



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS
RECURSOS NATURALES

“EFECTO DE LA VARIACIÓN EN LOS ATRIBUTOS DEL
HÁBITAT, A NIVEL LOCAL Y DE PAISAJE EN EL ENSAMBLE
DE ANFIBIOS Y REPTILES DE CAMPOS RECÍEN
ABANDONADOS DEL BOSQUE TROPICAL SECO”.

Tesis

Que presenta

Biol. YESENIA FRAGA RAMÍREZ

Como requisito para obtener el título profesional de

MAESTRA EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA
INTEGRATIVA

Directora de la tesis

Dra. Ileri Suazo Ortuño

Morelia, Michoacán, Agosto 2016



*"No es la especie más fuerte la
que sobrevive, ni la más inteligente,
sino la que responde mejor al cambio"*
Charles Darwin

Dedicatoria

A mis padres:

Rafael y Angelina, por todo su amor

A mis hermanos:

*Maricarmen, Valeri, Rafa y Luis, por la complicidad
y el cariño que me han brindado siempre, los amo*

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Rafael Fraga Pedraza y Angelina Ramírez Santillán, les doy gracias porque siempre, sin importar las circunstancias se han esforzado para brindarme lo mejor, especialmente a mi padre que aunque no siempre puede estar conmigo, la distancia nunca ha sido un obstáculo para que me brinde su apoyo y amor incondicional.

A mis hermanos María del Carmen, Valeria, Rafael y José Luis que siempre están alentándome para seguir adelante, gracias por estar a mi lado en cada paso, en cada tropiezo y en cada triunfo, pero sobre todo les doy gracias por llenar mi vida de grandes momentos, ustedes son quienes me motivan a seguir adelante, son las personas más valiosas en mi vida, espero siempre sigamos con esa unión que nos caracteriza.

A mi asesora, la Dra. Ireri Suazo Ortuño por la oportunidad que me dio de trabajar con ella, por todo el apoyo que me brindo en estos dos años, por todos los conocimientos que me ha transmitido, tanto de herpetología como de ecología desde que fue mi profesora en la licenciatura y hasta hoy día, siempre he admirado su entrega y la dedicación a la investigación y ha hacer las cosas de la mejor manera. Le agradezco muchísimo el que mediera la oportunidad de ser parte de este proyecto, fue una experiencia muy grata.

Al Dr. Luis Daniel Avila Cabadilla por la ayuda que me brindo en todo momento, por el apoyo en todos los análisis estadísticos, por la inmensa paciencia que me tuvo siempre para explicarme las veces que fuera necesario los análisis, por el interés que mostro en mi trabajo en todo momento, por todos los comentarios y sugerencias para enriquecer el trabajo, pero sobre todo le agradezco el que me abriera las puertas de su laboratorio y me diera un lugar como uno más de sus tesisas, mil gracias por todo Dr.

Al M.C. Julián Javier Alvarado Díaz por todo el apoyo y contribuciones para la realización de este trabajo, porfe me siento muy afortunada por haber tenido la oportunidad de aprender de usted, uno de los mejores herpetologos que hay.

A la Dra. Mariana Yólotl Álvarez Añorve por la ayuda en la elaboración del artículo, pero sobre todo le agradezco infinitamente por el apoyo con la caracterización de la vegetación en los sitios de estudio, ya que ella y sus estudiantes fueron quienes llevaron a cabo ese arduo trabajo, y sin el cual mi proyecto hubiera estado incompleto.

Al M.C. Juan Manuel Lobato García por el apoyo logístico para la realización de las salidas de campo.

Al Dr. Rafael Hernández Guzmán por la ayuda en la elaboración del mapa del área de estudio. Gracias Rapha.

Al Biol. Oscar Medina Aguilar, quien aparte de ser un gran amigo, dedico mucho de su valioso tiempo a enseñarme a identificar la herpetofauna de la región de estudio. Oscar, admiro tu sencillez y la disponibilidad que tienes siempre para resolver dudas y apoyar a las personas que se acercan a ti.

A quienes me acompañaron a campo: Erandi Pañeda, Abiud Sánchez, Carlos Cruz, Emanuel Rocha, Fernando López, Jonatan Pérez, Jorge Quezada, José Villanueva, a todos ellos doy gracias por la ayuda que me brindaron durante los muestreos de herpetofauna, sin su ayuda mi trabajo no hubiera podido ser. Muchas gracias chicos, fue muy grato trabajar con ustedes.

A los chicos UNAM: Maricela Pineda, Mayra Zamora, Sole Ruiz, Antonio Chávez y Sergio Amador, quienes en todo momento me hicieron sentir como parte de su equipo de trabajo, compartimos no solo el trabajo en campo, sino también, grandes momentos que quedaran para siempre, chicos gracias por brindarme su amistad.

Al Dr. Eduardo Mendoza Ramírez coordinador de la Maestría, por las facilidades y apoyo que me brindo con los tramites y las clases cuando tuve que salir a campo.

A mis profesores de la Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa por compartir sus conocimientos, por darme las herramientas necesarias para ser una mejor investigadora, por alentarme siempre a seguir adelante.

A mis compañeros de la maestría con quienes compartí gran parte del tiempo durante este proceso, de quienes además de llevarme muy bonitos recuerdos del tiempo que pasamos juntos, siempre me apoyaron cuando tuve que ausentarme de clase para ir a campo.

A los Dres. Leonel López, Luis Escalera y Hugo Siliceo por tener siempre la mejor disposición para resolver mis dudas.

Al Programa Nacional de Becas CONACYT por la beca otorgada.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IA-203413 y IA-204014 de la Universidad Nacional Autónoma de México y PRODEP-SEP “La Biodiversidad y su resiliencia en Paisajes Modificados por Actividades Humanas”, por el financiamiento para la realización de este proyecto.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción General	3
Literatura Citada	6
 Capítulo I Ensamblajes de anfibios y reptiles a lo largo de la sucesión secundaria del bosque tropical seco.....	8
Resumen.....	9
Introducción.....	10
Importancia de los anfibios y reptiles.....	12
Atributos del hábitat a diferentes escalas espaciales y su efecto sobre los anfibios y reptiles.....	13
Análisis de los estudios realizados sobre el ensamble de anfibios y reptiles en estadios sucesionales.....	15
Estadios sucesionales tempranos y el ensamble de anfibios y reptiles..	20
Conclusión.....	22
Literatura Citada.....	23
 Capítulo II Multiscale analysis of factors influencing herpetofaunal assemblages in early successional stages of a tropical dry forest in western Mexico.....	27
Summary.....	28
Introduction.....	30
Materials and methods.....	32
Study area.....	32
Study system.....	33
Vegetation sampling.....	34
Landscape Characterization.....	34
Sampling of herpetofauna communities.....	35
Statistical analysis.....	36
Results.....	39
Spatial autocorrelation.....	40

Vegetation attributes.....	40
Variation among assemblages.....	40
Assemblages' response to vegetation and landscape attributes.....	41
Discussion.....	43
Acknowledgments.....	48
References.....	48
Figure Legends.....	55
Figures.....	57
Tables.....	62
Supporting Information.....	67
Appendix 1.....	67
Appendix 2.....	71
Figuras.....	73
Tablas.....	74
 Capítulo III Discusión General e Implicaciones para la Conservación.....	 77
Discusión general.....	78
Implicaciones para la conservación.....	83
Literatura Citada.....	85

Resumen

El Bosque Tropical Seco (BTS) es uno de los sistemas mas transformados y amenazados del mundo, siendo que gran parte de su extensión original ha sido reemplazada por bosques secundarios. En este sentido, es importante entender el proceso de sucesión secundaria que subyace a su regeneración natural y especialmente el papel de los estadios iniciales de la sucesión, los cuales definen en gran medida el curso del proceso sucesional. En este estudio se investigó la respuesta de los ensamblajes herpetofaunísticos a la variación en los atributos de la vegetación y del paisaje en áreas dominadas por bosque secundarios tempranos. Esta respuesta fue evaluada en términos de la composición, riqueza y diversidad taxonómica y funcional de los ensamblajes. Se encontró una gran variación en la composición, riqueza y diversidad de los ensamblajes herpetofaunísticos en las primeras etapas de la sucesión del BTS. De acuerdo a nuestra hipótesis, en general encontramos los ensamblajes más ricos y diversos en aquellos sitios embebidos en la matriz mas conservada, donde se presenta la mayor cobertura de bosque. Adicionalmente, la densidad de parches estuvo también asociada a la variación en la riqueza de especies. Se detectó una alta especificidad en la respuesta de las ranas, lagarijas y serpientes a los atributos de la vegetación y del paisaje evaluados. Esta respuesta se vió reflejada tanto en variaciones en la diversidad taxonómica como funcional. Los resultados obtenidos demuestran que la composición y calidad de la matriz circundante puede definir la presencia de las especies de anfibios y reptiles en las etapas iniciales de la sucesión. Considerando que las etapas tempranas de la sucesión determinan en gran medida el curso de la sucesión, la regeneración natural de las comunidades herpetofaunísticas del BTS va a depender no solo de los atributos de la vegetación, sino también del status de conservación de la matriz circundante. De hecho, en aras de preservar la resiliencia de los bosques es importante un manejo adecuado del sistema, preservando parches de la vegetación original en los paisajes antropogénicos.

Palabras clave: paisajes antropogénicos, sucesión ecológica, bosques secundarios, estadios sucesionales tempranos, atributos de la vegetación.



Abstract

The Tropical Dry Forest (TDF) is one of the most highly transformed and threatened neotropical systems in the world and much of its original area has been replaced by secondary forests. Therefore, it is important to understand the process of ecological succession underlying the natural regeneration of TDF, especially the role of early successional stages as drivers of the course of secondary succession. In this study, we investigated the response of herpetofaunal assemblages to vegetation and landscape attributes in areas dominated by early successional stages of TDF. Such response was evaluated in terms of assemblage's composition, richness, taxonomic diversity and functional diversity. We found a high variation in composition, richness and diversity of herpetofaunal assemblages at the initial stages of TDF succession. According to our hypothesis, in general we found the richest herpetofaunal assemblages in sites embedded in the most conserved matrix with higher levels of vegetation cover. Additionally, patch density of forest was also associated to the variation in assemblages' richness. We found high specificity on the response of frogs, lizard and snakes to the surveyed local and landscape attributes. This response involved both taxonomic and functional diversity. This study shows that composition and quality of the surrounding matrix can actually drive the maintenance of herpetofauna species in early successional stages. Considering that these stages greatly influence the course of secondary succession, the natural regeneration of the herpetofauna communities of TDF will depend not only on the local vegetation attributes but also on the initial status of the surrounding matrix. Thus, in order to preserve the resilience of the forest, is important an adequate manage of the system preserving patches of the original vegetation in anthropogenic landscapes.

Keywords: anthropogenic landscapes, ecological succession, secondary forests, early successional stages, vegetation attributes.



Introducción General

El Bosque Tropical Seco (BTS) es uno de los ecosistemas más diversos y amenazados del mundo en todo su rango de distribución (Velásquez *et al.* 2002; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008). A nivel global los bosques tropicales están siendo transformados de bosque a pradera a una tasa de 1.3 millones de hectáreas por año (Hoghton, Skole & Lefkowitz 1991). Los BTS se han reducido a menos del 0,1% de su extensión original en el lado del Pacífico de Centroamérica y son considerados por algunos como el ecosistema más amenazado en las tierras bajas tropicales (Gillespie, Grijalva & Farris 2000). A pesar de esta elevada tasa de deforestación, se ha observado que en distintas partes del mundo las superficies forestales han ido incrementando debido al incremento de bosques secundarios en campos agrícolas abandonados (CIFOR 2005). Algunos autores consideran que los bosques secundarios juegan un papel importante en el mantenimiento y conservación de la biodiversidad biológica, manteniendo una alta proporción de las especies presentes en bosques maduros conservados (Chazdon *et al.* 2009).

Los BTS se caracterizan por poseer una gran diversidad estructural y fisiológica en sus formas de vida. Sin embargo, la densidad, estructura, composición y diversidad florística varían de acuerdo a la etapa de sucesión en la que se encuentre el bosque (Kalacska *et al.* 2005; Carvajal-Vanegas & Calvo-Alvarado 2013). Debido a la relativa simplicidad estructural y baja altura de muchos bosques secos maduros, estos tienen el potencial para recuperarse y llegar a un estado maduro más rápidamente de lo que lo hacen los bosques húmedos, y puede, por lo tanto, ser considerado más resistente o resilientes a los disturbios (Murphy & Lugo 2007).

La herpetofauna tiene funciones muy importantes en los ecosistemas como depredadores y presas, y debido a su biología pueden ser considerados como indicadores



de la integridad ambiental (Tuberville *et al.* 2005; Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008). Los reptiles son animales ectotérmicos cuya conducta y rendimiento dependen directamente de las condiciones ambientales (Huey 1991; Vitt & Pianka 1994). A diferencia de las aves y mamíferos, éstos no tienen una alta movilidad espacial (Gibbons *et al.* 2000). Estos atributos hacen que los reptiles sean más sensibles a las alteraciones de su hábitat (Green, Carroll & Reynoso 2001; Williams & Hero 2001; Zug, Vitt & Caldwell 2001). 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; IUCN 2006).

Aunque tanto los anfibios como los reptiles están siendo seriamente afectados por la perturbación del hábitat y las actividades antropogénicas, los reptiles son más resistentes a los cambios en el ambiente que los anfibios, debido a la presencia de una piel impermeable que les brinda protección contra diversos factores ambientales, incluyendo resistencia a la disminución drástica de la humedad relativa del aire (frecuentemente asociada a la disminución de cobertura vegetal por actividades humanas). En contraste con los anfibios, que presentan una alta variedad de modos reproductivos, los reptiles solamente presentan dos modos básicos, siendo la mayoría de ellos ovíparos (Gonzales & Murrieta 2007).

Algunos autores consideran que la riqueza de especies de reptiles en bosques en regeneración puede llegar a ser similar a la de los bosques maduros (Dunn 2004). Dada la creciente superficie de los bosques secundarios, se requieren 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 la biodiversidad en paisajes agropecuarios.

En este trabajo evaluamos el efecto de la variación en los atributos del hábitat, a



nivel local y de paisaje, en el ensamble de anfibios y reptiles de campos recién abandonados del BTS, ya que las características de este tipo de sitios se consideran definitorias para el curso del proceso sucesional y como consecuencia para la recuperación del sistema. La información generada nos permitirá mejorar la escasez de información con respecto a la respuesta de la herpetofauna a la regeneración temprana del BTS y a la influencia de los atributos del hábitat a diferentes escalas sobre la estructura y composición de este grupo de vertebrados.

Literatura Citada

- Calderón-Mandujano, R.R., Galindo-Leal, C. & Cedeño-Vázquez, J.R. (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoologica Mexicana*, 24, 95-114.
- Carvajal-Cogollo, J.E. & Urbina-Cardona, J.N. (2008) Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science*. 1, 397-416.
- Carvajal-Vanegas D. & Calvo-Alvarado J. (2013) Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú (Costa Rica)*, 10, 2215-2504.
- Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork N.E. & Miller, S.E. (2009) The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 23, 1406-1417.
- CIFOR. (2005) State of the World's Forests. pp.153. FAO.
- Dunn, R.R. (2004) Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18, 302-309.
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S. & Winner, C.T. (2000) The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience*, 50, 653-661.
- Gilliespie, T.W., Grijalva, A. & Farris, N. (2000) Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology*, 147, 37-47.
- Green, D.M., Carroll, R.L. & Reynoso, V.H. (2001) Patrones de extinción en los anfibios: pasado y presente. Enfoques contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad. Instituto de Biología (eds Hernandez, H.M., Garcia, A.A., Alvarez, F. & Ulloa, M.), pp. 169-200. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- González, R.A. & Murrieta, E. (2007) Anfibios y Reptiles. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación (eds Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S. & Mehlreter, K.), pp. 135-147. Instituto de Ecología, A.C. - Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT: México.
- Houghton, R.A., Skole, D.L. & Lefkowitz, D.S. (1991) Changes in the Landscape of Latin America between 1850 and 1980. II. A Net Release of CO₂ to the Atmosphere. *Forest Ecology and Management*, 38, 173-199.
- Huey, R.B. (1991) Physiological consequences of habitat selection.

American Naturalist, 137, S91-S115.

Huey, R.B., Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (1983) Lizard Ecology: Studies of a Model Organism. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

Kalacska, M.E.R., Sánchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, A.J.C., Rivard, B. & Quesada, M. (2005) Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests. *Biotropica*, 37, 486-496.

Murphy, G.P. & Lugo, E.A. (2007) Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 38, 67-88.

Stuart, S.N., Chanson, J. S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L. & Waller, R.W. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306, 1783-1786.

Tuberville, T.D., Willson, J.D., Dorcas, M.E. & Gibbons, J.W. (2005) Herpetofaunal species richness of southeastern national parks. *Southeastern Naturalist*, 4, 537-569.

IUCN. (2006) IUCN 2006 List of Threatened Species. A global species assessment. Available at [http:// www. redlist.org](http://www.redlist.org).

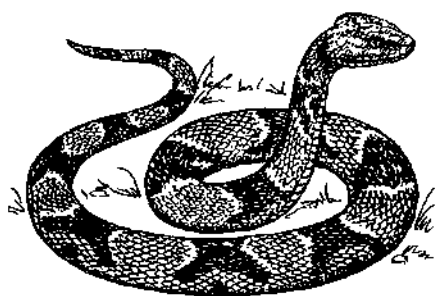
Velázquez, A., Mas, J.F., Palacio, Díaz, J.L., Mayorga, J.R., Alcántara, R., Castro, C.R. & Fernández, T. (2002) Análisis de cambio de uso del suelo. Informe técnico. Convenio INE-Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (1994) Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Williams, S.E. & Hero, J.M. (2001) Multiple determinants of Australian tropical frog biodiversity. *Biology Conservation*, 98, 1-10.

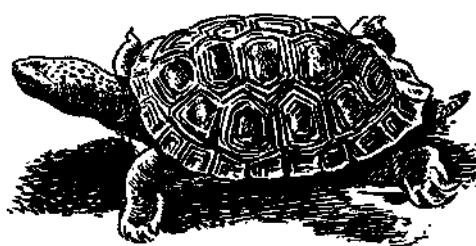
Zug, G.R., Vitt, L. & Caldwell, J.P. (2001) Herpetology : an introductory biology of amphibians and reptiles. pp 630. Academia Press, San Diego. USA.





CAPÍTULO I

ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES A LO LARGO DE LA SUCESIÓN SECUNDARIA DEL BOSQUE TROPICAL SECO



Resumen

Los bosques tropicales se están destruyendo a tasas aceleradas, en contraparte también está ocurriendo un incremento en la superficie ocupada por los bosques secundarios en respuesta al abandono de la tierra por diversas causas sociales y económicas. Varios estudios muestran que los bosques secundarios se están erigiendo como una alternativa para la conservación de la biodiversidad. En el caso de los vertebrados los estudios que evalúan su relación con los bosques secundarios se centran principalmente en aves y murciélagos, y en menor medida en anfibios y reptiles y generalmente abordan la trayectoria de estos grupos en la sucesión secundaria del bosque, sin considerar el efecto de los atributos del hábitat a escala local y de paisaje y el papel de los estadios sucesionales tempranos como impulsores del curso de la sucesión secundaria. El conocimiento sobre la importancia de la sucesión temprana del bosque es limitada, aún y cuando estos estadios son dominantes en los paisajes antropizados y proveen de una mezcla distintiva de condiciones físicas y biológicas. Los relativamente pocos estudios que se han realizado en el Neotropico se limitan a pocos países y en prácticamente las mismas localidades, además de que estos trabajos se han llevado a cabo en regiones donde predominan los bosques tropicales húmedos y lluviosos, siendo que los BTS los sistemas menos estudiados.

