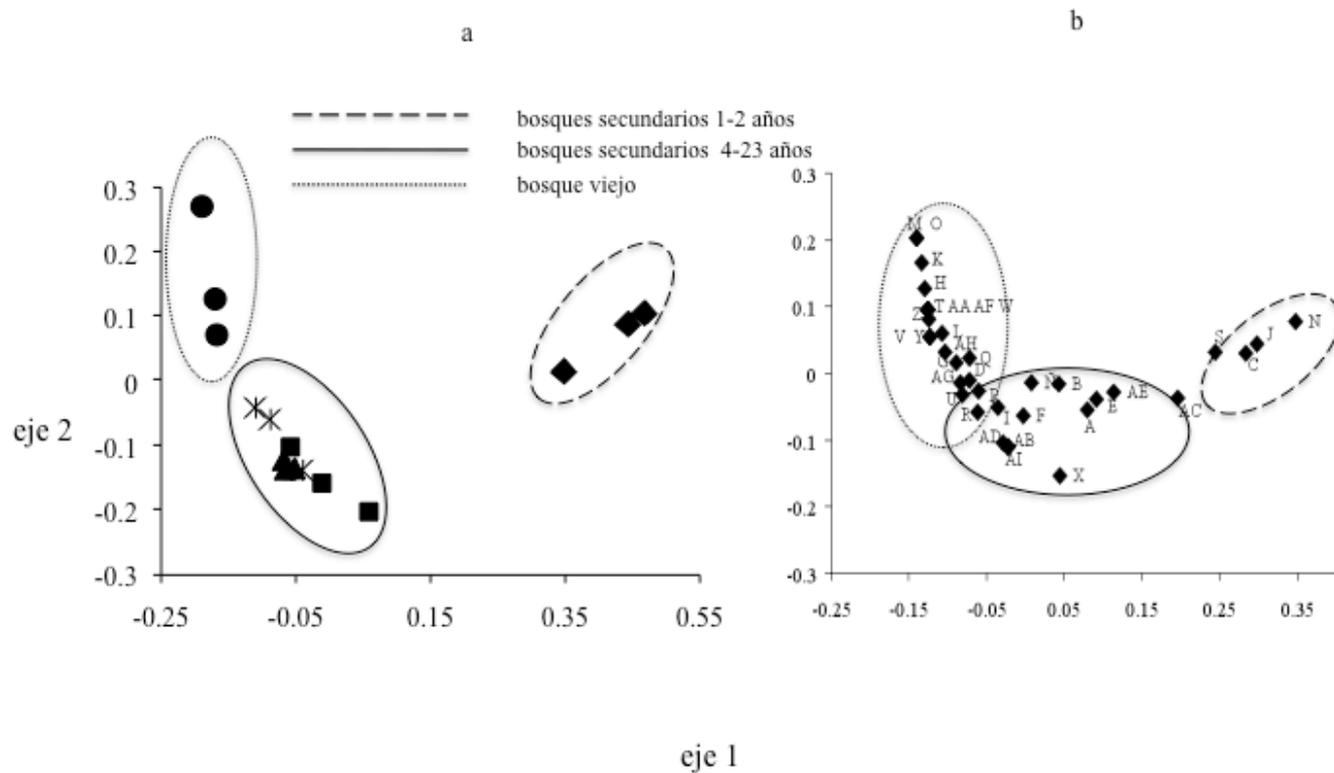


**Figura 8.** Análisis de Correspondencias para el ensamble de anfibios: bosques 1-2 años (rombos); bosques 4-7 años (cuadrados); bosques 9-14 años (triángulos); bosques 17-23 años (asteriscos); bosques viejos (círculos), en la gráfica derecha se tiene las especies agrupadas con respecto a los sitios de la gráfica izquierda.

Los dos ejes principales del análisis de correspondencias aplicado a los ensambles de reptiles explicaron el 66.7% de la varianza encontrada entre los sitios. El eje-1 (47.6%) se correlacionó positivamente con la edad sucesional ( $R^2 = 0.73$ ,  $P < 0.001$ ). Así, el 52.4% de la variación entre sitios fue explicado por otros factores. Un análisis de varianza (ANOVA) mostró diferencias significativas ( $F_{4,14} = 90.08$ ,  $P = 0.0001$ ) en los valores del eje-1 entre los sitios con 1-2 años de abandono y los bosques secundarios de 4-23 años y entre el bosque viejo y los bosques secundarios de 4-23 años (Figura 8a). Estos resultados indican la existencia de un reemplazo importante de especies dominantes entre las categorías sucesionales. En los sitios más jóvenes dominó *Anolis sericeus* (J) y se encontraron especies exclusivas como *Sceloporus teapensis* (C) *Boa constrictor* (N) y *Leptophis mexicanus* (R). En los bosques secundarios de 4-23 años dominó *Anolis lemurinus* (F), además de encontrarse especies también registradas en los sitios de 1-2 años de abandono, tales como *Drymobius margaritiferus* (AC), *Ameiva festiva* (B) y *Bothrops asper* (AE) y en el bosque viejo, tales como *A. uniformis* (G), *Corytophanes cristatus* (D), *Imantodes cenchoa* (P) y *Lepidophyma flavimaculatum*. En los bosque viejo dominó *A. uniformis* y *L. flavimaculatum* (K) y se encontraron muchas especies exclusivas como *A. capito* (H; Figura 8b).

#### **6.2.7. Efecto de la distancia entre los sitios**

De acuerdo con las pruebas de Mantel, la distancia entre los sitios influyó su similitud en la estructura y composición de los ensambles de anfibios ( $t = 2.95$ , g.l. =  $\infty$ ,  $P = 0.003$ ), siendo los sitios más cercanos más similares entre sí. En el caso de los ensambles de reptiles, la distancia no influyó la grado de similitud en la estructura y composición entre los sitios ( $t = 0.56$ , g.l. =  $\infty$ ,  $P = 0.57$ ). Aquí las distancias variaron entre los sitios de 116 m hasta 4698 metros.



**Figura 9.** Análisis de Correspondencias para el ensamble de reptiles: bosques 1-2 años (rombos); bosques 4-7 años (cuadrados); bosques 9-14 años (triángulos); bosques 17-23 años (asteriscos); bosques viejos (círculos), en la gráfica derecha se tiene las especies agrupadas con respecto a los sitios de la gráfica izquierda.

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1. Esfuerzo de muestreo.

Considerando al número de especies registradas en la región La Selva Lacandona<sup>1</sup> (Lazcano- Barrero et. al. 1992, Ferreira-García y Canseco-Marqués 2005, Reynoso et al. en prensa), el nivel de representación de la muestra (porcentaje de especies incluidas en el muestreo respecto al total registrado en la región) logrado en el presente trabajo (67%) fue semejante al alcanzado por otros estudios que emplearon un esfuerzo de muestreo similar (60% para anfibios y 48% para reptiles, 672 horas/hombre; Urbina-Cardona et al. 2006) o inclusive mayor (78% anfibios y 64% reptiles, 2169 horas/hombre; Salvatore 2006). Es probable que las especies no registradas fueron aquellas con abundancias muy bajas o especies raras, particularmente dentro del grupo de las serpientes y lagartijas que se caracterizan por su rareza, tales como aquellas del género *Sibon*, o especies como *Stenorhina degenhardii* y *Senticolis triaspis*, en el caso de las lagartijas *Celeztus rozellae*, *Shaerodactylus glaucus* y *Coleonyx elegans* (Duellman 1989, Lazcano-Barrero et al 1992, Urbina-Cardona y Londoño-Murcia 2003, Urbina-Cardona et al. 2006, Urbina-Cardona et al. 2008, Calderon-Mandujano 2008, Luja et al, 2008). El presente estudio incluyó especies permanentes o transitorias que hacen uso del sotobosque o hasta un altura de 2 metros (Apéndice II) y no aquellas que son exclusivas del dosel del bosque o de hábitos fosoriales, las cuales son difíciles de registrar (Duellman 1989; Vogt et al., 1997; Lazcano-Barrero, 1992).