Palabras clave: bosques tropicales secos, biodiversidad, conservación, estadios tempranos, anfibios y reptiles



Introducción

A pesar de la continua deforestación y degradación de los bosques la cobertura forestal esta incrementando en todo el mundo (Chazdon 2008). Las evaluaciones globales muestran un declive en la tasa neta de pérdida de cobertura forestal a partir de los 90's (Wright 2005) y un incremento de los bosques secundarios, los cuales son considerados como los nuevos bosques emergentes en los paisajes antropizados (Hobbs *et al.* 2006), y aunque estos bosques pudieran no llegar a mantener en su totalidad la composición de especies de los bosques maduros, cada vez existen más estudios que han documentado que los bosques secundarios juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad y la composición de varias especies de vertebrados (Dunn 2004). La mayoría de estos estudios reportan un incremento en la riqueza y cambios en la composición de las especies con el avance de la sucesión secundaria del bosque (Dunn 2004; Rios-López & Mitchell 2007; Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008; Hernández-Ordoñez 2009; Chazdon *et al.* 2011), pero también existen trabajos que soportan la idea que los bosques secundarios aún en las fases tempranas pueden mantener una alta diversidad de especies (Medellín & Equihua 1998; Walter, Rahbek. & Colwell 2004; Castro-Luna, Sosa & Castillo-Campos 2007; Willig *et al.* 2007; Avilla-Cabadilla *et al.* 2009). En el caso de los vertebrado los estudios que evalúan su respuesta a la sucesión secundaria se centran principalmente en aves y murciélagos y generalmente se evalúan en relación a las diferentes etapas sucesionales del bosque. En el caso de los anfibios y reptiles, aunque son pocos los trabajos que se han realizado donde se abordan diferentes estadios sucesionales, de manera general, se considera que la riqueza, abundancia y diversidad de especies aumenta con la edad sucesional de los bosques secundarios (Bowman *et al.* 1990; Dunn 2004; Rios-López & Mitchell, 2007; Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008; Hernández-Ordoñez 2009), aunque

también se han encontrado patrones diferentes, como es el caso particular de Chamela, Jalisco donde se reporta que no existen diferencias significativa en cuanto a riqueza, abundancia y diversidad de la herpetofauna entre los estadios sucesionales del bosque secundario (Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz & Martínez-Ramos 2008; Rangel-Orozco 2014; Suazo-Ortuño *et al.* 2015).

Generalmente conforme avanza la sucesión secundaria del bosque se incrementa la complejidad del hábitat con efectos directos e indirectos sobre los animales y en consecuencia sobre la diversidad de especies (Brown 1991; Sebens 1991; Herrera-Montes & Brokaw, 2010). Los efectos directos son mecánicos, porque la estructura de la vegetación es la que regula los espacios para la alimentación, anidación, descanso, apareamiento, para tomar el sol y para la puesta de huevos. Los efectos indirectos son el aumento en los recursos alimenticios y los cambios en el microclima creados por el cambio de la estructura del bosque (Chazdon 2014). Dentro de un bosque en regeneración, el tamaño del cuerpo, la capacidad de vuelo y/o el modo de desplazamiento son factores importantes que afectan la diversidad de vertebrados. Muchos vertebrados de cuerpos grandes, que se encuentran en el sotobosque y el dosel se ven afectados negativamente por la perturbación del hábitat y generalmente se limitan al bosque maduro, pero cuando la vegetación se encuentra en recuperación algunas poblaciones tienden a recolonizar nuevamente el área (Chazdon 2008). Por otro lado la presencia de caminos y veredas en los estados secundarios constituyen pequeños ecotonos que concentran una elevada cantidad de organismos por presentar características apropiadas para su movilización (Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008). Lo anterior sustenta en parte la idea de que, conforme avanza la sucesión secundaria del bosque se incrementa la diversidad, y la composición de especies se asemeja más a los bosques maduros, pero estos supuestos solo toman en cuenta la estructura y edad de los

bosques secundarios sin considerar la matriz circundante de los estadios sucesionales, la cual debido a sus funciones de conexión pueden tener una influencia muy fuerte en el movimiento de los organismos (Morlans 2009). En este sentido varios estudios han mostrado que la respuesta de la biodiversidad responde más a la composición de la matriz circundantes que a las etapas de sucesión de los bosques secundarios (e.g. San-José, Arroyo-Rodríguez & Sánchez-Cordero 2014; Suazo-Ortuño *et al.* 2015). Por otro lado, los estadios sucesionales tempranos de los bosques secundarios puede jugar un papel importante, ya que muchos autores los consideran como los promotores del curso de la sucesión secundaria (Avila-Cabadilla *et al.* 2009; Bongers *et al.* 2009). Por lo que el objetivo de este trabajo es hacer una revision de literatura sobre la respuesta del ensamble de anfibios y reptiles en los estadios tempranos de la sucesión secundaria del bosque en relación con los atributos del habitat a escala local y de paisaje.

Importancia de los anfibios y reptiles

Los anfibios y reptiles con frecuencia son considerados como indicadores de la integridad ambiental ya que son altamente sensibles a los cambios en las condiciones micro-climáticas en donde habitan (Hartwell & Ollivie 1998). Se consideran ideales para el monitoreo ambiental y la restauración debido a su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas, su predominio de biomasa en relación con otros vertebrados, y la sensibilidad a los cambios ambientales (Smith & Rissler 2010; Tuberville *et al.* 2005; Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008). La mayoría de las especies de anfibios y reptiles son consumidores primarios o secundarios, y al ser presas de otros vertebrados, la reducción o desaparición de las especies más abundantes puede provocar cambios en la diversidad animal y vegetal (Zug, Vitt & Caldwell 2001; Vallan 2002; Hernández-Ordoñez 2009). Entre las especies de anfibios y reptiles se encuentran algunas que son depredadoras de especies plaga, particularmente insectos, brindando un

importante servicio ecosistémico debido al control de sus poblaciones (Whitfield & Donnelly 2006). En algún momento las serpientes se usaron como indicadores de contaminación en áreas de cultivo, debido a que éstas asimilan los agroquímicos (Bauerle, Spencer & Wheeler 1975; Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008).

Algunos investigadores consideran que algunas especies de reptiles, y específicamente algunas lagartijas de los géneros *Ameiva*, *Anolis* y *Sceloporus*, pueden ser útiles para identificar posibles cambios ambientales. Estos géneros presentan una gran diversidad de especies, amplia distribución en el continente americano y alta diversidad de especialización hacia determinados ambientes (Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008). En este sentido se ha visto que los ensambles de estos grupos de reptiles tienden a cambiar dependiendo de la complejidad de las coberturas vegetales de los fragmentos y su matriz circundante (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008).

Atributos del hábitat a diferentes escalas espaciales y su efecto sobre los anfibios y reptiles

Hasta el momento son muy escasos los trabajos sobre la respuesta de la biodiversidad en las que se incorpore el efecto de los atributos del hábitat a diferentes escalas espaciales (nivel local y de paisaje). Generalmente los trabajos que se realizan en este sentido son sobre fragmentación y se basan principalmente en el estudio del efecto del tamaño y grado de aislamiento de los fragmentos, y no sobre el papel que juega la estructura del paisaje en el mantenimiento de la diversidad. En muy pocos de estos estudios se evalúa el impacto que tienen diferentes atributos del paisaje (composición y configuración) sobre la biodiversidad (Fahrig 2013). Adicionalmente, existe un sesgo a pocos grupos taxonómicos, como son las aves, algunos mamíferos y algunos grupos de

insectos. De acuerdo con MacNally & Brown (2001), hasta el año 2000 había aproximadamente 327 trabajos de aves y 294 de mamíferos donde se abordaban los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat, mientras que sobre otros vertebrados como peces había únicamente 32, sobre anfibios 34 y sobre reptiles 22.

En una revisión de 112 trabajos, realizado por Gardner, Barlow & Peres en 2007, donde hicieron una evaluación de los trabajos de investigación que de alguna manera abordan las consecuencias del cambio estructural del hábitat en las comunidades de anfibios y reptiles, se menciona que el 67% de los trabajos se han realizado en América, destacando Norteamérica con un 45%, mientras Centroamérica solo cuenta con un 9% y Sudamérica con 13%. Del total de trabajos revisados el 48% es exclusivo de anfibios, el 16% fue solo de lagartijas y solo el 6% incluyó otros reptiles. Estas cifras muestran el sesgo que existe a pocos grupos y países de estudio, y la importancia de aumentar el conocimiento de los efectos y el impacto que tiene la pérdida de hábitat sobre las comunidades herpetofaunísticas.

Los pocos estudios a escala del paisaje que evalúan los cambios en diversidad asociados a características del paisaje han mostrado patrones muy variables, con respuestas contrastantes entre especies, incluso dentro de los mismos grupos (Russildi 2015). Por ejemplo, los trabajos que han evaluado la repuesta de las serpientes a la modificación y pérdida del hábitat a grandes escalas son contradictorios. Mientras algunos trabajos reportan que las serpientes más grandes tienden a ser más vulnerables que las especies más pequeñas (Luiselli & Capizzi 1997), otros trabajos mencionan que hay mucha variación en los requerimientos individuales de las especies a los patrones del hábitat a escala de paisaje (MacNally & Brown 2001).

Algunos trabajos reportan que la vulnerabilidad de las especies a los cambios en el hábitat depende fuertemente del tipo de alimentación. Las especies frugívoras,



insectívoras y carnívoras suelen ser las más vulnerables, ya que requieren áreas de actividad más grandes y su alimento es más escaso y disperso dentro del hábitat, esto en comparación con las especies herbívoras (Kattan, Alvarez-López & Giraldo 1994; Michalski & Peres 2005; Arriaga-Weiss, Calmé & Kampichler 2008; Russildi 2015). Los reptiles, además de depender de micro-hábitats específicos, son tanto insectívoros como carnívoros, y tienden a tener baja movilidad (en comparación con las aves y algunos mamíferos), lo que los hace mucho más sensibles a perturbaciones y altamente vulnerables a los cambios en la configuración espacial del paisaje (Zug, Vitt & Caldwell 2001). En el estudio realizado por Russildi (2015) para anfibios y reptiles, en el que se evaluó si estos grupos están asociados con cambios locales en el hábitat (tamaño y forma del fragmento) o con cambios espaciales del paisaje (porcentaje de cobertura forestal remanente, grado de fragmentación y calidad de la matriz), se encontró que los reptiles estuvieron más fuertemente relacionados con los cambios espaciales del paisaje que los anfibios. En cuanto a la respuesta de los anfibios y reptiles en las etapas tempranas de la sucesión secundaria del bosque a los atributos del hábitat, a escala local y de paisaje no se encontró ningún trabajo previo.

Análisis de los estudios realizados sobre el ensamble de anfibios y reptiles en estadios sucesionales.

Los anfibios y reptiles son un grupo de vertebrados muy poco estudiados (en comparación con los trabajos realizados con mamíferos y aves). La mayoría de los trabajos que se han realizado sobre anfibios y reptiles son listados taxonómicos. Los trabajos que se han realizado sobre comunidades herpetofaunísticas tropicales son relativamente escasos (Duellman & Thomas, 1996) y muy pocos de ellos abordan el ensamble de reptiles usando diferentes estadios sucesionales.

En la revisión realizada sobre los trabajos que evalúan la respuesta de la herpetofauna a las actividades antrópicas en el neotrópico se observa una gran heterogeneidad en la respuesta de los diferentes grupos que conforman la herpetofauna (Tabla 1). No obstante, se observan cambios significativos en la composición específica de los ensamblajes herpetofaunísticos frente a la perturbación de sus hábitats naturales, así como a lo largo del proceso sucesional. En gran medida, esta variación en la respuesta de estos grupos podría deberse a la gran heterogeneidad en el esfuerzo de muestreo y a los diferentes métodos de muestreo empleados. Esto en adición a los cambios en el “pool” regional de especies entre las localidades estudiadas. También es importante destacar que la mayoría de los estudios se han llevado a cabo en regiones donde predominan los bosques tropicales húmedos y lluviosos (77%), mientras que los BTS se encuentran entre los sistemas menos estudiados (18%). Adicionalmente, la mayoría de los trabajos realizados en el Neotropico provienen de unos pocos países (5 en total), y de prácticamente las mismas localidades dentro de estos países.

Tabla 1. Resumen de los estudios realizados en el Neotrópico sobre el efecto de borde, la modificación del hábitat y la sucesión secundaria en el ensamble de anfibios y reptiles.

Tipo de estudio y Sitio	Tipo de bosque	Riqueza		Diversidad		Abundancia		Composición		Esfuerzo de muestreo	Método de muestreo	Referencias
		Anuros	Reptiles	Anuros	Reptiles	Anuros	Reptiles	Anuros	Reptiles			
Borde interior												
Veracruz, México	RF	<	<	—	—	>	>	NS	NS	672	VES-linear	Urbina-Cardona <i>et al.</i> (2006)
Jalisco, México	DF	NS	NS	NS	NS	>	>	≠	≠	288	VES	Rangel-Orozco (2015)
Fragmentación												
Córdoba, Colombia	DF	—	>	—	—	—	≠	NS	NS	300	VES-linear	Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (2008)
*Río de Janeiro, Brazil	RF	—	<	—	—	—	≠	—	≠	960/ ^a 4950	VES/Traps	Almeida-Gomes & Duarte (2014)
Sarapiquí, Costa Rica	RF	>	>	>	>	>	>	≠	≠	c	VES-linear	Kurz <i>et al.</i> (2015)
Chiapas, México	RF	>	>	—	—	NS	>	≠	≠	864	VES-linear	Russildi (2015)
Northeast, Brazil	RF	—	<	—	—	—	<	—	—	^b 4077	¹ Traps	Lion <i>et al.</i> (2016)
Disturbio												
Isla Gorgona, Colombia	RF	>	>	—	—	NS	NS	—	—	96	VES-linear	Urbina-Cardona & Londoño-Murcia (2003)
✓Isla Gorgona, Colombia	RF	—	>	—	≠	—	>	—	NS	192	VES-linear	Urbina-Cardona <i>et al.</i> (2008)
Jalisco, México	DF	>	>/NS	>	>/NS	NS	NS/>	≠	=	1980	VES-linear	Suazo-Ortuño <i>et al.</i> (2008)
Departamento del Meta, Colombia	RF	>	—	>	—	≠	—	≠	—	144	VES-linear	Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009)
São Paulo, Brazil	RIF	>	—	NS	—	<	—	≠	—	c	VES/ ¹ Traps/Is	Baldi <i>et al.</i> (2015)
Sucesión												
Norte de Puerto Rico	RF	—	>	—	>	—	>	—	>	649	VES-linear	Rios-López & Mitchell (2007)
Acre, Brazil	RF	<	—	<	—	<	—	≠	—	126	VES	de Souza <i>et al.</i> (2008)
Campeche, México	RF	—	>	—	>	—	>	—	>	1152	VES/ ³ Traps	Calderón-Mandujano <i>et al.</i> (2008)
Quntana Roo, México	RF	>	>	>	>	>	>	≠	≠	540	VES	Luja <i>et al.</i> (2008)
Chiapas, México	RF	>	>	NS	>	<	≠	≠	≠	600	VES	Hernández-Ordóñez (2009)
Río Dagua, Colombia	RF	NS	—	≠	—	≠	—	≠	≠	432	VES-linear	Cortés-Gómez <i>et al.</i> (2013)
Chiapas, México	RF	>	>	>	>	>	>	≠	≠	1200	VES	Hernández-Ordóñez <i>et al.</i> (2015)
Jalisco, México	DF	NS	NS	>	NS/>	NS	NS	≠	≠	630	VES	Suazo-Ortuño <i>et al.</i> (2015)

Tipo de bosque= RF: Bosque lluvioso, DF: Bosque seco, RIF: Bosque ripario. Atributos de los ensambles= Riqueza de especies, Diversidad, Abundancia, Composición. Esfuerzo de muestreo= Horas/Persona, ^a: Días trampa, ^b: Noches trampa, ^c: No especifican el esfuerzo de muestreo. Método de muestreo= VES: Encuentro por inspección visual, VES-linear: Encuentro por inspección visual en transectos lineales, Trampas (¹Trampas pitfall con cercas de deriva, ³ Cercas de deriva), Is: Avistamientos incidentales. Efectos= Borde interior: (>) Dentro del bosque, (<) En el borde, Fragmentación: (>) Fragmentos grandes, (<) Fragmentos pequeños, Disturbio y Sucesión: (>) mayor en lugares más conservados, o va aumentando con la edad de abandono (<) cuando es mayor en sitios menos conservados, o con menos años de abandono, ≠: diferencias sin un patrón marcado, NS: No hay diferencias significativas, /: Lagartijas/Serpientes. *Solo lagartijas, ♦Solo serpientes.

De acuerdo al análisis de los trabajos que se han realizado en el neotrópico, Urbina-Cardona & Londoño (2003) realizaron un estudio en Colombia, en cuatro áreas con diferente grado de perturbación antrópica (bosque primario, bosque secundario, un área que funcionó como prisión y cultivos), se encontró que la riqueza de especies fue mayor en el bosque secundario. Las especies registradas entre los bosques secundario y primario presentaron alta similaridad, igual que las encontradas en la prisión y los cultivos. En un estudio similar (usando los mismos sitios) sobre la dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes, la mayor riqueza se encontró en el bosque secundario, seguido por el primario y los cultivos (Urbina-Cardona, Londoño-Murcia & García-Ávila 2008). El mayor recambio de especies se presentó entre la prisión y los cultivos, y entre la prisión y el bosque primario. En el bosque secundario y primario la abundancia de serpientes se

duplicó durante las lluvias, mientras que en cultivos y prisión la abundancia fue mayor en época seca. También en Colombia, pero usando diferentes fragmento de BTS, encontraron mayor riqueza de especies de reptiles en los fragmentos de mayor área. La abundancia total de reptiles y la composición de especies no varió en relación al área del fragmento pero el fragmento de mayor área presentó el mayor número de especies exclusivas. El mayor recambio de especies se dio entre los fragmentos grandes y los pequeños (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008).

En los Tuxtlas, México, se evaluó el cambio en la diversidad y microhábitat de especies de anfibios y reptiles a lo largo de un gradiente de perturbación definido por sitios de estudio en potreros, y en bordes e interiores de la selva. A partir de este estudio se concluyó que los anfibios y reptiles responden de diferente manera a lo largo del gradiente, esto debido a los diferentes grados de tolerancia a los cambios microclimáticos, ya que se ven afectados de diferentes maneras por los efectos de borde y la pérdida de hábitat. Asimismo, se encontró una estrecha relación entre la composición y abundancia de éstos grupos y las variables ambientales en cada gradiente (Urbina-Cardona, Olivares-Pérez & Reynoso 2006). En Puerto Rico se estudió la dinámica herpetofaunística durante la sucesión secundaria utilizando un valle deforestado, uno reforestado y tres sitios de referencia boscosas, encontrándose que en el valle reforestado, la sucesión herpetofaunística es facilitada por el aumento en la heterogeneidad de la vegetación y por la disminución en la variabilidad del microclima. La riqueza de especies aumentó rápidamente de tres a once especies durante 13 meses, con las especies de depredadores colonizando el valle reforestado al final del estudio. La estructura trófica cambió más lentamente cuando aumentó la densidad de individuos de especies arbóreas con el aumento en la cubierta de la vegetación; y con el aumento de especies de depredadores con el aumento en la densidad de presas (Rios-López & Mitchell 2007).

En el caso de Campeche, México, se ha registrado mayor abundancia de especies de reptiles en los estadios sucesionales de selva mediana y baja con mayor tiempo de recuperación. Específicamente, los estadios con más registros de reptiles fueron aquellos con más de 30 años de recuperación y las mayores diferencias se dieron entre las edades de recuperación de la vegetación y no entre los tipos de vegetación (Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008).

En otro trabajo realizado en Chiapas, México, sobre la composición y estructura de comunidades de anfibios y reptiles a lo largo de una cronosecuencia de bosque secundario, Hernández-Ordoñez (2009), se encontró que 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. Para ambos grupos, los campos recién abandonados son más diferentes entre sí en relación a la composición de anfibios y reptiles que entre los bosques secundarios de más de 4 años de abandono. Sin embargo, la comunidad de reptiles mostró un menor recambio de especies entre las categorías sucesionales que el ensamble de anfibios. Por su parte en un bosque tropical secundario de Puerto Rico usando tres diferentes estadios sucesiones (1-5 años, 10-20 años y bosque maduro-más de 40 años), se encontró que durante la sucesión, la altura total de bosque aumentó con lo que aparecieron nuevos estratos de vegetación en el sotobosque, y el bosque ganó heterogeneidad y complejidad y el microclima también cambió en respuesta a los cambios en la fisonomía y la estructura de la vegetación. Aunque la riqueza de la herpetofauna y la abundancia relativa de los anuros y reptiles fue similar entre las etapas sucesionales, la dominancia de especies cambió con la sucesión y abundancia total se incrementó a través de la sucesión (Herrera-Montes & Brokaw 2010). Para el caso de Chamela, Jalisco, México, la riqueza de especies, la diversidad y la abundancia de lagartijas fueron mayores en los bosques

perturbados, mientras que la diversidad, riqueza de especies y abundancia de anfibios y tortugas fueron menores en el bosque perturbado. Por otra parte, la estructura y la composición de los ensambles de serpientes no difirieron entre condiciones de bosque. La declinación en la abundancia de especies sensibles a la perturbación se asoció con la reducción en la cobertura del dosel, de tallos leñosos, raíces y hojarasca (Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz & Martínez-Ramos 2008). En otro estudio realizado también en Chamela, Jalisco, sobre herpetofauna en diferentes estadios sucesionales (5 estadios sucesionales diferentes), no se encontró diferencias significativas en la riqueza, abundancia y diversidad. La abundancia de individuos varió poco con respecto a la edad de abandono, y se registró una tendencia de mayor riqueza y abundancia en los estadios tardíos (Suazo-Ortuño *et al.* 2015). Así mismo al estudiar la estructura de la comunidad herpetofaunística en el sistema borde interior de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, México, no se encontraron diferencias significativas en los valores de riqueza y diversidad, aunque se observó una tendencia de mayor abundancia, riqueza y diversidad de especies en los sitios de bosque maduro, seguido de los sitios de bosque gradual (borde adyacente a vegetación perturbada) y los menores valores fueron para los sitios de borde abrupto (Rangel-Orozco 2014).

Estadios Sucesionales Tempranos y el Ensamble de Anfibios y Reptiles

Los Estadios Sucesionales Tempranos (EST) que se desarrollan después del abandono de la tierra o de algún disturbio son diversos en especies, procesos y estructura (Swanson *et al.* 2010). Aunque los EST son parte integral del paisaje, siendo en muchas ocasiones el tipo de cobertura predominante, han recibido poca atención en la conservación, siendo que el papel de estos ecosistemas en el mantenimiento de la diversidad no está aun valorado (Trani *et al.* 2001; Swanson *et al.* 2010). Los EST presentan una amplia gama de procesos ecosistémicos que determinan en gran medida

el establecimiento subsecuente de las comunidades vegetales y animales (Schmidt *et al.* 2008). Los EST son el único estadio en el que el dosel de los árboles no domina el sitio, y por lo tanto este estadio se caracteriza por una alta productividad de especies de plantas incluyendo herbáceas y arbustos, áreas con suelo desnudo y una gran complejidad estructural y espacial (Kalacska *et al.* 2004). Es por estos motivos pueden llegar a presentar una alta diversidad de especies animales. La distribución y abundancia de los EST directamente afectan las oportunidades de forrajeo y anidación de una gran variedad de especies (Thompson & Dessecker 1997). Muchos animales, incluyendo especialistas de hábitat y especies típicamente ausentes de hábitats dominados por árboles con doseles cerrados prosperan bajo las condiciones encontradas en los EST. Para algunas especies, los EST proveen los mejores hábitat para forrajeo y anidación. Por ejemplo, se ha documentado que una amplia diversidad de aves terrestres usan de manera importante los EST durante sus viajes migratorios (Rodewald & Brittingham 2004). Adicionalmente, muchas mariposas y polillas (Lepidoptera) dependen de la diversidad y calidad de plantas de los EST para forrajear y muchas especies de escarabajos dependen de la abundante materia orgánica encontrada en estos estadios (Swanson *et al.* 2010). Los animales ectotérmicos como los reptiles, generalmente responden favorablemente a lugares más soleados y secos, por lo que colonizan y prosperan con facilidad en los EST. En el caso de los anfibios, muchas especies también prosperan en los EST, ya que en muchas ocasiones, existe mayor disponibilidad de cuerpos de agua (naturales o hechos por el hombre) y recursos clave, como ramas secas, troncos y condiciones microclimáticas favorables en estos hábitats. A pesar de estas observaciones, en la actualidad no existen trabajos que evalúen con mayor profundidad el papel de los EST sobre el ensamble de anfibios y reptiles, así como el efecto de la estructura de la vegetación a escala local y de paisaje.

Conclusión

Los estudios que se han realizado sobre la respuesta de los anfibios y reptiles a lo largo de la sucesión secundaria, son relativamente escasos y en particular los realizados en los bosques tropicales secos. Adicionalmente, los trabajos muestran resultados contradictorios en cuanto a la respuesta de los anfibios y reptiles a la sucesión, esto debido no solo al escaso número de estudios, sino también por los diferentes diseños de muestreo. Por ejemplo, diversos trabajos han encontrado un incremento en la diversidad, abundancia y composición de la herpetofauna, con el aumento de la edad de abandono de los bosques secundarios, pero también hay trabajos donde no se encuentran diferencias significativas en cuanto a diversidad y composición entre los estadios sucesionales. Por otro lado, aún y cuando se ha reconocido que los estadios sucesionales tempranos pueden definir el rumbo de la sucesión secundaria, no existen trabajos previos para anfibios y reptiles que consideren la influencia de la estructura del hábitat a escala local y a escala de paisaje (ej. la cobertura forestal) sobre la riqueza y composición de los anfibios y reptiles en los estadios tempranos de regeneración del bosque tropical seco.

Literatura Citada

- Arriaga-Weiss, S.L., Calmé, S. & Kampichler, C. (2008) Bird communities in rainforest fragments: guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 17, 173–190.
- Avila-Cabadilla, L.D. Stoner, K.E., Henry, M. & Álvarez-Añorve M.Y. (2009) Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258, 986–996.
- Baldwin, E.A., Marchand, M. N. & Litvaitis, J.A. (2004) Terrestrial habitat use by nesting painted turtles in landscapes with different levels of fragmentation. *Northeastern Naturalist*, 11, 41–48.
- Bauerle, B., Spencer, D.L. & Wheeler, W. (1975) The use of snakes as a pollution indicator species. *Copeia* 1975(2): 366-368.
- Bongers F., Poorter L., Hawthorne, W., Sheil, D., (2009) The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*, 12, 798–805.
- Bowman, D.M.J.S., Woinarrski, J.C.Z., Sands, D.P.A., Wells. A. & McShane, V.J. (1990) Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *Journal of Biogeography*, 17, 227-23.
- Blaustein, A.R., Belden, L.K., Olson, D.H., Green, D.M., Root, T.L. & Kiesecker, J.M. (2001) Amphibian breeding and climate change. *Conservation Biology*, 15, 1804–1809.
- Brown, V.K. (1991) The effects of changes in habitat structure during succession in terrestrial Communities. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space* (eds Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R), pp. 141–162. Chapman and Hall, New York. USA.
- Calderón-Mandujano, R.R., Galindo-Leal, C. & Cedeño-Vázquez, J.R. (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoologica Mexicana*, 24, 95-114.
- Carvajal-Cogollo, J.E. & Urbina-Cardona, J.N. (2008) Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science*, 1, 397-416.
- Castro-Luna. A.A., Sosa, V.J. & Castillo-Campos, G. (2007) Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9, 219–228.
- Chazdon, R.L. (2008) Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320, 1458-1460.
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Schondube, J.E., Stoner, K.E., Schondube, J.E., Avila-Cabadilla, L.D. & Flores-Hidalgo, M. (2011) Seasonally dry tropical forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. In *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. 195-219. Island

Press/Center for Resource Economics.

Chazdon, R.L. (2014) Second Growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. pp. 449. The University of Chicago Press, Illinois. USA.

Duellman, W.E. & Thomas, R. (1996) Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparison of the anurans among sites in the upper Amazon Basin. *Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas*, 180, 1-34.

Dunn, R.R. (2004) Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18, 302-309.

Fahrig, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40, 1649–1663.

Gardner, T.A., Barlow, J. & Peres, C.A. (2007) Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Conservation Biology*, 138, 166–179.

Hartwell, H.W Jr. & Ollivier, L.M. (1998) Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: a case study from California's Redwood. *Ecological Applications*, 8, 1118-1132.

Hernández-Ordoñez, O. (2009) Cambios de composición y estructura de comunidades de anfibios y reptiles en una cronosecuencia de bosques secundarios de una región tropical cálida-húmeda. MSc thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N., & Martínez-Ramos, M. (2015) Recovery of Amphibian and Reptile Assemblages During Old-Field Succession of Tropical Rain Forests. *Biotropica*, 47, 377-388.

Herrera-Montes, A. & Brokaw, N. (2010) Conservation value of tropical secondary forest: A herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*, 143, 1414–1422.

Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., ... & Norton, D. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global ecology and biogeography*, 15, 1-7.

Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivard, B., & Janzen, D.H. (2004) Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest ecology and management*, 200, 227-247.

Kattan, G.H., Alvarez-López, H. & Giraldo, M. (1994) Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology*, 8, 138–146.

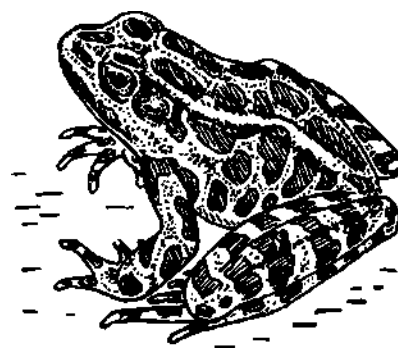
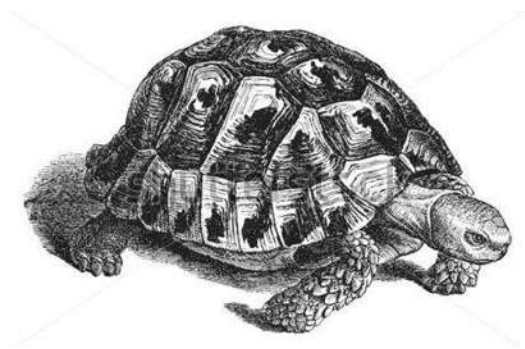
Kurz, D.J.A., Nowakowski, J., Tingley, M.W., Donnelly, M.A. & Wilcove, D.S. (2014) Forest-land use complementarity modifies community structure of a tropical herpetofauna. *Biological Conservation*, 170, 246–255.

Luiselli, L. & Capizzi, D. (1997) Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodiversity and*

Conservation, 6, 1339–1351.

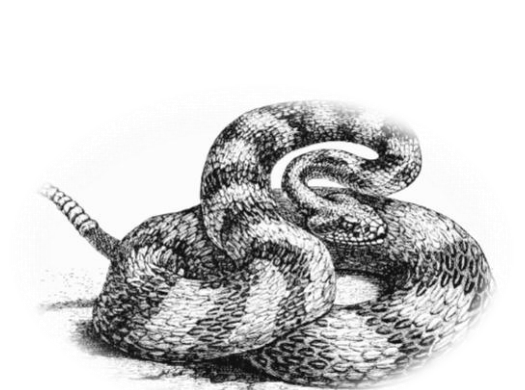
- MacNally, R.M. & Brown, G.W. (2001) Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia: predictions, compositional change and faunal nestedness. *Oecologia*, 128, 116–125.
- Medellín, R.A. & Equihua, M. (1998) Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 35, 13–23.
- Rangel-Orozco, J. D. 2014. Estructura de la Comunidad Herpetofaunística en el Sistema Borde Interior del Bosque Tropical Seco en la Región de Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. MSc thesis. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. México.
- Rios-López, N. & Mitchell, T.A. (2007) Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*, 63, 35–50.
- Rodewald, P.G., & Brittingham, M.C. (2004) Stopover habitats of landbirds during fall: use of edge-dominated and early-successional forests. *The Auk*, 12, 1040–1055.
- Russildi, G.G.V. (2015) Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona, Chiapas. MSc thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V. & Sánchez-Cordero, V. (2014) Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7, 403–422.
- Sebens, K.P. (1991) Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space* (eds Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R.), pp. 211–234. Chapman and Hall, New York. USA.
- Smith, W.T. & Rissler, J.L. (2010) Quantifying Disturbance in Terrestrial Communities: Abundance–Biomass Comparisons of Herpetofauna Closely Track Forest Succession. *Restoration Ecology*, 18, 195 – 204–195.
- Schmidt, S.K., Reed, S.C., Nemergut, D.R., Grandy, A.S., Cleveland, C.C., Weintraub, M.N., Hill, A.W., Costello, E.K., Meyer, A.F., Neff, J.C. & Martin, A.M. (2008) The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275, 2793–2802.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J. & Martínez-Ramos, M. (2008) Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblage. *Conservation Biology*, 22, 362–374.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Mendoza, E., López-Toledo, L., Lara-Urbe, N., Márquez-Camargo, C., Paz-Gutiérrez, J.G. & Rangel-Orozco, J.D. (2015) High resilience of herpetofaunal communities in a human-modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8, 396–423.

- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B. & Swanson, F.J. (2010) The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 117-125.
- Thompson, F.R. III, & Dessecker, D.R. (1997) Management of early-successional communities in central hardwood forests. *US Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report NC-195*.
- Trani, M.K., Brooks, R.T., Schmidt, T.L., Rudis, V.A., & Gabbard, C.M. (2001) Patterns and trends of early-successional forests in the eastern United States. *Wildlife Society Bulletin*, 29, 413-424.
- Tuberville, T.D., Willson, J.D., Dorcas, M.E. & Gibbons, J.W. (2005) Herpetofaunal species richness of southeastern national parks. *Southeastern Naturalist*, 4, 537-569.
- Urbina-Cardona, J.N. & Londoño-Murcia, M.C. (2003) Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 27, 105-113.
- Urbina-Cardona, J.N., Londoño-Murcia, M.C. & García-Ávila, D.G. (2008) Dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Caldasia*, 30, :4r7b9in-4a-9C3.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M. & Reynoso, V.H. (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132, 61–75.
- 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.
- Walter, J., Rahbek, C. & Colwell, R.K. (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7, 1180–1191.
- Whitfield, S.M. & Donnelly, M.A. (2006) Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 409–417.
- Williams, S.E., Marsh, H. & Winter, J. (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian Tropical Rain Forest. *Ecology*, 83, 1317–1329.
- Willig, M.R., Presley, S.J., Bloch, C.P., Hice, C.L., Yanoviak, S.P., Diaz, M.M., Chauca, A.L., Pacheco, V. & Weaver C.S. (2007) Phyllostomid bats of lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica*, 39, 737–746.
- Wright, S.J. (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends in ecology & evolution*, 20, 553-560.
- Zug, G.R., Vitt, L. & Caldwell, J.P. (2001) Herpetology : an introductory biology of amphibians and reptiles. pp 630. Academia Press, San Diego. USA.



CAPÍTULO II

MULTISCALE ANALYSIS OF FACTORS INFLUENCING HERPETOFAUNAL ASSEMBLAGES IN EARLY SUCCESSIONAL STAGES OF A TROPICAL DRY FOREST IN WESTERN MEXICO



Multiscale analysis of factors influencing herpetofaunal assemblages in early successional stages of a tropical dry forest in western Mexico

Yesenia Fraga-Ramírez^a, Ileri Suazo-Ortuño^{*a}, Luis Daniel Ávila-Cabadilla^b, Mariana Álvarez-Añorve^b and Javier Alvarado-Díaz^a

^a Departamento de Zoología, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Av. San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Michoacán, México.

^b Escuela Nacional de Estudios Superiores, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.

* Corresponding author: ileri.suazo@gmail.com

Summary

1. The Tropical Dry Forest (TDF) is one of the most highly transformed and threatened neotropical systems in the world and much of its original area has been replaced by secondary forests. Therefore, it is important to understand the process of ecological succession underlying the natural regeneration of TDF, especially the role of early successional stages as drivers of the course of secondary succession.

2. In this study, we investigated the response of herpetofaunal assemblages to landscape configuration in areas dominated by early successional stages of TDF.

3. We found a high variation in composition, richness and diversity of herpetofauna assemblages at the initial stages of TDF succession. According to our hypothesis, in general we found the richest herpetofauna assemblages in sites embedded in the most

conserved matrix with higher levels of vegetation cover. Additionally, patch density of forest was also associated to the variation in assemblages' richness. Frogs, lizards and snakes responded to both local and landscape habitat attributes. We also found that the response of these herpetofauna groups to habitat attributes involved both taxonomic and functional diversity.

4. This study shows that composition and quality of the surrounding matrix can actually drive the maintenance of herpetofaunal species in early successional stages. Additionally, the high variation in composition, richness and diversity of herpetofauna assemblages at the initial stages might be a consequence of high stochasticity levels in the assembly of herpetofauna assemblages in these habitats, as well as to the epiphenomenal response of these groups to habitat variation.

Key-words: ecological succession, anthropogenic landscapes, amphibians and reptiles, landscape configuration, secondary stages, vegetation attributes, composition and species richness.