El hecho de que los valores de representatividad muestral (“completeness”, basado en estimadores no paramétricos de la riqueza real de especies) para los ensambles de anfibios fuesen mayores a un 80% indica que el muestreo realizado fue adecuado para este grupo de animales (*sensu* Soberon y Llorente, 1993). Este nivel de

---

<sup>1</sup> La región La Selva Lacandona es una de las regiones más diversas e importantes para la conservación de la biodiversidad (Mendoza y Dirzo 1999). En el caso de la herpetofauna existen escasos listados sobre la herpetofauna para esta región. El trabajo más importante sobre el tema fue publicado hace 17 años (Lazcano- Barrero, et. al, 1992) y no contiene actualizaciones taxonómicas publicadas en los últimos años (Frost et al. 2006).

representatividad es semejante al reportado por otros trabajos realizados en zonas tropicales que emplearon esfuerzos de muestreo similares o mayores (Pineda y Halffter 2004, Urbina-Cardona y Reynoso 2005, Suazo-Ortuño et al. 2008, Salvatore 2006). Para los reptiles, la representatividad muestral evaluada con Chao2 fue menor al 75%, lo cuál sugiere que el muestreo no cubrió adecuadamente el número de especies esperado. En general, sin embargo, varios estudios con comunidades de reptiles han obtenido valores de representatividad muestral que se encuentran por debajo del 80%, (Gardner et al., 2007; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; Salvatore, 2006 y Suazo-Ortuño, 2008). Es difícil obtener una buena representatividad muestral en comunidades que tienen un alto porcentaje de especies raras (Magurran 2004). En el caso de los ensamblajes de reptiles, la mayoría de las especies de serpientes de la familia Colubridae (Urbina-Cardona et al. 2008) y algunas lagartijas de hábitos nocturnos Eublepharidae tienen abundancias muy reducidas (Lee 1996). Finalmente se ha recomendado tener un mínimo de cuatro años de monitoreo para lograr registrar la presencia de especies en este tipo de grupos faunísticos (Gibbons et al. 1997), aumentar el número de muestreos a través de los años, permitiría además de aumentar el esfuerzo de muestreo eliminar el efecto que de las variaciones climáticas a través de los años, que puede tener efecto sobre la actividad y la abundancia de las especies.

Finalmente es necesario señalar que al muestrearse en todos los sitios una altura de 2 metros, en el caso los sitios de 1-2 años de abandono el dosel llega no más de 2 metros de altura, por lo que se asume que se muestreo en todos los estratos de la comunidad vegetal de estos sitios y se tuvo un muestreo completo. En los sitios de 4 años de abandono en adelante el dosel tenía una altura superior a 4 metros, y se submuestrearon estos los sitios de más de cuatro años (incluyendo el bosque maduro), ya que no se abarcaron todos los estratos de la comunidad vegetal. Esto pudiera traer implicaciones en la interpretación de los resultados ya que podemos asumir que en los estratos superiores de 2 metros hay especies que no se pueden registrar y que

seguramente existen más especies de las que se observaron. Sin embargo una razón importante por la cual no se pudo hacer un muestreo arriba de los cuatro metros es logística. Tanto los valores de los estimadores no paramétricos para todos los sitios (arriba de un 80% en el caso de anfibios y de un 70 % en el caso de reptiles), como el mismo esfuerzo de muestreo para cada uno de los sitios, permiten que los datos sean comparables a pesar de que se hallan muestreado más estratos en los sitios de 1-2 años de abandono.

Algunos trabajos donde se compararon diferentes gradientes ambientales, posiblemente tengan los mismos sesgos (potrero-borde-interior, Urbina-Cardona et al 2006; bosque viejo-bosque secundario- plantación de *Eucalyptus*, Gardner et al 2007; Pawar et al 2004, bosque viejo-bosques secundarios- plantaciones de té), en donde también se han sub-muestreado en algunos de los tipos de vegetación elementos del paisaje que se quiere comparar. En el caso del trabajo de Urbina-Cardona et al. (2006) en los Tuxtlas, se muestreo el potrero donde simplemente crecen herbáceas y algunas arbustivas, y se comparo con el interior del bosque viejo que presentó un mayor número de especies, no obstante son trabajos importantes que nos dan información sobre algunos patrones y el comportamiento de los ensambles, de anfibios y reptiles .

## **7.2. Cambios de la estructura y composición en bosques secundarios**

Los resultados obtenidos muestran que los ensambles de anfibios y reptiles se modifican en su estructura y composición a través de la cronosecuencia de campos con 1 a 23 años de abandono.

### **7.2.1. Anfibios**

La cantidad de individuos varió independientemente de la edad de abandono. El hecho de que la categoría sucesional más joven tuviese una abundancia elevada se debió, en parte, a la presencia de *Smilisca baudini*, que fue la especie dominante en esos sitios (Figura 6a). Se sabe que esta especie habita un amplio espectro de hábitats conservados

y alterados (Lee 1996, Vogt et al. 1997). En la temporada de reproducción, esta rana frecuenta zonas abiertas para depositar sus huevos en charcas (por ejemplo, pastizales, campos agrícolas, alrededores de lotes baldíos; Cedeño-Vázquez et al. 2006). El presente estudio reporta que esta especie es muy importante en el ensamble de anfibios que se presenta al inicio de la regeneración de bosques en campos abandonados. La reducción numérica de esta especie en las categorías sucesionales de 4 a 14 años, se acompañó de una baja en la abundancia de anfibios en esas categorías. En los bosques secundarios de 17 a 23 años, *S. baudini* aumentó en abundancia y con ello la abundancia total de anfibios. La presencia de más especies en estos bosques secundarios también, contribuyó al aumento en abundancia (Figura 6a).

Considerando los argumentos anteriores, puede pensarse que las variaciones observadas en la abundancia de anfibios entre los campos de 1 a 23 años de abandono se debieron, en parte, a la fluctuación espacial de una sola especie dominante (*S. baudini*). Sin embargo, si se elimina a esta especie de los conteos, el patrón en forma de U del el cambio de la abundancia de anfibios, entre las categorías de 1 a 23 años de edad, persiste. Una explicación a este patrón es que, además de *S. baudini*, en los sitios más jóvenes se encontraron tres especies más de la familia Hylidae (*Scinax staufferi*, *Tachycephalus venulosus*, *Tlaylocohyla picta*), las cuales también dependen de charcas para su reproducción y se asocian a ambientes alterados. Además, en los campos de 1-2 años de abandono, los sapos *Riñera marina* y *Leptodactylus fragilis*, que habitan comúnmente hábitats alterados (Lee 1996, Cedeño-Vázquez et al. 2006) fueron abundantes (17% del total de individuos) y prácticamente desaparecieron en las siguientes categorías sucesionales. Posiblemente estas especies características hábitats abiertos y/o perturbados (Lee 1996, Cedeño-Vázquez et al. 2006), disminuyan sus abundancias al modificarse la estructura vegetal cerrándose el dosel, impidiendo la entrada de luz a sotobosque y modificando factores como temperatura y humedad.