Introduction

The Tropical Dry Forest (TDF) is one of the most highly transformed and threatened neotropical systems in the world but the scientific community has given relatively little attention to this system when compared to tropical rainforests (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). At present, a complex mosaic of secondary forest, farmland, cattle pastures and human settlements, has replaced much of the TDF original area that currently faces an annual global deforestation rate of 2 % (Trejo & Dirzo 2000; Chazdon *et al.* 2007; Quesada *et al.* 2009). Human activities are rapidly altering the large-scale natural structure of these landscapes and the course of their ecological processes since these activities have resulted in the removal of a large portion of the vegetation cover, an increase in the formation of patches of vegetation and edge effect, the invasion of exotic species, altered environmental conditions and a decrease in the system's ability to recover from disturbance (Avila-Cabadilla 2011). Consequently, it is important to understand the process of ecological succession underlying the TDF natural regeneration, especially the role of early successional stages as drivers of the course of secondary succession (Egler 1954; Gillespie, Grijalva & Farris 2000; Chazdon *et al.* 2007; Avila-Cabadilla *et al.* 2009; Markjestein & Poorter 2009).

Current knowledge about the ecological importance of early successional stages (ESS) is markedly limited even though ESS are a dominant feature of anthropogenic landscapes and they provide a distinctive mix of physical, chemical and biological conditions (Swanson *et al.* 2010). Because the extension of tropical secondary forest, in particular ESS, is predicted to increase in this century (Guariguata & Ottertag 2001) it is critical to understand the role of these forests in the maintenance of biodiversity in these new landscapes.

In Mexico, the TDF are particularly important due to its high levels of richness and endemism of animal and plant species (Trejo & Dirzo 2000; Trejo 2005; García 2006). In

the case of the herpetofauna, these forests are home to almost a third of the registered reptile and amphibian species, and a quarter of the species endemic to Mexico (Flores-Villela & Goyenechea 2003; García 2006; Ochoa & Flores-Villela 2006; Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz & Martínez-Ramos 2008).

Anthropogenic modification of natural environments causes alterations in the structure and composition of vegetation and on the environmental conditions of microhabitats. For herpetofauna, the greatest threat factor is the interaction between environmental characteristics and human impacts. These alterations generate a decrease in prey groups and in the populations of amphibians and reptiles, and in some cases can result in local or global extinction (Urbina-Cardona, Lodoño-Murcia & García-Ávila 2008). Amphibians and reptiles are of high ecological value as predators and prey, and due to their biology can be considered as indicators of environmental integrity (Tuberville *et al.* 2005; Calderón-Mandujano, Galindo-Leal & Cedeño-Vázquez 2008) because many species are highly sensitive to changes in micro-climatic conditions (Hartwell & Ollivier 1998).

Available evidence suggests that richness of tropical amphibian and reptile species is lower in vegetation successional stages than in old-growth forest (Gardner, Barlow & Peres 2007; Whitfield *et al.* 2007; Suazo-Ortuño *et al.* 2015). However, the scant number of studies addressing this issue, and the use of contrasting sampling designs and response metrics (diversity vs. similarity) weaken generalizations (Suazo-Ortuño *et al.* 2015). On the other hand, various studies conclude that biodiversity response to landscape changes depends more on the composition of the surrounding matrix than on the successional stages of TDF. In particular, composition and quality of the surrounding matrix can actually drive the maintenance of species in fragmented tropical landscapes (e.g. San-José, Arroyo-Rodríguez & Sánchez-Cordero 2014; Suazo-Ortuño *et al.* 2015).

At present, just a few studies about the influence of the surrounding matrix on herpetofauna communities have considered different spatial scales (local and landscape level). Most of these studies are mainly concerned with the effects of fragments size and isolation and their results have shown that different species present various patterns with contrasting responses to landscape features. Therefore, it is important to conduct multiscale studies on the response of biodiversity to landscape composition and configuration (Russildi 2015). At present, we lack of information on the response of herpetofauna to these landscape metrics in areas dominated by secondary TDF.

In this study we specifically address the following questions: 1) Are early successional stages (ESS) in the same landscape similar in herpetofauna composition? 2) How different are in composition and species richness ESS and old-growth forest? 3) Do vegetation and landscape attributes determine the composition, species richness and functional diversity of herpetofauna in the ESS? Our hypothesis is that herpetofaunal communities will be more diverse in early successional sites embedded in a matrix with increased forest cover and the response of amphibians and reptiles will depend on scale, their ecological attributes and their vagility. Particularly, snakes will respond to landscape scale, and amphibians and lizards to local scale.

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the Chamela region and the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, both located in the central western coast of Mexico in the state of Jalisco (19°30' N, 105° 03'W) (Fig. 1). Mean annual temperature in the region is 25.1 °C and average annual rainfall is 788 mm (range: 384 – 1,392 mm). This region presents a markedly seasonal pattern of rainfall; the rainy season lasts from July to October and provides 80%

of the annual precipitation (García-Oliva, Camou & Maass 2002). The Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (CCBR) consists of primarily mature forest and has an extension of 13,200 ha, where the predominant vegetation type is tropical dry forest (TDF), with a canopy height ranging from 5 to 10 m (Noguera *et al.* 2002). Strips of taller and denser vegetation (riparian forest) run along rivers crossing the TDF. The conserved forest is highly diverse with more than 200 tree species. Dominant plant families are Leguminosae (14% of species) and Euphorbiaceae (8.2% of species) (Lott & Atkinson 2002). In the region we can find a great diversity of wildlife, including 19 species of amphibians (one endemic to the region), and 63 species of reptiles including two endemic to the region (Ramírez-Bautista 1994). The study area is part of the Mexican Pacific lowlands, a region considered a hotspot of herpetofauna (high species richness and endemism), supporting one third of the species of amphibians and reptiles known in Mexico (García 2006).

Study system

Along 40 km of the Pacific Coast we selected 14 study sites, twelve in early successional stages (ESS) and two in old-growth forest (OGF) within the CCBR (Fig. S1, Table 1). For the identification of the ESS sites we used classified ASTER satellite images generated for the region (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009; Avila-Cabadilla *et al.* 2012) and high-resolution satellite images available on Google Earth (<http://earth.google.com>). We interviewed landowners to corroborate time of abandonment. Subsequently, sites with the following characteristics were selected: 1) area of at least 200 x 200 m, 2) slope less than 20°, 3) accessible by road, 4) minimum distance of 3000 m between each other, and 5) representing a gradient in the percentage of dry and riparian forest coverage. These characteristics assured that sampling was carried out properly, avoiding common problems in studies of landscape ecology (pseudoreplication, spatial autocorrelation and unappropriated spatial scales for the species/processes studied) (Eigenbrod, Hecnar &

Fahrig 2011).

Vegetation sampling

Vegetation sampling was conducted during the rainy season, when most of the species in the region have leaves and fruits, facilitating taxonomic identification. In each site we set out 5 transects of 2 x 100 m (1000 m²) at a distance of 25 m from each other, and at 50 m (at least) from other vegetation type. In each transect we marked all individuals of plant woody species with a diameter at breast height (DBH) ≥ 2.5 cm. We registered the identity (at species level), DBH and number of branches of each marked individual. In addition we estimated the height of the 10 highest tree individuals at each site.

The Leaf Area Index (LAI), which quantifies the area occupied by vegetation, projected in a horizontal plane, was also measured (Fournier *et al.* 2003) at each study site. This index is useful for an assessment of the structural features of vegetation. Finally, in order to estimate the structural complexity of the understory, the percentage of vegetation was quantified within two 3 * 3 m quadrants (projected on a vertical plane) at eight random points in every sampling site. For more details on LAI measurements and estimation of the understory structural complexity see Appendix 1A-B.

Landscape characterization

To characterize the landscape, vegetation cover surrounding each study site within a ratio of 3000 m was classified using SPOT-5 images with a nominal spatial resolution of 10 m. These images were acquired during the dry season of 2011, which facilitated discrimination of the main types of vegetation in the region (i.e. pasturelands, dry forest and riparian forest) (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009; Avila-Cabadilla *et al.* 2012). For information on images classification see appendix 1C.

For each study site we estimated the percentage of coverage of TDF and Riparian Forest (RF) at six different spatial scales, using buffers defined by the area comprised between two concentric circumferences centered on the plot of each sampling site. Around each site we considered six concentric circumferences of 500, 1000, 1500, 2000, 2500 and 3000 m of radius. In this way the “buffer” of 1500 m corresponded to the area comprised between two circumferences of 1000 and 1500 m radius. These scales allowed us to encompass the expected home range of the studied species (i.e. anurans 40m², lizards 730m², snakes 4,900m² [Viperidae], 6,500m² [Colubridae], Vitt & Caldwell 2014).

For each “buffer” we estimated: 1) the percentage of landscape covered by tropical dry forest (TDF) and by riparian forest (RF), as a measure of the availability of these habitats; and 2) the patch density of each habitat as a measure of their degree of fragmentation. The landscape percentage was defined as the sum of the areas (m²) of all patches corresponding to each of these habitat types, divided by the total area covered by the buffer area and multiplied by 100. The patch density was defined as the number of patches of each of these habitat types divided by the total area covered by the buffer area (m²), and multiplied by 10,000 and 100 (to convert to 100 hectares) (McGarigall *et al.* 2002).

Percent coverage of TDF and RF as well as patch density was measured with the software QGIS (v. 2.6.1-Brighton, QGIS Development Team 2014) and the modules Orfeo, SAGA y GRASS implemented in this software. All estimations of the landscape structure were performed using the complement “LecoS – Landscape Ecology Statistics” implemented to QGIS (v. 2.6.1-Brighton, QGIS Development Team 2014).

Sampling of herpetofaunal communities

We surveyed one-ha plots in each of the 14 study sites, six times from January 2014 to

May 2015. Search for animals was time-constrained (two hours in the morning, 09:00 - 11:00, and two hours at night, 22:00 - 00:00) and was carried out by the same team of four biologists who were familiar with the local herpetofauna. We sampled the herpetofauna using the method of Visual Encounter Survey (VES) (Crump & Scott 1994), searching for animals in trees, shrubs and herbs, as well as on the ground and under rocks, logs and ground litter. We captured all detected individuals and identified them to species level. To avoid counting the same individual more than once, we clipped toes in frogs and lizards and ventral scales in snakes. All animals were released in the same site where they were captured. We completed a total search effort of 1344 person-hours.

Statistical analysis

To evaluate the completeness of our herpetofaunal survey we calculated, for each of the 14 sites, the percentage of the total estimated species richness that was covered by our samples (Soberón & Llorente 1993). Species richness was estimated using the non-parametric Chao 1 metric (Magurran 2004), which is based on abundance data and produces a low-bias estimation at small sample sizes (Colwell & Coddington 1994). We also tested our data for spatial autocorrelation using a Mantel test (999 permutations) based on Spearman rank correlation coefficients for ecological and geographic distance matrices (euclidean distance). We assessed significance of spatial structure at an $\alpha = 0.05$.

In order to visualize differences in assemblages' structure among sites we constructed species rank-abundance curves for each herpetological assemblage (Appendix 1D, Feinsinger 2001).

For statistical comparison of the studied assemblages in term of species richness, we computed the 95% confidence intervals of the Chao 1 metric, with the EstimateS software

v.9 (Colwell 2013). Non-overlapping confidence intervals were used as an evidence of statistically significant differences. We also quantified and mapped the degree of dissimilarities of assemblages among sites in terms of species composition and abundance. For this purpose, we used the Bray-Curtis coefficient and the non-metric multidimensional scaling ordination (NMDS). This unconstrained and iterative method of ordination allowed us to properly handle nonlinear species response, a high degree of beta diversity and datasets that deviate from multivariate normality (McCune & Grace 2002). The assemblages' scores resulting from the ordination were then used as synthetic variables reflecting assemblages' variation in species composition. These new variables were used as response variables for evaluating the assemblage response to the variation in vegetation and landscape attributes.

In order to evaluate the variation on assemblages not only in terms of their taxonomic diversity but also in terms of their functional diversity, four functional traits were estimated for each species. The selection of the set of traits were based on: 1) their association with life history and resources acquisition and 2) on the possibility that these traits can be easily measured in the field or obtained from literature for all evaluated species. For amphibians we considered: 1) snout-vent length (SVL), 2) foraging strategy (sit and wait vs. widely foraging), 3) reproductive mode (e.g. aquatic egg-laying, vegetation egg-laying, ground egg-laying, and foam egg-laying), and 4) embryonic development type (direct development, in which eggs hatch into small frogs vs. non-direct development in which eggs hatch into larvae). For lizards and snakes we evaluated: 1) SVL, 2) foraging strategy, 3) reproductive mode (viviparous vs. oviparous), and 4) activity pattern (diurnal vs. nocturnal). The mean SVL for each species was obtained from field measurements, whereas the information about foraging strategy, reproductive mode, type of embryonic development and pattern of activity was obtained from literature as well as from field

observations (Ramírez-Bautista 1994; Marroquin-Paramo 2014; Rangel-Orozco 2014).

These functional traits allowed us to evaluate how variation in environmental and biotic features along our studied gradients (i.e. vegetation complexity, landscape cover) affected herpetofauna assemblages' composition and functional diversity.

We evaluated functional diversity in herpetofauna assemblages using a set of three indexes that quantify the dispersion and distribution of the species in a multivariate functional trait space, representing separate primary components of functional diversity. For measuring the dispersion of species we used the functional dispersion index proposed by Laliberté and Legendre (2010), whereas for quantifying the species distribution we used two indexes proposed by Villéger, Mason & Mouillot (2008), functional evenness and functional divergence (for more information on this indices see Appendix 1E). The combination of these three indexes allowed us to examine different hypothesis related to the variation in the functional diversity of assemblages. For example, the reduction in the degree of dispersion of the species in the functional space may indicate the action of environmental filters, while a shift in the distribution of abundance may reveal a shift in the intensity of competitive interactions (Mason *et al.* 2008). All analyzes were performed in R with the help of the FD library (R Development Core Team 2009).

We also used the NMDS based on Euclidian distances to map the differences between sites in terms of vegetation structure. The vegetation attributes considered for this analysis were: 1) richness of woody species, 2) number of individuals, 3) total number of branches, 4) total basal area, 5) average height of the tallest trees, 6) mean leaf area index, and 7) average percentage of understory vegetation. The site's scores resulting from the ordination were used as synthetic variables reflecting the sites variation in terms of vegetation structure. These new variables were then considered as explanatory variables for evaluating the potential assemblage response to the variation in vegetation structure.

We evaluated the association between the variation in attributes of assemblages and all the explanatory variables characterizing the vegetation and landscape structure by means of generalized linear models (GLMs). In this sense, the estimated species richness (Chao 1) and the abundance data were modeled using a Poisson error distribution with the log link function, whereas all diversity metrics and the NMDS scores reflecting the variation in species composition, were modeled using a Gaussian error distribution with the identity link function. In order to avoid the effect of multicollinearity that arises because the metrics of landscape structure tend to correlate with the landscape proportion of the corresponding land-cover classes, in all the analysis we substituted the estimated values of the patch density for the residual values of the regression between this variable and the landscape proportion (Fahrig 2003).

To identify the independent variables with a greater explicative power we used the model selection approach based on the Akaike Information Criterion (AIC_c), corrected for small sample size (Burnham & Anderson 2002). This approach allowed us to select the most plausible models from a set of models (for details on AIC_c calculation see Appendix 1F). All analyzes were performed in R with the help of the $AICcmodavg$ library (R Development Core Team 2009).

Results

We recorded the presence of 3387 individuals (756 anurans, 2478 lizards, 152 snakes and 1 turtle) of 62 species (17 species of anurans, 19 of lizards, 25 of snakes and 1 of turtles) and 25 families (7 families of anurans, 10 of lizards, 7 of snakes and 1 of turtles). Hylidae was the most speciose family of anurans with 7 (41.17 %) species and also the most abundant with 381 (50.39 %) individuals recorded. For lizards, the most speciose family was Phrynosomatidae with five (26.31 %) species, while the family Teiidae presented the highest abundance with 988 (39.87 %) individuals. For snakes, the Colubridae family was

the most speciose with 12 (48 %) species as well as the most abundant with 94 (61.84 %) individuals. The most abundant frog was *Lithobates forreri* (165 individuals), the most abundant lizard was *Anolis nebulosus* (853 individuals), and the most abundant snake was *Oxybelis aeneus* (44 individuals). Sampling completeness of frogs ranged from 43 % to 100 %, for lizards, from 71 % to 100 % and for snakes from 32 % to 100 % (Table 2).

Spatial autocorrelation

Mantel test's results indicated no evidence of spatial autocorrelation in the set of data used for hypothesis testing (frogs $r = -0.1158$, $p = 0.805$; lizards $r = 0.0753$, $p = 0.27$; snakes $r = -0.2395$, $p = 0.97$).

Vegetation attributes

The NMDS used for creating a synthetic variable that would reflect overall variation in vegetation structure, was adequate (stress = 3.08 in a scale of 0 to 100), indicating differences among sites according to vegetation attributes (McCune & Grace 2002, Fig. 3). The resulting ordination showed a clear separation on vegetation structure between conserved sites and those in the initial stages of secondary succession. Centroid comparison between both types of sites indicates that their difference is higher than expected by chance (Axis 1 and 2: $r^2 = 0.51$, $p = 0.012$; Axis 1 and 3: $r^2 = 0.50$, $p = 0.012$). For details on NMDS axis see Appendix 2A.

Variation among assemblages

The most abundant frog species in the landscape were *Lithobates forreri* (165 individuals, 21.82 %) and *Agalychnys dacnicolor* (141 individuals, 18.65 %). *A. dacnicolor* was most abundant frog in ESS sites, whereas *Tlalocohyla smithii* and *Smilisca baudini* were the most abundant frogs in OGF (Fig. 4a). The most abundant lizard in the landscape, *Anolis*

nebulosus (853 individuals, 34.42 %), was the most abundant lizard in ESS sites, whereas *Aspidoscelis lineatissima* was the most abundant lizard in OGF (Fig. 4b). *Oxybelis aeneus*, the most abundant snake in the landscape (44 individuals, 28.94 %), was the most abundant in five sites of ESS and the two sites of OGF. *Imantodes gemmistratus* (15 individuals, 9.86 %) was the second most abundant snake at the landscape level (Fig. 4c).

The estimated species richness (Chao1) of assemblages presented a marked variation among some of the sampling sites. In general, old-growth sites presented differences in herpetofauna species richness with at least some of the ESS sites, whereas ESS sites presented differences among them, being BAS and LFO the sites differing most from the rest of ESS sites (Fig. 5). Differences among sites per assemblage are detailed in Appendix 2B.

The NMDS ordination indicated a marked variation among sampling sites in the assemblage's species composition (Fig. 6). In the case of frogs, all sites were different in species composition. The ESS site BAS presented the highest differences with the rest, whereas both OGF sites were different from each other (Fig. 6a). In the case of lizards, the ESS site LHF presented the highest differences with the rest. Both of the OGF sites were different in lizard composition (Fig. 6b). In the case of snakes, the ESS sites BAS and SCU were the most different from each other (Fig. 6c).

Assemblages' response to vegetation and landscape attributes

We found a high specificity on the response of the different herpetological groups to the variation in habitat attributes (Table 3). In this sense, variation in species composition and structure of frog's assemblages was largely associated to the variation in: 1) vegetation structure and 2) landscape attributes regarding TDF and RF at different spatial scales (from 500 m to 3000 m). Specifically, species composition was mainly associated to

variation in vegetation structure - LAI - and to variation of RF cover (mainly at the smallest spatial scales: 500 to 1500 m). On the other hand, the highest richness of frog species was observed in sites surrounded by a high density of TDF patches, as well as in sites with high branches density, while the highest abundance of frogs was found in sites surrounded by a high proportion of TDF cover and in sites with a high LAI. Finally, the variation in taxonomic diversity of frogs appeared to be largely and positively related to the density of patches of TDF and RF, as well as to the vegetation structure complexity.