A partir de la categoría sucesional de 4-7 años, la abundancia de anfibios incrementó con la cantidad y diversidad de especies de anfibios con la edad de abandono (Figuras 3c, 4c, 5b). El aumento de la diversidad de especies de anfibios con la edad sucesional de la vegetación también se registró en bosques tropicales húmedos de India (Pawar et al. 2004). Así, los resultados obtenidos son congruentes con la expectativa de que la diversidad de especies de las comunidades bióticas sucesionales aumenta con el avance del tiempo sucesional (Tews et al. 2004). En general, se sabe que la diversidad de especies vegetales, la heterogeneidad de tallas de los árboles, la diversidad de microambientes y la productividad primaria de los bosques secundarios aumenta con la edad sucesional (Chazdon et al. 2007). En los mismos sitios del presente estudio, se ha documentado que los bosques secundarios aumentan en complejidad estructural a medida que avanza su edad sucesional (van Breugel 2006, 2007). Este aumento en la heterogeneidad del bosque genera un mayor número de microhábitats que presumiblemente son diferencialmente explotados por especies con requerimientos ecofisiológicos distintos. Por ejemplo, las especies de las familias Hylidae y Bufonidae toleran situaciones abiertas y se encontraron principalmente en los campos de 1-2 años de abandono, mientras que la especie *Hyalinobatrachium fleischmanni* y algunas especies de salamandras de la familia Pletodontidae pueden ser intolerantes a las zonas abiertas y dependen de condiciones de alta humedad para sobrevivir. Así, estas especies aumentaron en número en los campos con más de 4 años de abandono. Como resultado de estos arreglos de especies, se encontró una clara diferenciación en la composición de especies (considerando datos de presencia/ausencia) entre las categorías sucesionales de 1 a 23 años (Figura 5, Cuadro 3).

La forma geométrica (exponencial) de las curvas de rango-abundancia para los ensambles de anfibios encontrados en todas las categorías sucesionales puede ser explicada por dos hipótesis. La primera se relaciona con los mecanismos determinísticos de estructuración de las comunidades bióticas propuesta por Motomura

(1932, en Magurran 2002) que propone que un hábitat es ocupado secuencialmente en el tiempo por especies que al arribar acaparan una proporción  $k$  de los recursos disponibles, de modo que la primera especie deja  $1-k$  recursos, la segunda  $1-k^2$ , la tercera  $1-k^3$ , y la  $n$ -ésima  $1-k^n$ , lo cual genera una curva de rango-abundancia que muestra un decaimiento exponencial de la especie más abundante a la más rara. Esta teoría sugiere que existe una fuerte jerarquización en la capacidad de las especies para acaparar los recursos ya que las especies dominantes fueron diferentes en las distintas categorías sucesionales puede pensarse que tal capacidad depende del ambiente que opera en cada hábitat. Puesto que la curva geométrica se presentó tanto en bosques secundarios como en el bosque viejo, puede proponerse que este mecanismo de estructuración por jerarquías de acaparamiento de recursos es una propiedad intrínseca de los ensambles de anfibios.

La segunda explicación se relaciona con la llamada teoría neutral de la biodiversidad y biogeografía propuesta por Hubbell (2001). Esta teoría propone que la forma de las curvas de rango-abundancia están determinadas por las tasas de mortalidad, reclutamiento y de inmigración de las especies. La teoría es neutral en el sentido de que estas tasas dependen únicamente de las abundancias relativas de las especies y no de propiedades biológicas/ecológicas intrínsecas a cada especie. Bajo este escenario, se espera que la abundancia de las especies deriven al azar y, en ausencia de inmigración, con el tiempo quede una especie en la comunidad. Cuando la inmigración es elevada, la curva de rango-abundancia tiende a ser log-normal con una equitatividad alta entre las abundancias relativas de las especies. La forma de la curva tiende a una de tipo geométrica a medida que la tasa de inmigración se reduce. De acuerdo con esta teoría, la curva de tipo geométrica encontrada en todas categorías sucesionales sugiere que las especies tienen una baja tasa de inmigración, es decir, una pobre capacidad de movimiento entre sitios. En general, se sabe que los anfibios tienen una baja capacidad de recolonización de sitios modificados ya que su capacidad de desplazamiento es baja

y en muchas especies, la abundancia depende de la distancia a que se encuentren los cuerpos de agua (Blaustein et al. 1994, Zug, 2001). El hecho de que el análisis de Mantel indicó que la distancia entre los sitios de estudio es importante en la similitud de la estructura y composición de los ensambles de anfibios, apoya la idea de la baja vagilidad de estos animales.

Para comprender lo anterior, sería importante entender los atributos funcionales, conductuales y demográficos de las especies que pueden explicar las diferencias en las jerarquías de abundancia y la baja movilidad sugerida para los ensambles de anfibios encontrados en los sitios sucesionales estudiados.

### **7.2.2. Reptiles**

La abundancia del ensamble de reptiles varió independientemente de la edad sucesional, siendo aproximadamente igual en todos los campos abandonados (Figuras 8). En contraste, la el número y diversidad (Shannon) de especies aumentó con la edad sucesional (Figuras 3 y 6), además de que la composición de especies varió entre las categorías sucesionales (Figura 5b). En gran medida, tres especies del género *Anolis* determinaron el patrón de abundancia en la cronosecuencia, ya que en conjunto, representaron entre el 61% y 75% del total de reptiles en las diferentes categorías sucesionales. Por lo tanto, la constancia en la abundancia entre los sitios pudo deberse en gran medida a mecanismos de regulación o control poblacional que operaron sobre estas especies. Por ejemplo, el hecho de que *A. sericeus* fuese muy abundante en los campos con 1-2 años de abandono, *A. lemurinus* en los bosques secundarios de 4-14 años y *A. uniformis* en los bosques secundarios de 17-23 años (Figura 8), sugiere algún mecanismo de interacción entre estas especies, o bien diferencias en la tolerancia fisiológica entre las mismas, que balancearon la abundancia de estas especies en los diferentes categorías sucesionales.

Se sabe que *Anolis sericeus* habita cultivos, pastizales, bosque secundarios jóvenes y zonas abiertas en general (Heras y Villareal 2000). Presenta temperaturas corporales de entre 32°C y 33°C (temperaturas muy altas para las especies de este género, Fitch 1973) y es muy sensible a los cambios de ambientales ya que cuando el dosel vegetal es cerrado desaparece (Lee 1996, Heras y Villareal 2000). *Anolis lemurinus* es una especie que tiene preferencia por sitios semiabiertos (Lee, 1996 ; Heras y Villareal, 2000) con incidencia mediana de luz donde abundan arbustos y hojarasca (Lee 1996 ; Heras y Villareal, 2000; Urbina, et al. 2006). Se ha reportado que posee hábito arborícola, es probable que en una vegetación con mayor altura incremente su actividad en el dosel más disminuyendo su abundancia en el sotobosque. *Anolis uniformis* es una especie característica de sotobosque (hojarasca, contrafuerte de árboles y arbustos; Heras y Villareal, 2000; Vogt, 1997) prefiere hábitats forestales sombríos, alejados de los borde de bosque (Urbina, 2006; Heras y Villareal, 2000; Lee, 1996).

Los cambios observados en la abundancia de los *Anolis* estuvieron acompañados por un aumento en la cantidad y diversidad de especies de reptiles en general. El aumento de la diversidad de reptiles entre bosques secundarios de edad sucesional creciente ha sido registrado también en otros estudios (Pawar et al. 2004). Para el caso del presente estudio, esta tendencia sugiere que los recursos no utilizados por las poblaciones de *Anolis* son acaparados por un número creciente de especies de reptiles, a medida que la sucesión vegetal avanza. Asociada a este aumento de especies, se encontró un importante recambio de especies de reptiles entre las categorías sucesionales jóvenes (< 3 años) e intermedias (4-23 años). El aumento y recambio de especies puede relacionarse con el hecho de que los bosques secundarios de 4 o más años de edad aumentan notablemente en el tamaño y la diversidad de especies de los árboles (van Breugel et al. 2006, 2007), lo cuál aumenta la productividad del bosque, la heterogeneidad del sotobosque y la estratificación dosel. Estos cambios generan micro-hábitats que son explotados por más especies especialistas (Heinen 1992, Urbina-

Cardona et al. 2006). Por ejemplo, se sabe que *Lepidophyma flavimaculatum* es una especie que habita en los contrafuertes de los árboles del dosel o debajo de ramas o troncos grandes caídos, los cuales se presentan en bosques bien desarrollados. Esta especie se encontró en los bosques secundarios con 23 años de edad, donde los árboles del dosel han alcanzado más de 20 metros de altura.

Los ensambles de reptiles mostraron en todas las categorías sucesionales curvas de rango-abundancia de tipo log-log (Zift). Este modelo implica un mayor nivel de repartición de recursos entre las especies que el modelo geométrico, ya que para que disminuya en un orden de magnitud, la abundancia relativa entre especies tiene que disminuir también en un orden de magnitud el rango de las mismas; es decir, una reducción de un orden de magnitud en la abundancia implica la reducción de muchas especies. En contraste, en el modelo geométrico una disminución de un orden de magnitud en la abundancia puede darse de una especie a la siguiente en jerarquía. La pendiente de las curvas Zift fue elevada en la categoría sucesional más joven y disminuyó en las siguientes categorías, lo cuál apoya también que existió una mayor repartición de recursos y/o micro-hábitats en los bosques secundarios de mayor edad.

Según el modelo neutral de Hubbell (2001), este tipo de curva de rango-abundancia sugiere una tasa de migración mayor que para el caso de la curva presentada por anfibios. Los resultados de la prueba de Mantel apoyan esta idea ya que indicó que la distancia física entre los sitios no fue determinante en la similitud estructural y de composición de los ensambles de reptiles. Esto sugiere que las especies de reptiles pueden desplazarse en el paisaje de modo que las características ambientales de los sitios son los que determinan la estructura y composición de de estos animales (Duellman 1989).

### **7.3. Importancia de los bosques secundarios para la conservación de herpetofauna**

Tanto en abundancia como en diversidad de especies, los ensamblajes de anfibios y reptiles encontrados en los bosques secundarios fueron significativamente menores que aquellos registrados en el bosque viejo, lo cual concuerda con lo encontrado en otros estudios (Pawar et al. 2004, Gardener et al. 2006, Luján et al. 2008, Calderón-Mandujano 2008). Además, los bosques secundarios de mayor edad (17-23 años) cubrieron menos de dos tercios del total de especies de anfibios, y solo la mitad del número de especies de lagartijas encontrados en el bosque viejo. Estos porcentajes son comparables a los encontrados en bosques secundarios de la Amazonia brasileña (62%, Tocher et al. 1997) de Madagascar (52%, Vallan 2002) y de Costa Rica (62%, Heinen 1992). El porcentaje de especies en los campos recién abandonados (1-2 años) es un cuarto o menos del total de las especies de bosque viejo. Todos estos resultados indican que los bosques secundarios de 23 o menos años de edad no tienen el potencial de conservar a todo el ensamblaje herpetofaunístico de un bosque viejo conservado. Sin embargo, el hecho de que las comunidades de anfibios y reptiles de los bosques secundarios de 17-23 años fuesen más semejantes a aquellas presentes en el bosque viejo, sugiere que con el avance de la sucesión, en bosques secundarios más viejos y complejos, podría llegarse a tal potencial. Sin embargo, dependería de manera de la conectividad entre los bosques secundarios con la matriz de bosques viejos remanentes, así como del grado de fragmentación de estos últimos (Heinen 1993, Kanowski et al. 2006).

En el caso de los anfibios, las ranas de sotobosque de la familia Craugastoridae (*Craugastor linneatus*, *C. alfredi* y *C. palenque*) se registraron sólo en el bosque viejo donde fueron las especies más abundantes. Otras especies del mismo género son dominantes en bosques viejos conservados encontrados en otras regiones húmedas neotropicales (Heinen 1992, Hernández-Ordóñez 2005, Urbina-Cardona et al. 2006). Al parecer, los bosques secundarios no ofrecen los requerimientos ambientales, reproductivos y tróficos requeridos por estas especies que son sensibles a la modificación antrópica de su hábitat (Perman 1997 y Urbina-Cardona et al. 2006).

Además, las salamandras *Nanotriton rufecens* y *Bolitoglossa mulleri* que aumentaron en abundancia notablemente en el bosque viejos, son también sensibles a los cambios drásticos de su hábitat (Urbina-Cardona et al, 2006). Las ranas de la familia Microhylidae, que se encontraron sólo en el bosque viejo con abundancias medianas, parecen también ser sensibles a la perturbación humana, aunque existen reportes que indican que pueden habitar en ambientes alterados (Lee 1996, Calderón-Mandujano 2006). En el caso de los reptiles con abundancias importantes, sólo *Anolis capito* se restringió al bosque viejo, donde encuentra su hábitat común (Lee 1996).

Muchas de las especies de anfibios (33% del total) y reptiles (45%) del bosque viejo tuvieron registros de 1 o 2 individuos, es decir, fueron especies raras. Un alto porcentaje de estas especies (anfibios 50% y reptiles 72%) no se registraron en los bosques secundarios. Esto muestra que los bosques secundarios menores de 24 años de edad no tienen las propiedades ambientales (condiciones, recursos) y ecológicas (por ejemplo, conectividad) para mantener a tales especies raras. Las especies exclusivas de anfibios (*Oedipina elongata*, *Craugastor alfredi* y *Incilius macrocristata*) y reptiles (principalmente serpientes como *Leptoderia septentrionalis*, *Pliocercus elapioides*, *Oxyrropus petola*, *Porthridium nasutum* y *Sibon dimidiata*) del bosque viejo dependen de la complejidad estructural del bosque (Lee 1996, Pérez-Higareda et al. 2007) que genera microhábitats y recursos potencialmente para diferentes especies, tales como los troncos caídos, contrafuertes de los árboles, disponibilidad de alimento (Heinen 1992, Twes et al. 2004).

La dinámica actual del cambio de uso del suelo en Marqués de Comillas y en muchas otras regiones tropicales húmedas tiene dos características negativas para la conservación de la fauna. Primero, se sigue deforestando y fragmentado al bosque viejo. Se estima que si continúan las tasas actuales de deforestación, se estima que a nivel mundial, para el año 2050 quedaría entre el 5 y el 45% de bosques viejos (Dirzo y Raven 2005, Brook et al. 2006, Wright y Malluer-Landau 2006). Este proceso de

pérdida de hábitat llevaría a la desaparición de muchas especies, principalmente de aquellas con poblaciones de baja densidad.

Segundo, la dinámica de uso agropecuario del suelo en muchas regiones tropicales determina que la probabilidad de que un bosque alcance más de 30 años, es muy baja. El tiempo promedio de descanso (regeneración del bosque) entre cultivos es frecuentemente menor a 10 años, como ocurre en Márques de Comillas (I. Zermeño, com pers). 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 y limita, por lo tanto, la 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 para la crianza de ganado por periodos largos (> 20 años). Es esperable que las praderas ganaderas solo persistan especies de anfibios y reptiles de hábitats abiertos.