In functional terms we found that distribution of frog species in the functional space was related to the variation in the habitat attributes at the landscape scale (Table 4). We found a higher functional evenness and functional divergence in sites surrounded by a high proportion of TDF. A high functional evenness was also found in sites surrounded with a high patch density of RF.

Regarding assemblages of lizards, we found that species composition and abundance appeared to be influenced by the number of tree branches (Table 4). Density of RF patches also influenced species composition. In addition, lizard taxonomic diversity was largely and positively associated to variations in cover of TDF and RF. Regarding functional diversity, a higher functional dispersion and functional divergence were observed in sites with a higher density of TDF patches.

Variation in snake's assemblages composition was tightly associated to the variation of cover of RF at the lowest spatial scales and to variation of TDF patch density at larger spatial scales (Table 4). In addition, species richness was positively associated to number of plants individuals and species, tree height and stem basal area and negatively associated to understory density. On the other hand, abundance and taxonomic diversity of snakes could be explained by the variation in TDF patch density, while the abundance was also associated to patch density of RF. Finally, we detected a significant increase in the

functional dispersion and functional evenness with an increase in the patch density of RF as well as an increase in the functional divergence with an increase in the proportion of TDF.

Discussion

Sampling completeness varied among surveyed herpetological groups from 32 % - 100 %. The lowest completeness values corresponded to snakes, which in general are considered rare species in herpetological surveys (e.g. Urbina-Cardona & Reynoso 2005; Suazo-Ortuño *et al.* 2015). Overall, levels of sampling completeness obtained in our study fall within the range of completeness values reported in herpetological surveys (e.g. Urbina-Cardona, Olivares-Pérez & Reynoso 2006; Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz & Martínez-Ramos 2008). Compared to the herpetological inventory of the study region elaborated by Ramírez-Bautista (1994) we registered 17 of 19 frog species (89.5 %), 19 of 22 lizard species (95 %), one of three non-marine turtle species (33.3 %), and 25 of 34 non-marine snake species (79.4 %). In total we registered 69.3 % of amphibian and reptile species previously registered by Ramírez-Bautista (1994).

We found a high variation in composition, richness and diversity of herpetofaunal assemblages at the initial stages of TDF succession. This pattern mirrored what has been reported for plant species composition at ESS sites (Alvarez-Añorve *et al.* 2012). These results might be a consequence of high stochasticity levels (e.g. random colonization of species at initial stages of succession) in the assembly of herpetofaunal assemblages in these habitats, as well as to the epiphenomenal response of these groups to habitat variation.

In general most frog assemblages were dominated by *A. dacnicolor*, a medium body size treefrog that is considered a generalist species (Wiewandt 1970). The most different of the surveyed sites in frog composition and richness was BAS, in which only three species of

frogs were registered (*Rhinella marina*, *Diaglena spatulata*, *L. forreri*). This site presented a markedly low level of vegetation structural complexity and a low understory density, conditions that determine high levels of solar radiation and temperature and low levels of relative humidity. These environmental conditions might act as an environmental filter limiting the establishment of this group of estenoichal vertebrates, which present anatomical and physiological features that makes them susceptible to desiccation conditions (Duellman & Trueb 1994). *R. marina* is a large size species that presents morphological and physiological traits that allows it to thrive in desiccation environments (Wells 2007). *D. spatulata* is a medium size frog that is considered a generalist species, able to survive in habitats with an ample range of environmental conditions. *L. forreri*, a ranid species associated to surface water bodies lives in BAS site most likely due to the presence of a little swamp.

In the case of lizards, *A. nebulosus*, a small generalist arboreal species, was the most abundant lizard in the landscape. The most different of the surveyed sites in lizard composition was LFH, a site with the lowest level of lizard abundance. This site presented low levels of vegetation structural complexity, was dominated by legumes and presented low percentages of litter cover. Three species associated to habitats with high levels of litter cover, *Sceloporus utiformis*, *Holcosus undulatus* and *A. lineatissima* presented markedly low abundance at this site. Furthermore, *A. lineatissima* was the most abundant lizard in OGF sites, a habitat with high levels of ground litter cover.

The most abundant snake in the landscape was *O. aeneus*, a generalist, arboreal species that forages actively for lizards. The preferred prey for this species is *A. nebulosus* (Henderson 1982), the most abundant lizard registered in the landscape. *I. gemmistratus*, the second most abundant snake species at landscape level, was restricted to ESS. This is a generalist snake mainly associated to the environmental features of disturbed or early

successional stages of TDF (Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz & Martínez-Ramos 2008).

Additionally, the most different of the surveyed sites in snake composition was BAS, a site with the lowest level of snake abundance, and where only two snake species were registered (*Tantilla calamarina*, *Micrurus distans*). These two species are terrestrial, and the low level of litter cover in the site might explain their low abundance (two individuals of each species). *T. calamarina* preys on terrestrial centipeds (*Scolopendra* sp.) and *M. distans* is a coral snake that mainly feeds in other terrestrial snakes and lizards.

These results indicate that a continued simplification of vegetation structural complexity due to an increasing disturbance regime would favor the prevalence of certain herpetofauna species representing only a small proportion of the system diversity, and even of the species that can potentially occur in secondary forests. Structurally simple habitats could exclude to: 1) small size, specialist frogs not able to thrive in desiccation environments, 2) lizards associated to high levels of litter cover and 3) arboreal snakes and those sensible to low levels of litter cover. In this sense, our most disturbed sites show the probable outcome of the biotic homogenization threatening TDF and its successional process.

We also found a high specificity on the response of the different herpetological groups to variation in habitat attributes. This multi-spatial-scale and multi-land-cover-class approach, allowed us to determine the specific scale and type of land cover that were associated to the changes in the attributes of the different groups. According to our hypothesis, in general we found the richest herpetofaunal assemblages in sites embedded in the most conserved matrix with higher levels of vegetation cover. Additionally, patch density of forest was also associated to the variation in assemblages' richness. Contrary to our expectations, frogs, lizards and snakes responded to both local and landscape habitat attributes. Ecological attributes and vagility helped us to understand the response of these

groups. Finally, we found that the response of these herpetofauna groups to habitat attributes involved both taxonomic and functional diversity.

In general, frogs responded to several habitat and landscape attributes. Habitats with low vegetation structural complexity, determining low levels of environmental heterogeneity, could limit species coexistence (MacArthur & MacArthur 1961; Tews *et al.* 2004). The low vegetation structural complexity determines an environment with high solar radiation, high air temperature, low relative humidity (Lebrija-Trejos *et al.* 2010) and low diversity of microhabitats. Therefore amphibians, a group highly susceptible to low relative humidity, present in these habitats low levels of diversity and abundance (Urbina-Cardona, Olivares-Pérez & Reynoso 2006). In sites with presence of large surface water bodies, such as LFO, richness and abundance of frogs were high despite low levels of vegetation structural complexity.

At landscape level, a higher heterogeneity generated by high patch density of TDF and RF could be associated to a higher number of habitats available to anurans (Tews *et al.*, 2004). This may explain the taxonomic and functional diversity of frogs at landscape level. Higher levels of functional equitativity and divergence were associated to higher habitat heterogeneity (higher amount of TDF and patch density of RF). The increment in number of available habitats for anurans might promote the coexistence of different functional strategies.

Lizards were associated to number of branches at habitat level, whereas at landscape level they were associated to cover and patch density of TDF and to RF cover. They were more abundant and diverse in those ESS sites with lower branch density. Lower density of branches results in higher solar radiation available for lizards' thermoregulation and therefore in higher abundance of them. The proportion of RF cover also affected composition and abundance of lizards. Association of lizards to RF has been reported to be

influenced by prey availability, especially during the dry season in TDF, when shortage of resources represents a survival challenge for vertebrates, and such is the case with lizards that move from upland to riparian habitats during this season (Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz & Martínez-Ramos 2011). Functional diversity of lizards was positively associated to high patch density of TDF. A higher heterogeneity generated by a high patch density might be associated to a higher number of habitats available for lizards (Tews *et al.* 2004), promoting the coexistence of different functional strategies. This might explain the taxonomic and functional diversity of lizards at landscape level.

In general, snakes were the most sensitive of the surveyed herpetofauna groups to variation in landscape attributes: composition, abundance and taxonomic and functional diversity of this group varied in accordance to landscape composition. Among herpetofauna, snakes are the animals with the largest home ranges (Vitt & Caldwell 2014), and therefore might be the most sensitive to landscape features. On the other hand, species richness responded exclusively to vegetation structural complexity that define a higher environmental heterogeneity and as a consequence the coexistence of more species.

Our study shows that vegetation structural complexity influenced herpetofauna composition at local scale whereas at larger scales patch density and cover of both TDF and RF were relevant to assemblages' composition. Taxonomic and functional diversity of herpetofauna were associated to patch density of both TDF and RF. The importance of riparian forests for all groups was probably a result of the limited resources availability, especially during the dry season when RF becomes a refuge for all herpetofauna groups in the TDF.

These findings indicate that quality of the surrounding matrix is critical for the survival and maintenance of herpetofaunal species in the early successional stages of dry tropical forests. Considering that ESS greatly influence the course of secondary succession, the natural



regeneration of the herpetofaunal communities of TDF will depend not only on the local vegetation attributes but also on the status of the surrounding matrix. A degraded matrix with low TDF and RF cover, could limit the richness and composition of herpetofaunal communities, whereas a conserved matrix with high forest cover and patch density will favor the natural regeneration of these communities and the ecological processes in which they are involved. Thus, an integral strategy of herpetofauna conservation in tropical anthropogenic landscapes should consider the management of the habitat at different spatial scales. At local scale actions must guarantee the preservation of the vegetation structural complexity, whereas at landscape scale actions must focus on preserving a matrix with large fragments, as conserved as possible, of TDF and RF. In this sense, a multi-scalar management of the system would allow to avoid the rapid faunal homogenization characterizing contemporaneous ecosystems and to preserve the resilience of the forest. On the other hand, to ignore the multi-scalar nature of the drivers of herpetofaunal community assembly could preclude the success of conservation and restoration programs, threatening the TDF recovery.

Acknowledgments

Financial support was provided by the “Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica” of the “Universidad Nacional Autónoma de México” (PAPIIT: IA-203413 and IA-204014). This study was part of the project “La Biodiversidad y su resiliencia en Paisajes Modificados por Actividades Humanas” (PRODEP-SEP). The results of this study are part of the MS thesis of the principal author, under the direction of Dr. Ireri Suazo-Ortuño. The principal author thanks the financial support of “Programa Nacional Becas de CONACYT”.

References

Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada,

M., Sánchez-Azofeifa, A., Avila-

- Cabadilla, L.D. & Gamon, J.A. (2012) Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany*, 99, 816-826.
- Arizmendi-Arriaga, M.C., Berlanga, H., Márquez-Valdelamar, L., Navarajo, L. & Ornelas, F. (1990) Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos del Instituto de Biología, No. 4, pp. 62. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Avila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., Henry, M. & Alvarez-Añorve, M.Y. (2009) Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258, 986–996.
- Avila-Cabadilla, L.D. (2011) Diversidad de Murciélagos Filostómidos en Estadio Sucesionales de Bosques Neotropicales Secos. PhD thesis, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Avila-Cabadilla, L.D., Sanchez-Azofeifa, G.A., Stoner, K.E., Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M. & Portillo-Quintero, C.A. (2012) Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS One*, 7, e35228.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn, pp 515. Springer-Verlag, New York. USA.
- Calderón-Mandujano, R.R., Galindo-Leal, C. & Cedeño-Vázquez, J.R. (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoologica Mexicana*, 24, 95-114.
- Ceballos, G. & Miranda A. (2000) Guía de Campo de los Mamíferos de la Costa de Jalisco, Mexico. Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. (2007) Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal society B-Biological sciences*, 362, 273-289.
- Cowell, R. & Coddington, J. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal society B-Biological sciences*, 345, 101-118.
- Colwell, R.K. (2013) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. User's guide. University of Connecticut, Storrs. Available from: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Crump, M.L. & Scott, N.Y. (1994) Visual encounter surveys. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians (eds Heyer, W., Donnelley, M.A., McDiarmid, R.A., Hayek, L.C. & Foster, M.C.), pp. 84-92. Smithsonian institution. USA.
- Duellman, W.E. & Thomas, R. (1996) Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparison of the anurans among sites in the upper Amazon Basin. *Occasional Papers of the Museum of Natural History*

University of Kansas, 180, 1-34.

Duellman, W.E. & Trueb, L. (1994) *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. USA.

Egler, F.E. 1(954) Vegetation science concepts. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4, 412–417.

Eigenbrod, F., Hecnar, J.S. & Fahrig, L. (2011) Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation*, 144, 298–305.

Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 487–515.

Feinsinger, P. (2001) *Designing Field Studies for Biodiversity Conservation*. Island Press, Washington, DC.

Flores-Villela, O. & Goyenechea, I. (2003) Patrones de distribución de anfibios y reptiles de México. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía (eds Morrone, J.J. & Llorente-Bousquets, J.), pp 289–296. CONABIO/Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Fournier, R.A., Mailly, D., Walter, J.M. & Soudani, K. (2003) Indirect measurement of rest canopy structure from in situ optical sensors. *Methods for remote sensing of forests: Concepts and case studies* (eds Wulder, M. Franklin, & S.), pp. 77–114. Kluwer Academic Press, London.

García, A. (2006) Using ecological niche modeling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation*, 130, 25-46.

García, A. & Ceballos, G. (1994) *Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco*. Fundación Ecológica de Cuixmala. A. C. e Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

García-Oliva, F., Camou, A. & Maass, J.M. (2002) El clima de la región central de la costa del pacífico mexicano. *Historia Natural de Chamela* (eds Noguera, F.A., Vega, J.H., García, A.N. & Quesada, M.). Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Gardner, T.A., Barlow, J. & Peres, C.A. (2007) Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138, 166-179.

Gillespie, W.T., Grijalva, A. & Farris N.C. (2000) Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands. Plant Ecology*, 147, 37–47.

Guariguata, M.R. & Rebecca Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.

Hartwell, H.W Jr. & Ollivier, L.M.,

(1998) Stream amphibians as



- indicators of ecosystem stress: a case study from California's Redwood. *Ecological Applications*, 8, 1118-1132.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance- based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386-398.
- Lott, E.J. & Atkinson, T.H. (2002) Biodiversidad y fitogeografía de Chamela- Cuixmala, Jalisco. Historia Natural de Chamela (eds Noguera, F.A., Vega, J.H., García, A.N. & Quesada, M.), pp. 83-97. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Mac Arthur, R.H. & Mac Arthur, J.W. (1961) On bird species diversity, *Ecology*, 42, 594–598.
- Magurran, A. E. (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Science, Malden, Massachusetts. USA.
- Markesteijn, L. & Poorter, L. (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97, 311–325.
- Marroquín-Páramo, J.A. (2014) Efecto del Huracán Jova en la comunidad de anfibios en diferentes estadios sucesionales en un bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, México. MSc thesis. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. México.
- Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselee, C., Mouillot, D. & Argillier, C. (2008) Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77, 285–296.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002) Analysis of ecological communities. MjM Software, pp. 300. Gleneden Beach, Oregon. USA.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., Neel, M.C. & Ene, E. (2002) FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.
- Noguera, A., Vega, J.H., Garcia, A.N. & Quesada, M. (2002) Historia natural de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ochoa, O.L.M. & Flores-Villela. O. (2006) Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México-CONABIO, México.
- QGIS Development Team. (2015) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.[Recuperado el 27 de Marzo del 2016 de <http://qgis.osgeo.org>]

- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa G.A., Alvarez-Añorve, M.Y., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L.D., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espíritu-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernández, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Cerdeira, L.P., Powers, J.S., Neves, F. de S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. & Sanchez-Montoya, G. (2009) Sucession and management of tropical dry forest in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014–1024.
- Quesada, M., Álvarez-Añorve, M., Avila-Cabadilla, L., Castillo, A., Lopezaraiza-Mikel, M., Martín-Rodríguez, S., Rosas-Guerrero, V., Sáyo, R., Sánchez-Montoya, G., Contreras-Sánchez, J.M., Balvino-Olvera, F., Olvera-García, S.R., Lopez-Valencia, S., & Valdespino-Vázquez N. (2013). *Tropical Dry Forest Ecological Succession in Mexico: Synthesis of a Long-Term Study* (eds Sanchez-Azofeifa, A., Powers, J.S., Fernandes, G.W., & Quesada, M.), pp. 17-33. CRC Press.
- R Development Core Team. (2009) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria.
- Ramírez-Bautista, A. (1994) Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología 23. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Rangel-Orozco, J. D. 2014. Estructura de la Comunidad Herpetofaunística en el Sistema Borde Interior del Bosque Tropical Seco en la Región de Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. MSc thesis. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. México.
- Russildi, G.G.V. (2015) Respuesta de anfibios y reptiles a los cambios en la estructura espacial del hábitat en la selva Lacandona, Chiapas. MSc thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V. & Sánchez-Cordero, V. (2014) Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7, 403–422.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Cuevas, R.P., Castillo, A. & Sánchez-Montoya, G. (2009) Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 258, 907–912.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J.A. & Cuevas-Reyes, P. (2005) Research priorities for neotropical dry forest. *Biotropica*, 37, 477–485.
- Soberon, J. & Llorente, J. (1993) The use of species accumulation functions for prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7, 480-488.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J. & Martínez-Ramos, M. (2008) Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblage. *Conservation Biology*, 22, 362-374.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J. & Martínez-Ramos, M. (2011) Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica*, 43, 237-245.

- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Mendoza, E., López-Toledo, L., Lara-Urbe, N., Márquez-Camargo, C., Paz-Gutiérrez, J. G. & Rangel-Orozco, J.D. (2015) High resilience of herpetofaunal communities in a human-modified tropical dry forest landscape in western Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8, 396-423.
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B. & Swanson, F.J. (2010) The forgotten stage of forest succession: early- successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 117-125.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79-92.
- Trejo, V.I. (2005) Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. Sobre biodiversidad: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma, Vol. 4. (eds Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A.), pp.111–122. Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.
- Trejo, V.I. & Dirzo, R. (2000) Deforestation of seasonally dry forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94, 133–142.
- Tuberville, T.D., Willson, J.D., Dorcas, M.E. & Gibbons, J.W. (2005) Herpetofaunal species richness of southeastern national parks. *Southeastern Naturalist*, 4, 537-569.
- Urbina-Cardona, J.N., Londoño-Murcia, M.C. & García-Ávila, D.G. (2008) Dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Caldasia*, 30, 4r7b9in-4a-9C3.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M. & Reynoso, R.V.H. (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pastures-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Tuxtlas Biosphere of Veracruz, México. *Biological Conservation*, 132, 61-75.
- Urbina-Cardona, J.N. & Reynoso, V.H. (2005) Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma, Vol. 4 (eds Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A), pp 191–207. Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.
- Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Vitt, L.J. & Caldwell J.P. (2014) Herpetology An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Sam Noble Museum and Biology Department. University of Oklahoma. USA.
- Wells, D. K. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians. University of Chicago Press. Chicago, Illinois. USA.
- Whitfield, S.M., Bell, K.E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F., Chaves, G., Savage, J.M. & Donnelly, M.A. (2007) Amphibian and reptile decline over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

America, 20, 8352-8356.