En los paisajes tropicales actuales, las praderas ganaderas inducidas es el componente dominante, cubriendo más del 50% del área del paisaje (Zermeño 2008). La complejidad de los bosques secundarios desarrollados bajo estas condiciones es menor que aquella de bosques secundarios desarrollados en campos agrícolas abandonados (Méndez-Bahena 1999). 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.

En síntesis, 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 y 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.

## 8. CONCLUSIONES

- En los ensambles de anfibios y reptiles, la abundancia es independiente de la edad de abandono. En ambos ensambles, la riqueza y diversidad de especies aumentó con la edad de los bosques secundarios. Los campos recién abandonados son diferentes en la composición de anfibios y reptiles que los bosques secundarios de más de 4 años.
- Se encontró un recambio de especies importante en los dos ensambles a lo largo de la cronosecuencia. Sin embargo, el ensamble de reptiles mostró un menor recambio de especies entre las categorías sucesionales que el ensamble de anfibios.
- En los anfibios, las especies de la familia Hylidae y Bufonidae dominantes en los campos recién abandonados son substituidas por especies de la familia Ranidae en los bosques de 4 a 14 años y por especies de Craugatoridae en el bosque viejo. Conspicualmente, en los reptiles especies de género *Anolis* se reemplazo en dominancia a través de la cronosecuencia.
- Los ensambles de anfibios y reptiles encontrados en los bosques secundarios estudiados son menores en abundancia, riqueza y diversidad de especies y difieren en composición que aquellos encontrados en el bosque viejo.
- Los bosques secundarios menores de 24 años de edad sucesional, no albergan a todas la especies de anfibios y reptiles del bosque viejo, llegando a cubrir solo el 63% de las especies de anfibios y el 55% de reptiles encontrados en el bosque viejo.

## 9. APÉNICES

**APÉNDICE 1.** Número de individuos registrados por especies en las categorías sucesionales y su código asignado para cada una de las especies en los análisis de ordenación y las curvas de rango abundancia.

	1-2 años	4-7años	9-14años	17-23años	B.V.	código
<b>ANFIBIOS</b>						
<b>PLETHODONTIDAE</b>						
<i>Bolitoglossa mulleri</i>	0	2	1	1	4	1
<i>Nanotriton rufecens</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		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 staurferi</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 baudini</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>Rinella marina</i>	8	2	0	1	0	19
<i>Incilius valliceps</i>	0	0	6	7	14	20
<i>Incillus macrocristatus</i>	0	0	0	0	1	21
<b>MICROHYLIDAE</b>						
<i>Gastrophyne usta</i>	0	0	0	0	5	22
<b>RANIDAE</b>						
<i>Lithobates vallanti</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	

	1-2 años	4-7años	9-14años	17-23años	B.V.	código
<b>REPTILES</b>						
<b>TEIDAE</b>						
<i>Ameiva undulata</i>	2	0	1	3	0	A
<i>Ameiva festiva</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 rodriguezii</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>Sincella 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>COLUBRIDAE</b>						
<i>Ninia sebae</i>	1	2	0	1	1	Ñ
<i>Amastridium saperi</i>	0	0	0	0	2	O
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	2	3	2	3	P
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1	3	2	3	9	Q
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	4	3	2	1	R
<i>Leptophis mexicanus</i>	3	1	1	0	0	S
<i>Sibon dimidiata</i>	0	0	0	0	2	T
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	0	0	0	1	0	U
<i>Pliocercus elapoides</i>	0	0	0	0	1	V
<i>Scaphidontophis annulatus</i>	0	0	0	0	1	W
<i>Mastigodryas melanonomus</i>	0	1	0	0	0	X
<i>Adelphicus visoninum</i>	0	0	0	0	1	Y
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0	0	0	0	3	Z
<i>Oxyropus petola</i>	0	0	0	0	1	AA
<i>Clelya scyotalina</i>	0	1	1	0	0	AB
<i>Drymobius margaritiferus</i>	1	0	0	0	0	AC
<i>Tetranorhinus nigroletus</i>	0	0	0	1	0	AD
<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 distema</i>	0	2	1	1	3	AG
<b>KINOSTERNIDAE</b>						
<i>Kinosternon acutum</i>	0	0	0	3	3	AH
<i>Kinosternon leucostomun</i>	0	4	1	3	0	AI
<b>TOTAL</b>	245	224	234	230	400	

**APÉNDICE 2.** Cuadro comparativo de algunos atributos de las familias de anfibios y reptiles posiblemente presentes en la zona de estudio (Henderson y Hovers 1977, Duellman 1989; Lazcano et al. 1992; Vogt et al. 1999; Ramírez-Bautista y Montes de Oca-Nieto 1997; Urbina, et al. 2006).

	TALLA	HÁBITO	ESTRATO	HABITAT	ALIMENTACIÓN	DEPENDENCIA	MOD. REP	MAYOR ACTIVIDAD
Anfibios								
PLETHODONTINAE								
	M	N	A;Ab;Bro;He	SAPTb y SAPBm	IG	P;H;Ho;CA	3	LI
<i>Bolitoglossa mulleri</i>								
	M	?	F;Bt;Ho	SAPTb y SAPBm	IE		3	
<i>Oedipina elongata</i>								
	P	N	A;Ab;He	SAPTb;SAPBm;VS	IG	P;H;Ho;T	3	
<i>Nanotriton rufescens</i>								
HYLIDAE								
	P	N	A;Ab;T;Bro	Catle, Sa, Pa, SAPTb, VS	IG	CA;H;D	1	LI
<i>Scinax staufferi</i>								
	P	N	A;AB	Catle, Sa, Pa, SAPTb, VS	IG	CA;H;D	1	LI
<i>Tlalocohyla picta</i>								
	M	N	A;AB	Catle, Sa, Pa, SAPTb, VS	IG	CA;H	1	LI-TA
<i>Tlalocohyla loquax</i>								
	P	N	A;AB	Catle, Sa, Pa, SAPTb, VS	IG	CA;H;D	1	LI-TA
<i>Dendropsophus microcephalus</i>								
	G	N	A;Ab;Bro	Catle, Sa, Pa, SAPTb, VS	IG;PV( <i>Hypocachus</i> )	CA;D	1	LI
<i>Trachycephalus venulosus</i>								
	G	N	A;Ab	SAPTb y SAPBm	IG	CA;D	1	
<i>Smilisca cyanosticta</i>								
	G	N	A;Ab	Catle, Sa, Pa, SAPTb, VS	IG, PV	CA;D	1	LI-TA
<i>Smilisca baudini</i>								
	G	N	A;Ab	SAPTb;SAPBm;VS	IG	CA;D	2	LI
<i>Agalychnis callidryas</i>								
MICROHYLIDAE								
	P	N	F;T		IE	H; SB;Ho;D	1	
<i>Gastrophryne usta</i>								
RHINOPHRYNIDAE								
	G	N	F;T	Sa, Catle, Pa	IE(termitas o hormigas)	CA	1	LI
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>								
LEPTODACTYLIDAE								
	M	N	T	Catle, Sa, Pa	IG	CA	1	LI
<i>Leptodactylus fragilis</i>								
	M	N	T		IG	CA	1	
<i>Leptodactylus melanonotus</i>								
BRACHYCEPHALIDAE								
	G	N	T;ho	SAPTb;SAPBm;Calo	I?	CA;H;Ho;D	3	LI-TA
<i>Craugastor palenque</i>								
	P	DS;N	T;ho	SAPTb;SAPBm;Calo	I?	H;Ho;D	3	
<i>Craugastor laticeps</i>								
	M	N	Ar, Ho;Br	SAPTb;SAPBm;VS	I?	H;D	2	
<i>Craugastor alfredi</i>								
ELEUTHERODACTYLIDAE								
	P	N	A;Ab;T	SAPTb;SAPBm;Calo	IG	H;Ho;D	3	
<i>Eleutherodactylus leprus</i>								
RANIDAE								
	G	DN	R;T		IG	CA	1	
<i>Lithobates vallanti</i>								
	G	DN	R;T		IG	CA	2	
<i>Lithobates brownorum</i>								
BUFONIDAE								
	G	N	T		IG	Ho;H	1	
<i>Rinella marina</i>								
	G	DS;N	T		IG	Ho;H	1	
<i>Incilius macrocristatus</i>								
	G	DS	R,T		IG	Ho;H;D	1	
<i>Incilius valliceps</i>								
CENTROLENIDAE								
	P	N	A;Ar	Calo	IE	CA; D;H	2	LI
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>								