Wiewandt, T. A. 1970. The reproductive biology and behavior of the tree frog *Pachymedusa dacnicolor* (Cope) in Sonora, Mexico. MSc thesis. University of Arizona. U.S.A.

Figure Legends

Fig. 1. Study area and study sites at the Chamela region, Jalisco, Mexico.

Fig. 3. Ordination (NMDS) of study sites based on vegetation attributes. The vegetation attributes considered were: 1) richness of woody species (Nº. species), 2) number of individuals (Nº. individuals), 3) total number of branches (Nº. branches), 4) stand basal area (SBA), 5) average height (Height), 6) leaf area index (LAI), and 7) percentage of vegetation cover at understory (Understory).

Fig. 4. Rank-abundance curves for herpetological assemblages at each study site. Charts correspond to a) anurans, b) lizards, and c) snakes. Numbers represent the following species: chart a), 1. *Agalychnys dacnicolor*, 2. *Craugastor hobartsmithi*, 3. *Craugastor occidentalis*, 4. *Dendropsophus sartori*, 5. *Diaglena spatulata*, 6. *Eleutherodactylus nitidus*, 7. *Hypopachus ustus*, 8. *Hypopachus variolosus*, 9. *Incilius marmoreus*, 10. *Incilius mazatlanensis*, 11. *Leptodactylus melanonotus*, 12. *Lithobates forreri*, 13. *Rhinella marina*, 14. *Smilisca baudini*, 15. *Smilisca fodiens*, 16. *Tlalocohyla smithii*, 17. *Trachycephalus typhonius*. Chart b) lizards, 1. *Anolis nebulosus*, 2. *Aspidoscelis communis*, 3. *Aspidoscelis depii*, 4. *Aspidoscelis lineatissima*, 5. *Coleonyx elegans*, 6. *Ctenosaura pectinata*, 7. *Gerrhonotus liocephalus*, 8. *Heloderma horridum*, 9. *Holcosus undulatus*, 10. *Iguana iguana*, 11. *Marisora brachypoda*, 12. *Phrynosoma asio*, 13. *Phyllodactylus lanei*, 14. *Plestiodon parvulus*, 15. *Sceloporus horridus*, 16. *Sceloporus melanorhinus*, 17. *Sceloporus utiformis*, 18. *Scincella assata*, 19. *Urosaurus bicarinatus*. Chart c) snakes, 1. *Agkistrodon bilineatus*, 2. *Boa sigma*, 3. *Coniophanes lateritius*, 4. *Conophis vittatus*, 5. *Crotalus basiliscus*, 6. *Dipsas gaigeae*, 7. *Drymarchon melanurus*, 8. *Drymobius margaritiferus*, 9. *Imantodes gemmistratus*, 10. *Lampropeltis triangulum*, 11. *Leptodeira maculata*, 12. *Leptodeira uribei*, 13. *Leptophis diplotropis*, 14. *Manolepis putnami*, 15. *Masticophis mentovarius*, 16. *Mastigodryas melanolomus*, 17. *Micrurus distans*, 18.

Oxybelis aeneus, 19. *Rena humilis*, 20. *Salvadora mexicana*, 21. *Sibon nebulata*, 22.

Symphimus leucostomus, 23. *Tantilla bocourti*, 24. *Tantilla calamarina*, 25. *Trimorphodon biscutatus*.

Fig. 5. Species richness, estimated by the use of the Chao1 index, for the herpetological assemblages at each sampling site. Charts correspond to a) anurans, b) lizards, c) snakes.

Fig. 6. Ordinations (NMDS) of herpetological assemblages based on species composition and abundance. Charts correspond to a) anurans, b) lizards, c) snakes.

Fig. S1. Classification of the landcover within 3000 m around the study sites.

Landcover classes are: 1) dry tropical forest (gray), riparian forest (black), and 3) other types of coverage (white).

Fig. 1

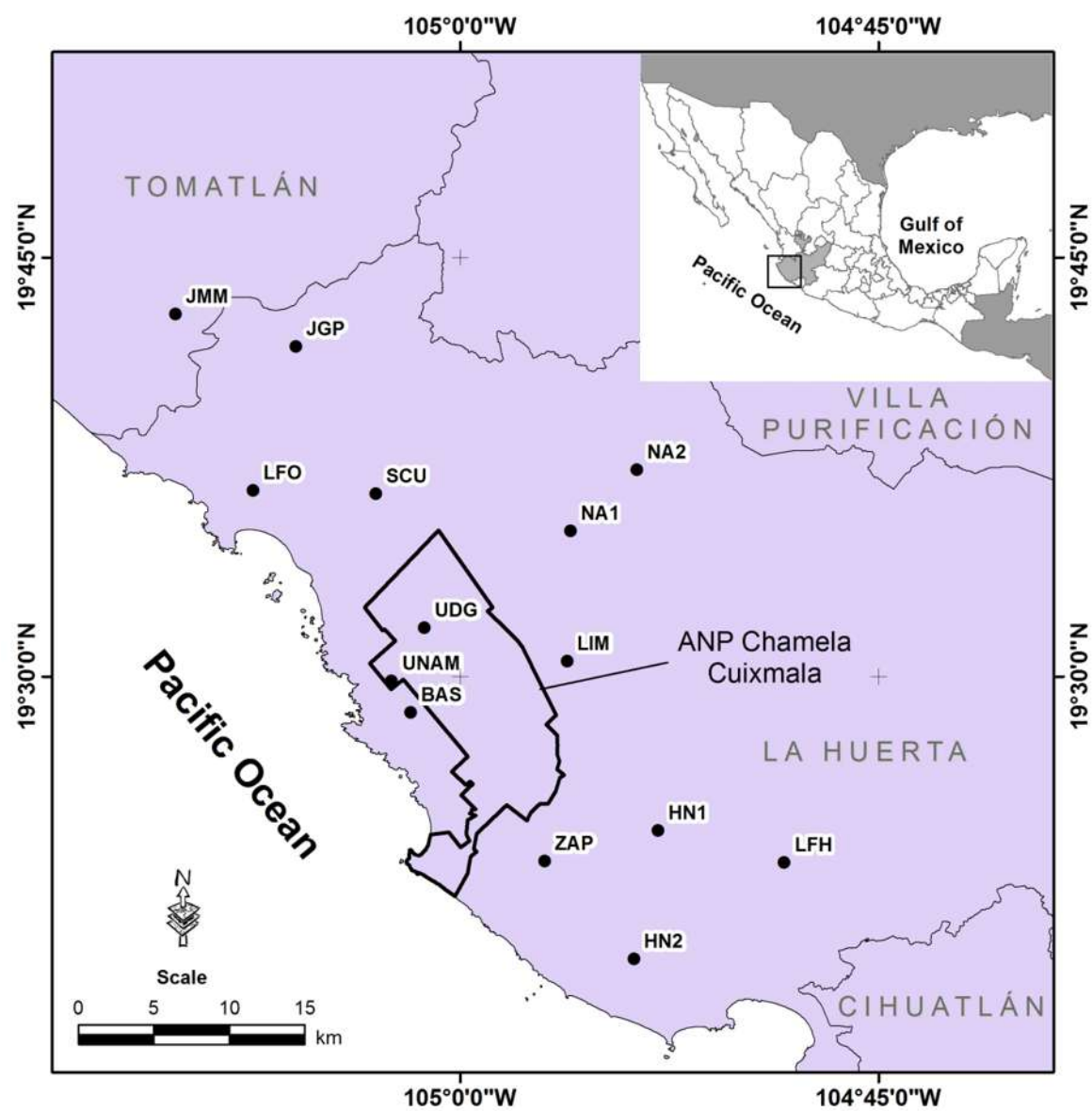


Fig. 3

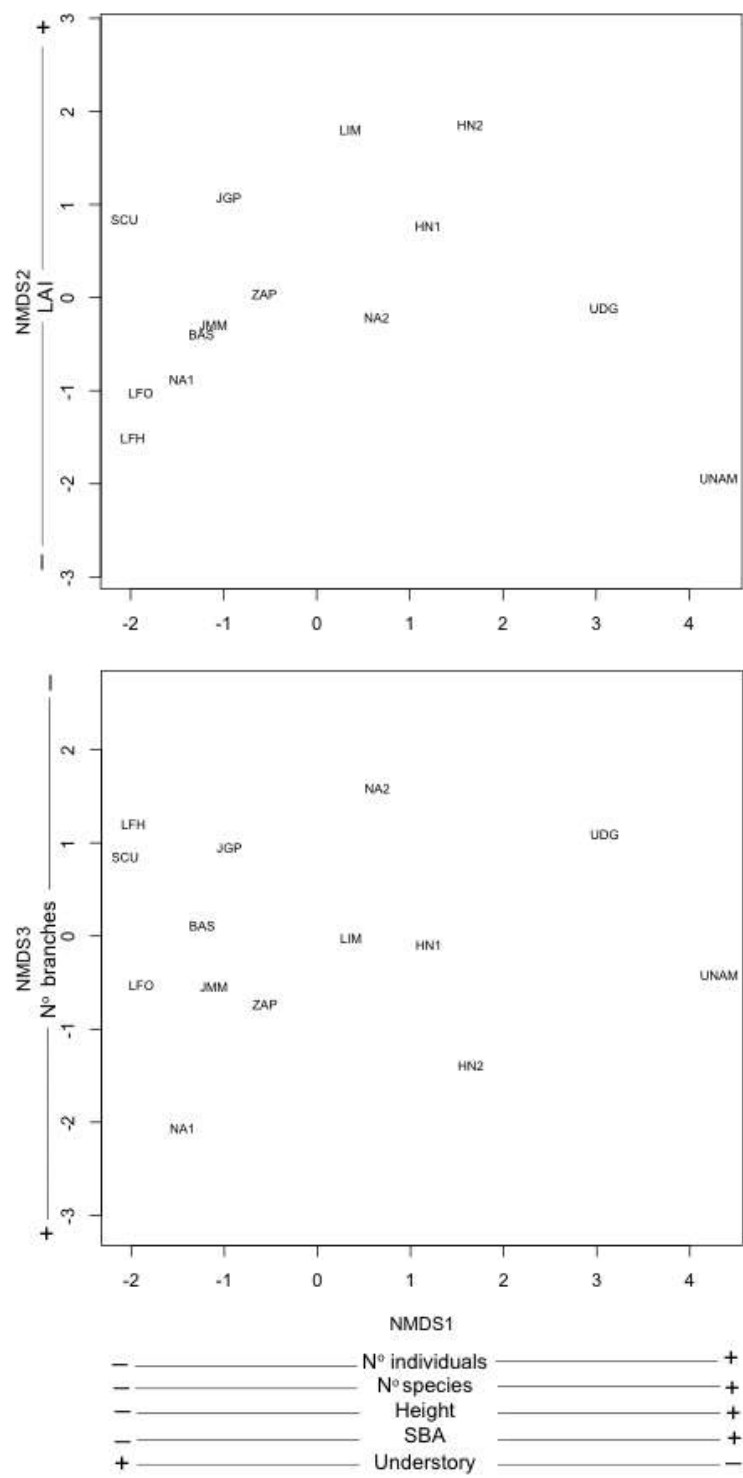


Fig. 4

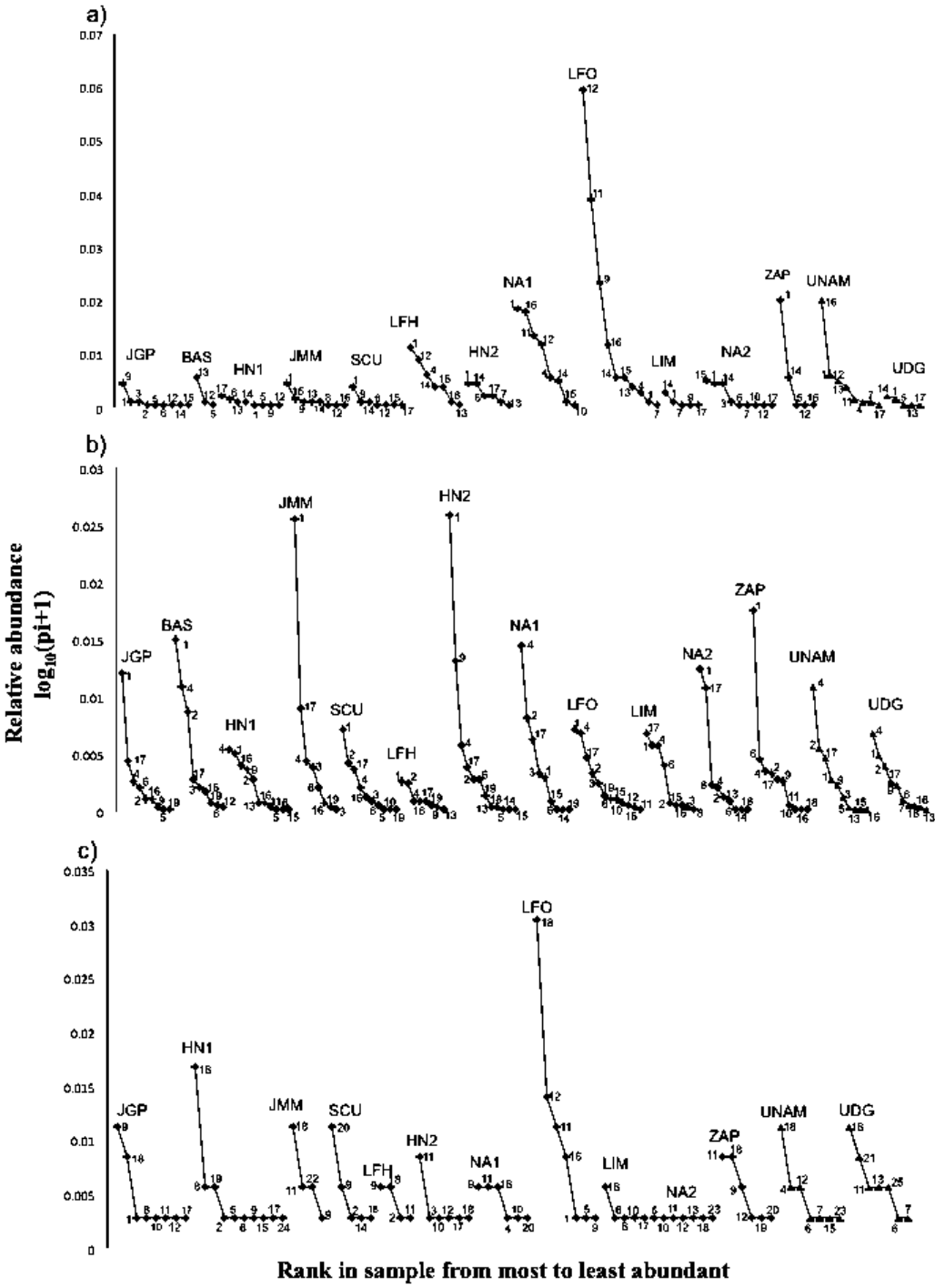


Fig. 5

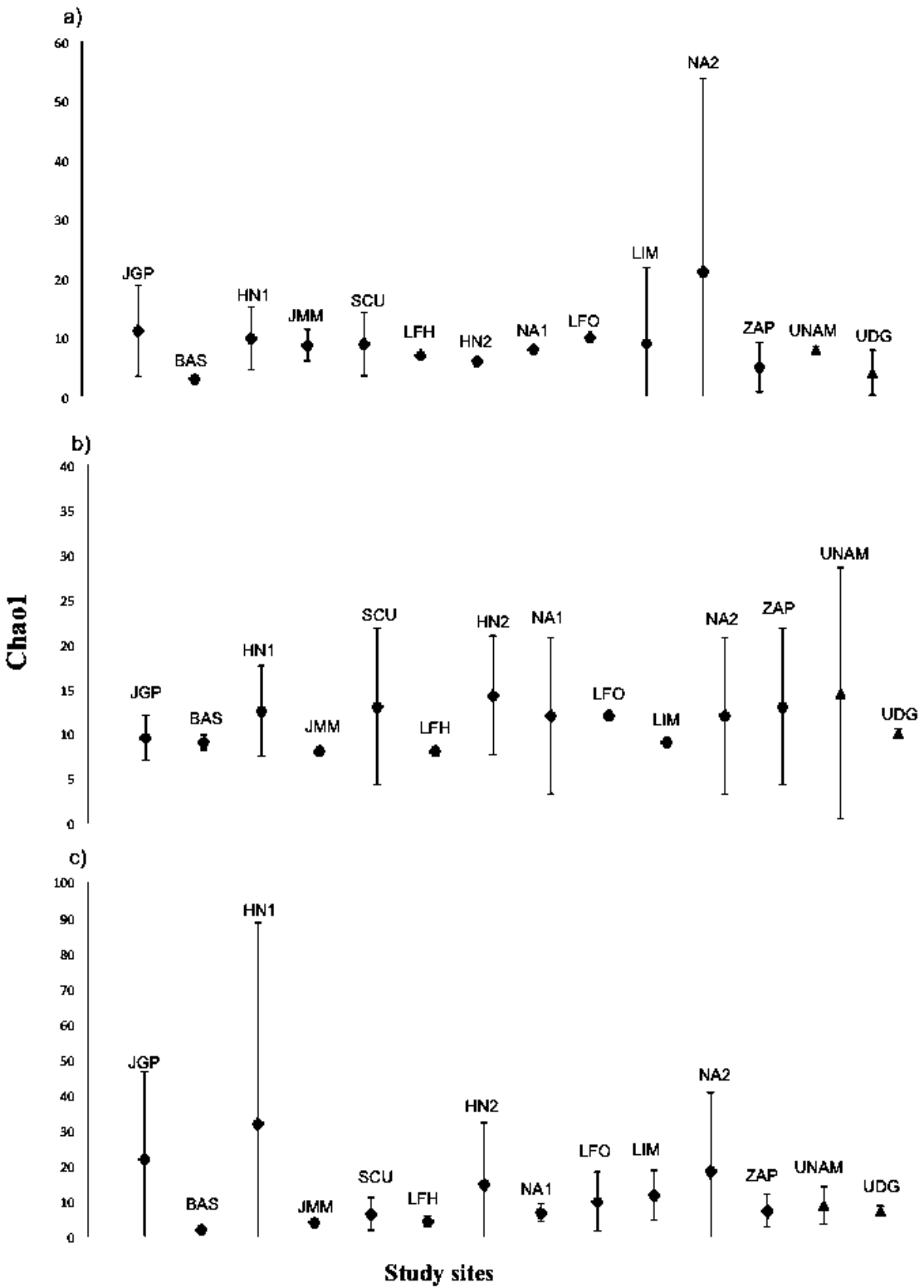


Fig. 6

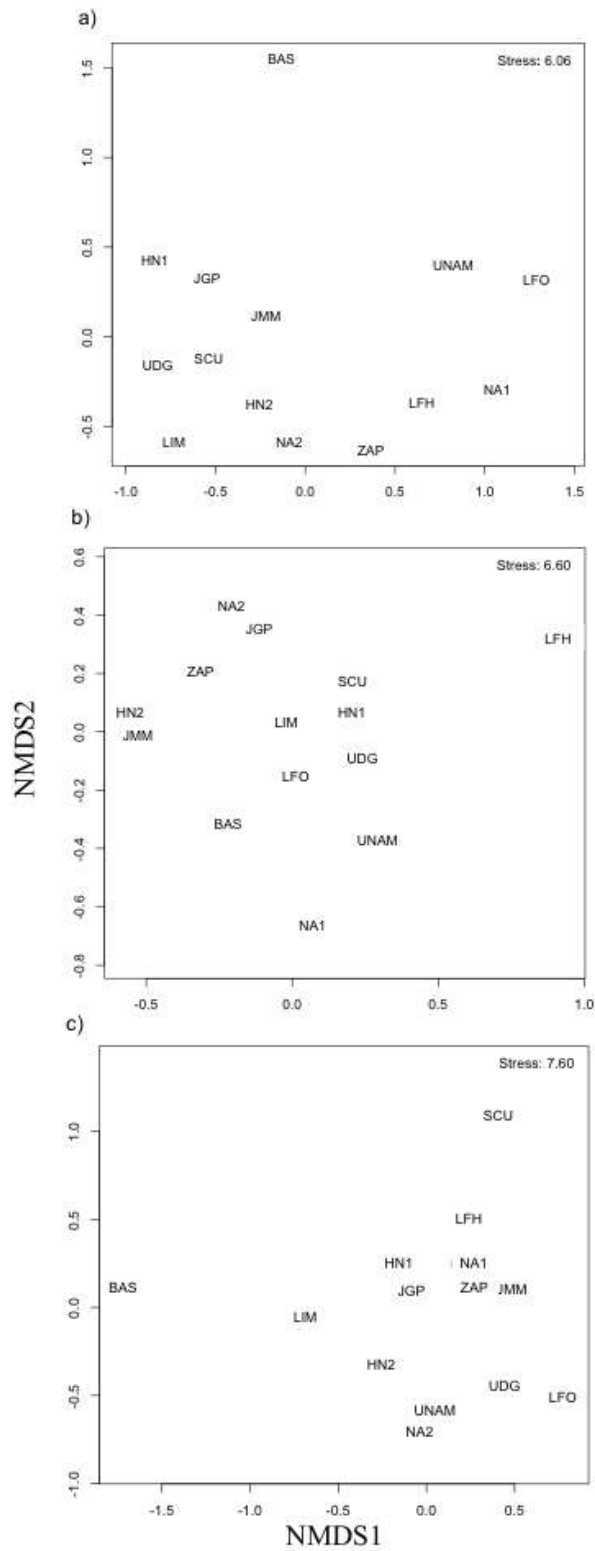


Table 1. Study sites, acronym, location coordinates in decimal degrees and time of abandonment.

STUDY SITE	ACRONYM	COORDINATES		ABANDON TIME
Camino antiguo sur de la Estación Biológica Chamela	UNAM	495714.11	2155886.58	>50
Entrada a la Reserva Biológica Chamela por la UDG	UDG	497754.56	2159380.25	>50
Basurero de la región de Careyes	BAS	496910	2153804	5
Hidalgo Nuevo 1	HN1	512421.7	2146004.25	5
Hidalgo Nuevo 2	HN2	510901.45	2137510.57	8
José María Morelos	JMM	482196.89	2180118.71	6
Juan Gil Preciado	JGP	489736.27	2177966.29	4
La Fortuna	LFO	487057.37	2168455.34	9
Ley Federal Hidalgo	LFH	520324.15	2143911.18	7
Limoncito	LIM	506714.19	2157197.15	9
Nacastillo 1	NA1	506923.65	2165806.57	8
Nacastillo 2	NA2	511084.92	2169833.19	9
Santa Cruz de Otates	SCU	494734.16	2168241.65	6
Zapata	ZAP	505311.33	2143972.6	10

Table 2. Number of observed species ($Species_{obs}$), number of species represented by a single individual (singletons), estimated number of species (Chao1), and sampling completeness (completeness %) of herpetofaunal communities. Early successional stages: JGP, BAS, HN1, JMM, SCU, LFH, HN2, NA1, LFO, LIM, NA2, ZAP. Conserved sites: UNAM and UDG. See table 1 for acronyms.

Site	JGP	BAS	HN1	JMM	SCU	LFH	HN2	NA1	LFO	LIM	NA2	ZAP	UNAM	UDG
Anurans														
Species _{obs}	8	3	8	8	7	7	6	8	10	5	9	4	8	4
Singletons	6	1	4	3	4	1	1	1	1	3	5	3	1	2
Chao1	11	3	10	9	9	7	6	8	10	9	21	5	8	4
Completeness (%)	73	100	80	89	78	100	100	100	100	56	43	80	100	100
Lizards														
Species _{obs}	9	9	11	8	10	8	12	9	12	9	9	10	10	10
Singletons	2	0	3	1	3	1	3	3	1	1	3	3	3	1
Chao1	10	9	12	8	13	8	14	12	12	9	12	13	14	10
Completeness (%)	90	100	92	100	77	100	86	75	100	100	75	77	71	100
Snakes														
Species _{obs}	8	2	10	4	5	4	6	6	7	5	6	6	7	7
Singletons	6	0	7	1	3	2	5	3	3	4	6	3	4	2
Chao1	22	2	17	4	6	4	15	7	10	12	19	7	9	7
Completeness (%)	36	100	59	100	82	100	40	86	70	42	32	86	78	100

Table 3. Confidence set of plausible models (95%) explaining the variation in herpetofaunal communities regarding the taxonomic dimension of biodiversity.

Response variable	Explanatory variables	Coefficient	AIC _c	Δ_i	W_i
ANURANS					
NMDS1	NMDS2	0.09	22.04	0.00	0.76
	DFLP ₁₀₀₀	0.79	27.87	5.83	0.04
	DFLP ₂₅₀₀	0.75	28.57	6.53	0.03
	DFLP ₂₀₀₀	0.64	29.49	7.45	0.02
	NMDS1	-0.18	29.65	7.61	0.02
	DFLP ₃₀₀₀	0.70	29.77	7.74	0.02
	DFLP ₁₅₀₀	0.63	29.82	7.78	0.02
	DFLP ₅₀₀	0.49	29.86	7.82	0.02
NMDS2	RFLP ₅₀₀	-0.30	22.81	0.00	0.25
	RFLP ₁₀₀₀	-0.42	23.69	0.88	0.16
	RFLP ₁₅₀₀	-0.50	24.45	1.64	0.11
	RFLP ₂₀₀₀	-0.40	25.65	2.84	0.06
	DFPD ₃₀₀₀	-0.01	25.66	2.86	0.06
	RFLP ₃₀₀₀	-0.45	25.99	3.18	0.05
	RFLP ₂₅₀₀	-0.39	26.3	3.49	0.04
	DFPD ₁₅₀₀	0.01	26.74	3.94	0.04
Chao1	DFPD ₂₅₀₀	2.13	66.71	0.00	0.22
	DFPD ₃₀₀₀	2.16	66.91	0.19	0.20
	NMDS3	2.18	67.9	1.19	0.12
	RFPD ₅₀₀	2.14	68.53	1.81	0.09
	DFPD ₂₀₀₀	2.12	69.68	2.97	0.05
	RFPD ₃₀₀₀	2.18	69.83	3.12	0.05
	RFLP ₂₅₀₀	2.41	70.38	3.67	0.03
	RFLP ₂₀₀₀	2.40	70.52	3.80	0.03
Abundance	RFLP ₃₀₀₀	2.41	71.05	4.33	0.03
	DFLP ₁₀₀₀	5.27	479.67	0.00	0.83
	NMDS2	3.82	482.84	3.18	0.17
Simpson	DFPD ₃₀₀₀	4.40	36.34	0.00	0.29
	DFPD ₅₀₀	4.37	37.01	0.67	0.21
	NMDS1	4.70	39.23	2.89	0.07
	RFPD ₅₀₀	4.35	39.77	3.43	0.05
Shannon	RFPD ₅₀₀	4.89	44.14	0.00	0.23
	DFPD ₃₀₀₀	4.98	45.82	1.68	0.10
	DFPD ₅₀₀	4.96	46.32	2.18	0.08
LIZARDS					
NMDS1	RFPD ₃₀₀₀	-0.04	15.81	0.00	0.11
NMDS2	NMDS3	0.05	2.63	0.00	0.76
Chao1	-	-	-	-	-
Abundance	NMDS3	5.16	306.91	0.00	1.00
Simpson	DFLP ₅₀₀	2.94	41.67	0.00	0.19
	RFLP ₂₅₀₀	4.84	42.37	0.70	0.13
	RFLP ₃₀₀₀	4.90	42.85	1.18	0.11

	RFLP ₂₀₀₀	4.74	43.28	1.61	0.09
	RFLP ₁₅₀₀	4.82	43.52	1.85	0.08
Shannon	RFLP ₃₀₀₀	6.01	45.3	0.00	0.21
	RFLP ₂₅₀₀	5.86	45.67	0.37	0.17
	RFLP ₂₀₀₀	5.79	45.9	0.60	0.15
	RFLP ₁₅₀₀	5.88	46.7	1.40	0.10
	DFLP ₅₀₀	3.66	48.02	2.72	0.05
SNAKES					
NMDS1	RFLP ₅₀₀	0.29	21.58	0.00	0.44
	RFLP ₁₀₀₀	0.42	23.11	1.53	0.21
	DFLP ₂₅₀₀	0.69	25.82	4.24	0.05
	DFLP ₂₀₀₀	0.63	26.15	4.57	0.05
	RFPD ₃₀₀₀	-0.03	26.16	4.58	0.04
	DFLP ₁₀₀₀	0.64	26.79	5.21	0.03
	DFLP ₁₅₀₀	0.57	27.38	5.80	0.02
NMDS2	DFPD ₃₀₀₀	0.10	12.92	0.00	0.77
	DFPD ₂₅₀₀	0.12	19.42	6.49	0.03
Chao1	NMDS1	2.58	90.93	0.00	1.00
Abundance	RFPD ₂₀₀₀	2.26	78.66	0.00	0.29
	DFPD ₁₀₀₀	2.34	79.7	1.04	0.17
	RFPD ₂₅₀₀	2.27	80.13	1.47	0.14
	RFPD ₁₀₀₀	2.29	80.66	2.00	0.11
	DFPD ₁₅₀₀	2.34	81.83	3.16	0.06
	DFLP ₁₀₀₀	2.74	82.09	3.43	0.05
	DFLP ₂₀₀₀	2.68	83.72	5.05	0.02
	RFPD ₅₀₀	2.30	83.94	5.28	0.02
	RFPD ₃₀₀₀	2.33	83.99	5.33	0.02
	DFLP ₁₅₀₀	2.64	84.56	5.89	0.02
	DFLP ₂₅₀₀	2.67	84.61	5.94	0.01
	RFLP ₅₀₀	2.46	84.68	6.02	0.01
	RFLP ₁₀₀₀	2.52	84.77	6.10	0.01
Simpson	-	-	-	-	-
Shannon	DFPD ₁₀₀₀	5.49	40.58	0.00	0.18

Model parameters are: GLM coefficient (coefficient); sample-sized adjusted Akaike information criterion (AIC_c); Akaike differences (Δ_i); and Akaike weights (W_i). Response variables are: Species composition (NMDS1 & NMDS2); estimated species richness (Chao1); species abundances (abundance); and species diversity (Simpson & Shannon). Explanatory variable are: vegetation structure complexity (using scores of NMDS axis 1, 2 & 3; see the Method section and Fig. 3 for more information); landscape proportion, at different spatial scales (i.e. 500, 1000, 1500...), covered by dry forest (DF) and riparian forest (RF); and patch density of each habitat. For example, the landscape proportion of riparian forest at 500 m spatial scale is represented as RFLP₅₀₀. The most plausible models set (95% confidence) was defined by adding the w_i , from the largest to the smallest, until the sum was 0.95. Only models with an AIC_c lower than the null model were included in the set of plausible models.

Table 4. Confidence set of plausible models (95%) explaining the variation in herpetofaunal communities regarding the functional dimension of biodiversity.

Response variable	Explanatory variables	Coefficient	AIC _c	Δ_i	W_i
ANURANS					
FDis	-	-	-	-	-
FEve	DFLP ₂₅₀₀	0.51	-11.35	0.34	0.1
	RFPD ₃₀₀₀	0.64	-11.01	0.59	0.09
	RFPD ₁₀₀₀	0.65	-10.76	0.78	0.08
FDiv	DFLP ₅₀₀	0.91	-25.74	0	0.16
LIZARS					
FDis	DFPD ₂₅₀₀	0.15	-53.25	0	0.15
FEve	-	-	-	-	-
FDiv	DFPD ₁₀₀₀	0.82	-22.57	0	0.17
	DFPD ₂₅₀₀	0.82	-21.18	1.39	0.08
SNAKES					
FDis	RFPD ₂₀₀₀	0.22	-32.2	2.83	0.07
FEve	RFPD ₁₅₀₀	0.71	-21.87	0	0.37
	DFLP ₂₅₀₀	0.59	-19.4	2.47	0.11
	RFPD ₁₀₀₀	0.71	-18.91	2.96	0.08
	DFLP ₁₅₀₀	0.6	-18.24	3.63	0.06
	DFLP ₂₀₀₀	0.6	-18.17	3.7	0.06
	RFPD ₅₀₀	0.71	-18.12	3.75	0.06
	DFPD ₂₀₀₀	0.67	-17.13	4.74	0.03
	DFLP ₃₀₀₀	0.6	-16.91	4.96	0.03
	DFPD ₁₅₀₀	0.69	-16.53	5.33	0.03
	DFPD ₅₀₀	0.69	-16.53	5.33	0.03
FDiv	DFLP ₃₀₀₀	0.78	-31.61	0	0.09
	DFLP ₂₀₀₀	0.78	-31.58	0.03	0.09

Model parameters are: GLM coefficient (coefficient); sample-sized adjusted Akaike information criterion (AIC_c); Akaike differences (Δ_i); and Akaike weights (W_i). Response variables are: the functional dispersion index (FDis); the functional evenness index (FEve); and the functional divergence index (FDiv). Explanatory variables are: vegetation structure complexity (using scores of NMDS axis 1, 2 & 3; see the Method section and Fig. 3 for more information); landscape proportion, at different spatial scales (i.e. 500, 1000, 1500...), covered by dry forest (DF) and riparian forest (RF); and patch density of each habitat. For example, the landscape proportion of riparian forest at 500 m spatial scale is represented as RFLP₅₀₀. The most plausible models set (95% confidence) was defined by adding the w_i , from the largest to the smallest, until the sum was 0.95. Only models with an AIC_c lower than the null model were included in the set of plausible models.

Supporting Information

APPENDIX 1. Details on methodology

A. Leaf area index measurements

LAI measurements were conducted in the rainy season between 09:00 and 11:00 h with a Leaf Area Index meter (LAI-2000, LI-COR, EE.UU). Within any given site, the measurements were taken every 10 meters (28 reading points) with a viewing angle (“viewcap”) of 45°. At each point we made three measurements toward each cardinal point (12 measurements per point). Every 30 minutes, we performed a reference reading in an open space to continually correct for changes in brightness through the day.

B. Estimation of understory structural complexity

For this estimation, in each point we took two photographs of the vegetation on a vertical plane against a white background (3 x 3 m). The background was positioned in two different directions at 10 meters far from the point. In total we took 16 photographs per site. Photos were used to calculate the density of the understory vegetation by converting images to a scale of grey color with the program GIMP 2.8.14 program (<http://www.gimp.org.es/>) and subsequently obtaining the percentage of the quadrant filled by vegetation using the program Image J1.47 (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

C. Images classification

For images classification we used a combination of different algorithms, including image segmentation and unsupervised classification. Prior to the classification, all images were atmospherically corrected and projected onto the coordinate system WGS84/UTM. For the

classification we considered the first four bands of the sensor SPOT-and two spectral vegetation indices: 1) the “Normalized Difference Vegetation Index” (NDVI) and 2) the “Single Ratio” (SR). These indices have shown a high power of discrimination for different successional stages of vegetation communities (Arroyo-Mora *et al.* 2005; Hartter, Gaughan & Lizama 2008).

D. Construction of rank-abundance curves.

To construct our species rank-abundance curves we pooled data from the six surveys and then plotted the relative abundance of species (on a logarithmic scale) against their rank, from the most abundant to the most rare. This method allows visualization of some assemblage attributes such as species richness (number of points), evenness (slope), number of rare species (tail of the curve) and species relative abundance (order of the species in the graph).

E. Functional diversity indices

For measuring the dispersion of species we used the functional dispersion index proposed by Laliberté and Legendre (2010), whereas for quantifying the species distribution we used two indexes proposed by Villéger, Mason & Mouillot (2008), functional evenness and functional divergence.

We selected these indexes because they can deal with different types of traits (e.g. quantitative and qualitative traits), account for the relative abundance of species, provide continuous measures of functional diversity and they are independent from species richness and from each other.

The functional dispersion index measures the mean distance of each species to the centroid of all species in the multidimensional traits space, being higher when there is a

higher degree of dispersion of the species. This index accounts for species abundance by shifting the position of the centroid toward the most abundant species and by weighting distances by the relative abundance of species. On the other hand, the functional evenness index quantifies the regularity in the distribution of the species in the functional space, also weighted by their abundance. The value of this index decreases when distances among species are less regular and there is a low evenness in species abundance. Finally, the functional divergence index measures how species diverge from the center of gravity of the functional space, weighted by their abundance. The value of this index is highest when abundant species are distant from the center of gravity relative to rare species.

F. Akaike Information Criterion

To select our models based on the Akaike Information Criterion (AIC_c), for each response variable analyzed we considered a set of models that included a model for each explanatory independent variable plus a null model without explanatory power. Then, we compared the models using the Δ_i , which is the difference between the AIC_c of a given model and the best model – the one with the lowest AIC_c . In addition, we calculated the weights for each model AIC_c (w_i), which represent the weight of evidence that a certain model is the best model given the database and the group of candidate models. Finally, the most plausible models set (95% confidence) was defined by adding the w_i , from the largest to the smallest, until the sum was 0.95. Only models with lower AIC_c than null model were considered to define the set of plausible models.

References

- Arroyo-Mora, J.P., Sánchez-Azofeifa, G.A., Rivard, B., Calvo, J.C. & Janzen, D.H. (2005) Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica from 1960 to 2000. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 27–39.
- Hartter, J., Lucas, C., Gaughan, A.E. & Lizama, L.A. (2008) Detecting tropical dry forest sucesión in a shifting cultivation mosaic of the Yucatán Peninsula, México. *Applied Geography*, 28, 134–149.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance- based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.