Talla	G (grande) M (mediano) P (pequeño)
Estrato	A(arboricola), Ab(arbustivo) T(terrestre), F(fosorial), R(ripario), Bro (bromelias), R(ripario);He (herbáceo), SA (Semi-acuático)
Hábito	D (Diurno), DH (diurno heliofilico); DS(diurno de sombra); N(nocturno); DN(diurno/nocturno); C(crepuscular)
Alimentación	Insectos Especialista(IE);Insectos generalista (IG); M (mamíferos);L(lagartijas); S(serpientes);L(Lagartijas);A(anfibios);P(peces); C(crustáceos); Mo(Moluscos); Fu(fungívoro);An(anélido)
Dependencia	CA(cuerpos de agua) D(dosel) T(temperatura), P(precipitación), H(Húmedad), Ho (hojarasca), He(herbácea), Mo (materia orgánica).
Modo reproductivo	1(huevos y crías depositados en el agua), 2 (huevos depositados fuera del agua y crías acuáticas), 3 (desarrollo directo), O (ovíparo) y V (vivíparo)
Habitat	LA(Lugares abiertos); CA(cercanos a arroyos);

	TALLA	HÁBITO	ESTRATO	HABITAT	ALIMENTACIÓN	DEPENDENCIA	MOD. REP	MAYOR ACTIVIDAD
Reptiles								
CORYTOPHNIIDAE								
<i>Corytophanes cristatus</i>	M-G	DS	A;Ab;T		IG	D;Ho;He	0	
<i>Basiliscus vittatus</i>	G	DH	Ab;T		IG	CA;T	0	
POLYCRHOTIDAE								
<i>Anolis lemurinus</i>	M	DH	A;AB		IG	?	0	
<i>Anolis uniformis</i>	P	DS	Ab;T		IG	D	0	
<i>Anolis capito</i>	G	DS?	A		IG	?	0	
<i>Anolis rodriguezi</i>	P	DH?	A;AB		IG	?	0	
<i>Anolis sericeus</i>	P	DH	AB		IG	?	0	
TEIDAE								
<i>Ameiva undulata</i>	G	DH	T		IG	H; SB;Ho;D		
<i>Ameiva festiva</i>	G	DH	T		IG	H; SB;Ho;D	0	
SINCIDAE								
<i>Sincella cherriei</i>	P	DS	T;F		IG	D;Ho;He	0	
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	P	DH	T;A		IG	D;Ho;He	0	
PRHYNOSOMATIDAE								
<i>Sceloporus teapensis</i>	M	DH	T		IG	H; SB;Ho;D	V	
XANTUSIDAE								
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	M	N	T;A		IG	He;D	V	
BOIDAE								
<i>Boa constrictor</i>								
COLUBRIDAE								
<i>Ninia sebae</i>	P	N	T;F		Mo;An	H; Mo	0	
<i>Anastridium saperi</i>	M	DS	T;F		A;L ( <i>Lepidophyma</i> )	SB;Ho;D	0	
<i>Imantodes cenchoa</i>	M	N	A;AB		L ( <i>Anolis</i> )	D;SB	0	
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	M	DS;N	T;F;SA		A	SB;Ho;D	0	
<i>Coniophanes imperialis</i>	M	DS;N	T;F		A;L;IG	Ho	0	
<i>Mastigodryas melanonomus</i>	M	DH	T;F		????	?????	0	
<i>Tetranorhinus nigroletus</i>	M	N	R		?????	?????	0	
<i>Leptophis mexicanus</i>	M	DH	A;AB;T		A; L		0	
<i>Sibon dimidiata</i>	M	N	A;Bro		Mo	D;SB	0	
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	G	DS;N	T		A	Ho;H;D	?	
<i>Pliocercus elapoides</i>	M	DS;N;C	T;F		A		0	
<i>Mastigodryas melanonomus</i>	M-G	DH	T		<i>Sceloporus; Ameiva</i>	?????	0	
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	M	N	A;AB		A ( <i>Gastrophryne</i> )	SB?	0	
<i>Oxyropus petola</i>	G	N	T		L;S	H;D	0	
<i>Adelphicus visoninum</i>	P (300mm)	????	Ho, paztizales		Termitas	???		
<i>Clelya scyotalina</i>	G	N	T		S;L;A	CA?		
<i>Drymobius margaritiferus</i>	M	DH	T		A;L	CA	0	
ELAPIDAE								
<i>Micrurus distema</i>	M	D;DS;DH	T		S+; L		0	
VIPERIDAE								
<i>Bothrops asper</i>	G	N;C	AB;T		L;M;A	Ho;D	V	
<i>Porthidium nasutum</i>	M	N	T		L;M	He;D??	V	
KINOSTERNIDAE								
<i>Kinosternon leucostomum</i>	M	N	R		IG			
<i>Kinosternon acutum</i>	M	N						
Talla	G (grande) M (mediano) P (pequeño)							
Estrato	A (arborícola), Ab (arbustivo) T (terrestre), F (fosorial), R (ripario), Bro (bromelias), R (ripario); He (herbáceo), SA (Semi-acuático)							
Hábito	D (Diurno); DH (diurno heliofílico); DS (diurno de sombra); N (nocturno); DN (diurno/nocturno); C (crepuscular)							
Alimentación	Insectos Especialista (IE); Insectos generalista (IG); M (mamíferos); L (lagartijas); S (serpientes); L (Lagartijas); A (anfíbios); P (peces); C (crustáceos); Mo (Moluscos); Fu (fungívoro); An (anélidos)							
Dependencia	CA (cuerpos de agua) D (dosis) T (temperatura), P (precipitación), H (Humedad), Ho (hojarasca), He (herbácea), Mo (materia orgánica).							
Modo reproductivo	1 (huevos y crías depositados en el agua), 2 (huevos depositados fuera del agua y crías acuáticas), 3 (desarrollo directo), O (ovíparo) y V (vivíparo)							
Habitat	LA (Lugares abiertos); CA (cercanos a arroyos);							

## 9. LITERATURA CITADA

- Barlow J., A. Mestre, T. Gardner, y C. Peres. 2007. The value of primary and plantation forest for Amazonian birds. *Biological Conservation*. 136: 212-231. (a)
- Barlow J., T. Gardner, V. Ferreira, y C. Peres. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247: 91–97. (b)
- Bazzaz F. 1996. Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press. Cambridge. 320 pp.
- Benítez-Malvido, J., E. Tapia, I. Suazo, E. Villaseñor, y J. Alvarado. 2003. Germination and seed damage in tropical dry forest plants ingested by iguanas. *Journal of Herpetology* 37(2): 301-308.
- Blaustein A., D. Wake y Wayne P. S. 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*. 6(1): 60-71.
- Bowman D., J. Woinarsky, D. Sands, A. Wells, y V. McShane. 1990. Slash-and burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *Journal of Biogeography* 17: 227-239.
- Borges S. 2007. Birds assemblages in secondary forest developing after slash-and-burn agriculture in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 23: 469-477.
- Burton T. y G. Likens. 1975. Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Copeia*. 1975: 541-546.
- Brown S. y E. Lugo. 1990. Tropical Secondary Forest. *Journal of tropical Ecology*. 6: 1-32.

- Cabrera-Gumán E. 2005. Estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM.
- Calderón-Mandujano R, Galindo-Leal C. y Cedeño-Vázquez R. 2008. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoologica Mexicana*. 24(1). 95-114.
- Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López, y A. Ramírez- Bautista. 1991. Como hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuadernos del Instituto de Biología. 10 UNAM. México.
- Castro-Luna A., V. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*. 10: 2119-229.
- Castro-Luna. A. 2007. Cambios en los ensambles de murciélagos en un paisaje modificado por actividades humanas en el trópico húmedo de México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología A.C.
- Cedeño-Vázquez, R. Calderón-Mandujano y C. Pozo. 2006. Anfibios de la región de Calakmul Campeche, México. CONABIO/ECOSUR/CONAMP/PNUD-GEF/SHM A.C. México.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Agrupación Sierra Madre, S. C. México.
- Chazdon R., S. G. Letcher, M van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, y B. Finegan. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 362: 273-289.

- CONABIO, 2000. Provincias herpetofaunísticas (MAPA).  
<http://conabioweb.conabio.gob.mx/metacarto/imagen.pl?img=125>

- Colwell, R. y J. Coddington 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B.* 345:101-118.

- Craig G., y M. Donnelly. 1990. Length-Mass Relationships among an assemblage of tropical snakes in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology.* 6:1: 65-76.

- Crump M., y Scott, N. Y. 1994. Visual encounter survey. En Heyer, W., M. A. Donnelley, R. A. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. C. Foster eds. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians.* Smithsonian Institution. E. U.

- Corlet R. 1994. What is Secondary Forest? *Journal of Tropical Ecology* 10(3):445-447.

- Corlet R.T. 1995. Tropical Secondary Forest. *Progress in Physical Geography.* 19(2): 159-172

- Daily G. 2001. Ecological forecasts. *Nature.* 411: 245.

- De Jong B., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y A. Cairos. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *American Biology.* 29(8): 504-511.

- Dirzo R., y M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 4-90.

- Dirzo, R. 2001. Forest ecosystems functioning, threats and value: Mexico as case study. Págs 47-64. En Hollowell, V.C., A.S. Mcpherson y D. Gunter eds. *Managing human dominated ecosystems.* Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol. 84. Missouri Garden Press. E.U.

- Doan T. 2003. Which Methods Are Most Effective for Surveying Raub Forest Herpetofauna? *Journal of Herpetology*. 37(1): 71-81.
- Donnelly M. y M. Crump. 1998. Potential effects of climate change on two neotropical Amphibian assemblages. *Climatic Change*. 39:541-561.
- Duellman W. 1989. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforest. En: Harmelin, M.L. y Bourliere eds. *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer Verlag.
- Duellman W. 1999. Global Distribution of Amphibians: Patterns, Conservation, and Future Challenges. En: Duellman, W. E. ed. *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*. The Johns University Press.
- Dunn R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*. 18(2): 302-309.
- Estrada A., R. Coates-Estrada, D.A. Anzures, y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 14: 577-593.
- Frost T. Grant, N Fainovich, R. Bain, A. Haas, Célio F. B. Haddad, R. O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. Donnellan, J. Raxworthy, A. Campbell, B. Blotto, P. Moler, R. Drewes, R. Nussbaum, J. Lynch, D. Green, y W. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin American Museum of Natural History*. 297: 21-371
- Ferreira-García M. y L. Canseco-Márquez. 2005. Estudio de la Herpetofauna del Monumento Natural Yaxchilán, Chiapas, México. *Sociedad Herpetológica Mexicana. Publicación especial*. 3: 293-307
- Finegan B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and evolution*. 11(6): 119-124.

- Ganzhorn J. U. y J. Schmig. 1998. Different population dynamics of *Microcebus murinus* in primary and secondary deciduous dry forest of Madagascar. *International Journal of Primatology*. 19(5): 785-796.
- Gardener A., A. Riberiro-Junior, J. Barlow, T. Ávila-Pires Sauer, M. Hoogmoed, y A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forest for a neotropical Herpetofauna. *Biological Conservation*. 38: 166-179.
- Gibbons J, V. Burke, J. Lovich, R. Semlitsch, T. Tuberville, J. Bodie, J. Greene, P. Niewiarowski, H. Whiteman, D. Scott, J. Pechmann, C. Harrison, S. Bennett, J. Krenz, M. Mills, A. Buhlmann, J. Lee, R. Seigel, A. Tucker, T. Mills, T. Lamb, M. Dorcas, D. Congdon, M. Smith, D. Nelson, M. Dietsch, H. Hanlin, J. Ott, y D. Karapatakis. 1997. Perception of species abundance, distribution, and diversity: lessons from four decades of sampling on a government managed reserve. *Environmental Management* 21: 259-268.
- Gibbons J. D. Scott, T. Ryan, K. Buhlmann, T. Tuberville, B. Metts, J. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy, y C. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Déjà vu amphibians. *Bioscience*. 50: 653-666.
- Glor R., A. Flecker, M. Bernard, y A. Power. 2001. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 10(5): 711-723.
- Gotelli J. N., y G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- Gotelli N. y Ellison A. 2004. *A primer of Ecological statistics*. Sinauer Associates, Inc. E.U.A.

- Gotelli N.J., y G.L. Entsminger. 2004. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.

- Green D., R. Carroll y V. Reynoso. 2001. Patrones de extinción de los anfibios. Pasado y presente. En: Hernández M ed. Enfoque Contemporáneo para el estudio de la biodiversidad. FCE, Instituto de Biología.

- Guariguata R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest and Ecology Management*. 148: 185-206.

- 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(3): 431-439.

- Henderson R. W., y L. G. Hoevers. 1977. The seasonal incidence of snakes at a locality in Northern Belize. *Copeia*. 2: 349-355.

- Heras-Lara L y J. Villareal-Benítez .2000. La historia natural de un ensamblaje de *Anolis* en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.

Ibarra-Manríquez G., y M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology*. 161:91–112.

- Hernández-Ordóñez O. 2005. Comparación de las comunidades de anfibios y reptiles entre zonas altas y bajas dentro de la reserva en la Estación de Biología, UNAM, los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.

- INE. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología, México. Primera Edición.

- Jones K. 1986. Amphibians and reptiles. En (Boit R. J., y H. R. Steward eds.) Inventory, monitoring of wildlife habitat, Burland Manage, Denver.

- Johnson E. y K. Miyanishi. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11(5), 419-431.

- Kanowski J., T. Reis, P. Catteral, y D. Piper. 2006. Factor affecting the use of reforested sites by reptiles in cleared rain forest landscape in tropical and subtropical Australia. *Restoration Ecology* 14(1): 67-76.

- Kjos A., y J. Litivaitis. 2001. Community structure of snakes in a human-dominated landscape. *Biological Conservation* 98: 285-292. "

- Laurance W. y R. Bierregard. 1999. A crisis in the making. En (Laurance WF y RO Bierregaard Jr eds.) *Tropical forest remnants: xi-xv*. Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

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

- Lazcano-Barrero M., E. Gongora-Arones y R. Vogt. 1992. Anfibios y reptiles en la selva Lacandona. En: Vásquez- Sánchez, M. A. y M. A. Ramos eds. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Pub. Esp. *Ecósfera*. 1: 145-171.

- Lee J. 1996. *The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula*. Comstock. E.U.A.

- Luja H., S. Herrando Pérez, D. González- Solís, y L. Luiselli. 2008. Secondary Rain Forest are not Havens for Reptile in Tropical México. *Biotropica*. 40(6): 747-757.

- Lindenmayer D. y J.Franklin. 2002. Conserving forest biodiversity: A comprehensive multiscaled approach. Island Press, Washington, DC.
- Magurran E. 2004. Measuring biological diversity. Black well Publishing Company. E.U.
- Martínez-Ramos M., y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. Bol.Soc.Bot.Méx. 80. Suplemento: 69-84
- Medellín R. y M. Equihua. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. Journal of Applied Ecology. 35: 13-23.
- Méndez-Bahena A. 1999. Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas M. Sc. thesis, Departamento de Ecología de los Recursos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Mexico.
- Mendoza E., y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast México): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. Biodiversity and Conservation. 8: 1621-1641.
- Navarrete N., M. Rojas., G. Contreras, y G. Frenández. 2005. Sucesión ecológica. El proceso de restauración natural de las comunidades. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México., México D. F.
- Owen, G. 1989. Patterns of herpetological species richness (relation to temperature, precipitation, and variance in elevation). Journal of Geography. 16: 141-150.
- Parry L., J Barlow, y A. Peres. 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forest in the Brazilian Amazon. Journal of Tropical Ecology. 23: 653-662.

- Pawar S., G. Rawat, y B. Choudhury. 2004. Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *B.M.C. Ecology*. 4: 10.
- Pearman P. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology*. 11: 1211-1225.
- Pérez-Higareda G, Lòpez-Luna M. A., y H. M. Smith. 2007. Serpientes de la Región de los Tuxtlas, Veracruz, México: Guía de identificación Ilustrada. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Pianka, E. 1975. Niche relations of desert lizards. 292-314. En: Cody M. y J. Diamond eds. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press Cambridge, E.U.
- Pineda E., y G. Halffter. 2003. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in México. *Biological Conservation*. 117 :499-508
- Pisani G. R., y J Villa. 1974. Guías de de preservación de anfibios y reptiles. Society for Study of amphibians and reptiles. *Circular Herpetológica*. 2: 1-24.
- Poter W., y D. Gates. 1969. Thermodynamic Equilibria of Animals with Environment. *Ecological Monographs*. 39(3): 227-244.
- Ramírez-Bautista A. y A. Nieto-Montes de Oca. 1997. Ecogeografía de anfibios y reptiles. 523-532. En: González-Soriano E., Dirzo R y R. C. Vogt, eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*, Instituto de Biología, UNAM, México D.F.
- Reynoso Rosales V. H., F. Mendoza-Quijano, C. S. Valdespino-Torres, y X. Sánchez Hernández. 2005. Anfibios y reptiles. En: Bueno, J., F. Alvaréz y S. Santiago eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco*. Instituto de Biología, UNAM. México D.F.

- Reynoso V. H., L. Paredes, y Gonzáles H. S. *en prensa*. Anfibios y Reptiles de Chiapas. En: Biodiversidad de Chiapas. Álvarez F. ed. Instituto de Biología, UNAM
- Rzedowsky J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México.
- Rios-López N., y M. Aide. 2007. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica* 63(1): 35-50.
- Savage J. M. 1987. Systematics and distribution of Mexican and central American reinfrogs of *Eleuthedodactylus gollmeri* group (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana Zool.* 33: 1-57.
- Semlitsch R.D. (ed.). 2003. Amphibian Conservation. Smithsonian Institution, E.U.
- Schlaepfer M. y T. Gavin. 2001. Edge effect on lizard and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15(4): 1079-1090.
- Siegel S. 1988. Estadística no paramétrica. Trillas. México.
- Siebe C., Martínez-Ramos M., Segura-Warnholtz, G., Sánchez-Béltran, S., y Rodríguez-Velázquez, J. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. En: Sigmarangkir, D. ed. Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG). Maluwarman University Press, Indonesia.
- Soberon J., y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Stokstad E. 2008. A second chance for rainforest biodiversity. *Science* 320. 1436-1438.
- Stoner K. 1996. Habitat selection and seasonal patterns of activity and foraging of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology*. 17:1-30.

- Stuart S., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fishman, D. L. and Waller, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Suazo-Ortuño I., Alvarado-Díaz J. y M. Martínez-Ramos. 2007. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofauna assemblages. *Conservation Biology* 22(2): 362-374.
- Tews J., U. Brose, V. Grim, K. Tielborger, M.C. Wichmann, M. Schwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structure. *Journal of Biogeography* 31:79-92.
- Tocher M., C. Gascon, y B. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a central amazonian frog community: a ten-year study. En: Laurance, W. F. y R. O. Bierregaard eds. *Tropical forest remnants*. E.U. University of Chicago Press, E.U. Chicago 616 pp.
- Toriola. 1998. Fruiting of a 19-year old secondary forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*.14: 373–379
- The IUCN survival commission. *Red List of Threatened Species*. 2007. <http://www.iucnredlist.org>.
- Urbina-Cardona, J. N., y M. C. Londoño-Murcia. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Revista Académica Colombiana de Ciencias*. 27(102): 105-113.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez y R. V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pastures-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Tuxtla Biosphere of Veracruz, México. *Biological Conservation* 132: 61-75.

- Urbina-Cardona, J. N., M. C. Londoño-Murcia y D.G García-Ávila. 2008. Dinámica espacio temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgóna, Pacífico Colombiano. *Caldasia*. 30(2):407-421.
- van Breugel M., M. Martínez-Ramos y F.Bongers. 2006. Community dynamics during early sucesión in Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 663-674.
- 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 forest of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 725-742.
- Vázquez-Yañes, A. Orozco, G. Francois, y L. Trejo. 1975. Observations on Seed Dispersal by Bats in a Tropical Humid Region in Veracruz, Mexico. *Biotropica*. 7: 73-76.
- Vitt, J.1994. Desert reptile communities. En: Philip-Brown y J. Wright, eds. *Herpetology of the North American Deserts*, Southwestern Herpetologist Society. Publicación especial. 5.
- Vogt R. C., Villarreal, L. J. y G. Pérez-Higareda. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. En: González-Soriano E., Dirzo R y R. Vogt, eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*, Instituto de Biología, UNAM, México D.F.
- Vogt C. R. 1997. Historia Natural de especies: Las ranas de la Laguna del Zacatal. En: Gonzáles-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México.

- Wilkie D. y J. Finn. 1990. Slash-burn cultivation and mammal abundance in the Ituri Forest, Zaire. *Biotropica*. 22: 90-99.
- Wright S. y H. C. Muller-Landau. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica*. 38(3).287-301.
- Young K., J. Ewel y B. J. Brown. 2004. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Plant Ecology* 71(3): 157-173.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Tercera ed. Prentice Hall. E.U.A.
- Zermeño Hernández I. 2008. Evaluación del disturbio ecológico provocado por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM.
- Zug G., L. Vitt, y J. Cadwell. 2001. *Herpetology: An introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Segunda edición. E.U.A