APPENDIX 2. Details on results

A. Information on NMDS axis

Axis 1 (NMDS1) was positively correlated with average vegetation height ($r = 0.95$, $t = 1.12$, $df = 12$, $p = 0.0000$), total basal area ($r = 0.91$, $t = 7.45$, $df = 12$, $p = 0.0000$), richness of woody species ($r = 0.81$, $t = 4.79$, $df = 12$, $p = 0.0004$) and number of individuals ($r = 0.80$, $t = 4.69$, $df = 12$, $p = 0.0005$). Axis 1 was also negatively correlated to the average percentage cover of understory vegetation ($r = -0.68$, $t = -3.17$, $df = 12$, $p = 0.0081$). Axis 2 (NMDS2) was positively correlated with the mean leaf area index ($r = 0.94$, $t = 9.16$, $df = 12$, $p = 0.0000$), whereas the Axis 3 was negatively correlated with the total number of branches ($r = -0.96$, $t = -12.44$, $df = 12$, $p = 0.0000$).

B. Differences among sites in terms of assemblage's species richness

Frogs

Among old-growth sites, UDG did not present significant differences with the sites of EES, whereas UNAM differed significantly from three EES sites (BAS, HN2 and LFO). Within ESS sites, BAS differs most from the other sites (HN1, HN2, JMM, LFH, LFO and NA1) (Fig. 5a).

Lizards

In the case of lizards, in contrast, the old-growth site UDG presented differences with

several ESS sites (JMM, LFH and LFO), whereas UNAM did not differ significantly from any of these sites. Within the ESS, LFO was the site that differed the most from the other sites (BAS, JMM, LFH, LIM) and from UDG (old-growth site) (Fig. 5b).

Snakes

The snake assemblages presented just a few significant differences in species richness. Only the ESS site BAS and the old-growth site UDG were different between them (Fig. 5c).

Fig. S1

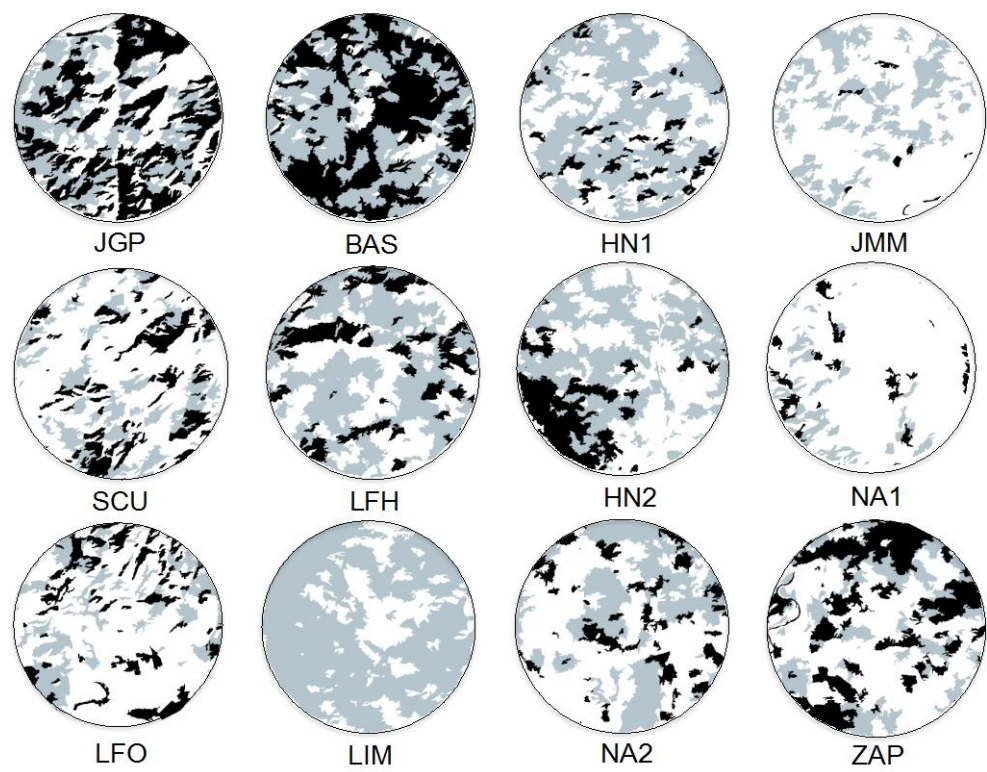


Table S1. Number of individuals/relative abundance and richness of species of anurans recorded in the fourteen study sites.

Group and Family	Species	JGP	BAS	HN1	JMM	SCU	LFH	HN2	NA1	LFO	LIM	NA2	ZAP	UNAM	UDG
Anurans															
Bufonidae	<i>Incilius marmoreus</i>	8 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.00	2 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	42 / 0.06	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Bufonidae	<i>Incilius mazatlanensis</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Bufonidae	<i>Rhinella marina</i>	0 / 0.00	10 / 0.01	2 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	7 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	7 / 0.01	1 / 0.00
Craugastoridae	<i>Craugastor hobartsmithi</i>	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Craugastoridae	<i>Craugastor occidentalis</i>	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Eleutherodactylidae	<i>Eleutherodactylus nitidus</i>	1 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Phyllomedusidae	<i>Agalincnys dacnicolor</i>	2 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	8 / 0.01	7 / 0.01	20 / 0.03	8 / 0.01	33 / 0.04	2 / 0.00	2 / 0.00	8 / 0.01	36 / 0.05	11 / 0.01	3 / 0.00
Hylidae	<i>Dendropsophus sartori</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	11 / 0.01	0 / 0.00	10 / 0.01	5 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Diaglena spatulata</i>	1 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00
	<i>Smilisca baudini</i>	1 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	2 / 0.00	2 / 0.00	7 / 0.01	8 / 0.01	9 / 0.01	10 / 0.01	5 / 0.01	8 / 0.01	10 / 0.01	0 / 0.00	4 / 0.01
	<i>Smilisca fodiens</i>	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.00	1 / 0.00	7 / 0.01	0 / 0.00	2 / 0.00	10 / 0.01	0 / 0.00	9 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Tlalocohyla smithii</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	32 / 0.04	21 / 0.03	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	36 / 0.05	0 / 0.00
	<i>Trachycephalus typhonius</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	24 / 0.03	71 / 0.09	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00
Microhylidae	<i>Hypopachus ustus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Hypopachus varilosus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Ranidae	<i>Lithobates forreri</i>	1 / 0.00	2 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	16 / 0.02	0 / 0.00	21 / 0.03	111 / 0.15	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	9 / 0.01	0 / 0.00
Total		18	13	15	20	15	64	27	132	280	10	32	49	71	10
Richness		9	3	8	8	7	7	6	8	10	5	9	5	8	5

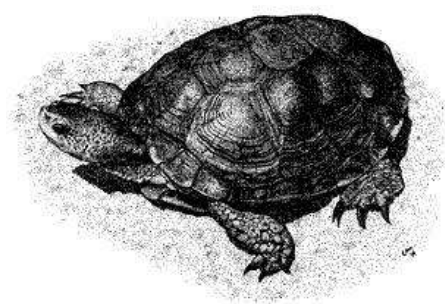
Table S2. Number of individuals/relative abundance and richness of species of lizards recorded in the fourteen study sites.

Group and Family	Species	JGP	BAS	HN1	JMM	SCU	LFH	HN2	NA1	LFO	LIM	NA2	ZAP	UNAM	UDG
Lizards															
Anguidae	<i>Gerrhonotus liocephalus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.00
Dactyloidae	<i>Anolis nebulosus</i>	70 / 0.03	87 / 0.04	29 / 0.01	150 / 0.06	41 / 0.02	15 / 0.01	152 / 0.06	17 / 0.01	41 / 0.02	33 / 0.01	72 / 0.03	102 / 0.04	16 / 0.01	28 / 0.01
Eublepharidae	<i>Coleonyx elegans</i>	1 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00
Helodermatidae	<i>Heloderma horridum</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Iguanidae	<i>Ctenosaura pectinata</i>	12 / 0.00	3 / 0.00	1 / 0.00	12 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00	16 / 0.01	1 / 0.00	6 / 0.00	23 / 0.01	1 / 0.00	26 / 0.01	0 / 0.00	6 / 0.00
	<i>Iguana iguana</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Mabuyidae	<i>Marisora brachypoda</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Phrynosomatidae	<i>Phrynosoma asio</i>	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Sceloporus horridus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	5 / 0.00	6 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Sceloporus melanorhinus</i>	6 / 0.00	10 / 0.00	4 / 0.00	2 / 0.00	7 / 0.00	5 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	3 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	2 / 0.00
	<i>Sceloporus utiformis</i>	25 / 0.01	16 / 0.01	23 / 0.01	52 / 0.02	21 / 0.01	5 / 0.00	22 / 0.01	36 / 0.01	27 / 0.01	39 / 0.02	62 / 0.03	16 / 0.01	27 / 0.01	15 / 0.01
	<i>Urosaurus bicarinatus</i>	1 / 0.00	4 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.00	1 / 0.00	3 / 0.00	8 / 0.00	1 / 0.00	8 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Phyllodactylus lanei</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	5 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00
Scincidae	<i>Plestiodon parvulus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Sphenomorphidae	<i>Scincella assata</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	1 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.00
Teiidae	<i>Aspidoscelis communis</i>	6 / 0.00	50 / 0.02	16 / 0.01	22 / 0.01	24 / 0.01	14 / 0.01	16 / 0.01	47 / 0.02	19 / 0.01	4 / 0.00	7 / 0.00	19 / 0.01	32 / 0.01	23 / 0.01
	<i>Aspidoscelis lineatissima</i>	15 / 0.01	63 / 0.03	31 / 0.01	25 / 0.01	12 / 0.00	5 / 0.00	33 / 0.01	84 / 0.03	39 / 0.02	33 / 0.01	12 / 0.00	20 / 0.01	63 / 0.03	39 / 0.02
	<i>Aspidoscelis depii</i>	0 / 0.00	12 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.00	5 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	19 / 0.01	14 / 0.01	2 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	7 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Holcosus undulatus</i>	2 / 0.00	0 / 0.00	21 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.00	76 / 0.03	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	13 / 0.01	15 / 0.01	13 / 0.01	13 / 0.01
Total		138	247	133	268	116	50	330	211	170	141	174	204	163	133
Richness		9	9	11	8	10	8	12	9	12	9	9	10	10	10



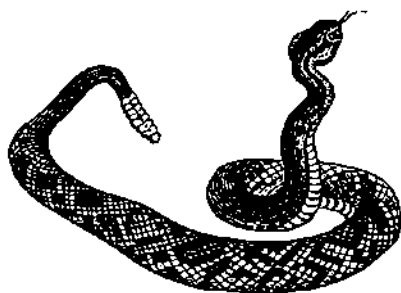
Table S3. Number of individuals/relative abundance and richness of species of snakes recorded in the fourteen study sites.

Group and Family	Species	JGP	BAS	HN1	JMM	SCU	LFH	HN2	NA1	LFO	LIM	NA2	ZAP	UNAM	UDG
Snakes															
Boidae	<i>Boa constrictor</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Colubridae	<i>Drymarchon melanurus</i>	1 / 0.01	0 / 0.00	2 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Drymobius margaritiferus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01
	<i>Lampropeltis triangulum</i>	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Leptophis diplotropis</i>	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.01	3 / 0.02	2 / 0.01	4 / 0.03	0 / 0.00	1 / 0.01	3 / 0.02	0 / 0.00	2 / 0.01
	<i>Masticophis mentovarius</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.02	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Mastigodryas melanolomus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00
	<i>Oxybelis aeneus</i>	3 / 0.02	0 / 0.00	6 / 0.04	4 / 0.03	1 / 0.01	2 / 0.01	1 / 0.01	2 / 0.01	11 / 0.07	2 / 0.01	1 / 0.01	3 / 0.02	4 / 0.03	4 / 0.03
	<i>Salvadora mexicana</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	4 / 0.03	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Symphimus leucostomus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Tantilla bocourti</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00
	<i>Tantilla calamarina</i>	0 / 0.00	2 / 0.01	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Trimorphodon biscutatus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01
Dipsadidae	<i>Coniophanes lateritius</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Dipsas gaigeae</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01
	<i>Imantodes gemmistratus</i>	4 / 0.03	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01	2 / 0.01	2 / 0.01	0 / 0.00	2 / 0.01	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Leptodeira uribei</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01
	<i>Leptodeira maculata</i>	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	5 / 0.03	0 / 0.00	1 / 0.01	1 / 0.01	2 / 0.01	0 / 0.00
Elapidae	<i>Sibon nebulata</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	3 / 0.02
	<i>Micrurus distans</i>	1 / 0.01	2 / 0.01	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Leptotyphlopidae	<i>Rena humilis</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00
Xenodontidae	<i>Conophis vittatus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	2 / 0.01	0 / 0.00
	<i>Manolepis putnami</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Viperidae	<i>Agkistrodon bilineatus</i>	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
	<i>Crotalus basiliscus</i>	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	1 / 0.01	0 / 0.00	0 / 0.00	0 / 0.00
Total		13	4	17	9	9	6	8	9	26	6	7	11	12	15
Richness		8	2	10	4	5	4	6	6	7	5	7	6	7	7



CAPÍTULO III

DISCUSIÓN GENERAL E IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN



Discusión General

A lo largo de la historia, han sido pocos los estudios que se han enfocado en el Bosques Tropical Seco (BTS), comparado con otros sistemas neotropicales como son los bosques húmedos y lluviosos (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). Aunque en los últimos años la comunidad científica ha comenzado a estudiar el proceso sucesional que subyace al proceso de regeneración en los BTS, estos estudios raramente evalúan al unísono la influencia relativa de la variación ambiental *in situ* (ej. condiciones microclimáticas, estructura de la vegetación) y la variación ambiental a escala de paisaje (ej. composición y configuración) sobre el proceso sucesional (ej. los cambios sucesionales en los atributos de las comunidades y procesos ecológicos asociados a éstas) (Avila-Cabadilla *et al.* 2012). Por otro lado, aunque los Estadios Sucesionales Tempranos (EST) juegan un papel importante, ya que muchos autores los consideran como los promotores del curso de la sucesión secundaria, pocos han sido los estudios enfocados a identificar los factores que moldean las comunidades bióticas, así como los procesos ecológicos en los que están involucradas dentro de los EST (Avila-Cabadilla *et al.* 2009; Bongers *et al.* 2009). De ahí la importancia de realizar trabajos de investigación en el BTS y en particular en los EST.

Para el caso particular de la herpetofauna son relativamente escasos los trabajos que se han realizado sobre la respuesta de este grupo a lo largo de la sucesión secundaria, sobre todo para el BTS. Los resultados de estos trabajos en cuanto a la respuesta de los anfibios y reptiles a lo largo de la sucesión son contradictorios, lo que podría ser explicado no solamente por el relativamente bajo número de trabajos realizados, sino porque hay gran heterogeneidad en el esfuerzo de muestreo y en los método de muestreo empleados, esto, aunado a que los trabajos han sido realizados en

pocos países y, dentro de estos países, en las mismas localidades.

En cuanto a los anfibios y reptiles, no identificamos ningún estudio previo en el que se haya evaluado su respuesta a la variación en los atributos del hábitat, a diferentes escalas espaciales, durante la sucesión y específicamente durante las primeras etapas de recuperación del bosque. Los escasos trabajos encontrados, donde se evalúa el efecto del paisaje, son principalmente sobre fragmentación y están principalmente enfocados en evaluar el efecto del tamaño y grado de aislamiento de los fragmentos, pero en ningún caso evalúan el efecto de la variación en los atributos del paisaje (composición y configuración de los diferentes tipos de coberturas).

En este trabajo se registraron 62 especies en total, 17 especies de anfibios, 19 especies de lagartijas, 25 de serpientes y una tortuga, lo cual representa un 79.48% del total de especies reportadas para la región en el inventario realizado por Ramírez-Bautista 1994). Cabe destacar que en los EST se registró un alto porcentaje (71.79%) de las especies reportadas para esta zona, lo que es consistente con lo que mencionan varios autores - que los bosques secundarios aún en las fases tempranas pueden mantener una alta diversidad de especies - (Medellín & Equihua 1998; Walter, Rahbek. & Colwell 2004; Castro-Luna, Sosa & Castillo-Campos 2007; Willig *et al.* 2007; Avilla-Cabadilla *et al.* 2009). Cabe mencionar que muchas de las especies de los anfibios y reptiles que se encuentran en esta región son endémicas al país (en total 39 especies), lo que equivale al 50% (Ramírez-Bautista 1994).

De manera general los resultados muestran una alta variación en la composición, riqueza y diversidad de las comunidades de herpetofauna en las etapas iniciales de la sucesión del BTS. Esto podría ser resultado de un alto nivel de estocasticidad en el ensamble de la comunidades herpetofaunísticas, así como del carácter

epifenomenológico de su respuesta a la variación a los atributos del hábitat a diferentes escalas espaciales.

En el caso de las ranas el sitio que presentó diferencias mas marcadas en cuanto a riqueza y composición fue el BAS, donde solamente se registraron 3 especies de ranas durante todo el estudio (*Rhinella marina*, *Diaglena spatulata*, *Lithobates forreri*). La vegetación en este sitio presentó una baja complejidad estructural, lo cual define un ambiente caracterizado por temperaturas altas y humedad relativa baja, lo que podría estar limitando el establecimiento de otras especies de ranas, dadas las características anatómicas y fisiológicas de este grupo, que las hace susceptibles a la desecación (Duellman y Trueb 1994). *L. forreri* fue la especie de rana más abundante en el estudio, pero cabe mencionar que esta especie esta asociada a cuerpos de agua y se registró únicamente en los sitios donde había cuerpos de agua cerca. En la mayoría de los sitios la especie que dominó fue *Agalychnis dacnicolor*, la cual es considerada una especie generalista (Wiewandt 1970).

El sitio de LFH fue el que tuvo más diferencias en cuanto a composición y abundancia de lagartijas, lo que se podría explicar por la poca complejidad estructural en la vegetación, la cual esta dominada por leguminosas. Esto hace que el suelo en este sitio sea pobre en hojarasca, lo cual puede afectar negativamente a las especies de lagartijas asociadas a este tipo de hábitat (ej. *Sceloporus utiformis*, *Holcosus undulatus* y *Aspidoscellis lineatissima*), las cuales presentaron abundancias muy bajas en este sitio. *Anolis nebulosus*, considerada una especie generalista, fue la más abundante de las lagartijas a nivel de todo el paisaje estudiado.

En el caso de las serpientes el sitio BAS también fue el que presentó mayores diferencias en cuanto a la composición específica, siendo donde menos especies se presentaron (únicamente dos especies: *Tantilla calamarina* y *Micrurus distans*). La



especie de serpientes más abundante en todo el paisaje fue *Oxybelis aeneus*, esta serpiente es generalista y se alimenta principalmente de *A. nebulosus* (Henderson 1982), el cual fue el lagarto más abundante.

De manera general, se encontró una alta especificidad de la respuesta de los anfibios y reptiles a la variación en los atributos del hábitat y, contrario a lo que se esperaba, los tres grupos respondieron tanto a los atributos de la vegetación como a los del paisaje.

Las ranas, en específico, respondieron tanto a los atributos del hábitat como a los del paisaje. La riqueza, abundancia, diversidad y composición estuvieron asociados a la complejidad estructural de la vegetación, mientras a nivel de paisaje, respondieron tanto a la cobertura como a la densidad de parches de BTS y bosque ripario. La heterogeneidad generada por la alta densidad de parches de BTS y bosques riparios podría estar asociada a un mayor número de tipos de hábitats disponibles para los anuros (Tews *et al.* 2004). En el mismo sentido, los niveles más altos de equitatividad y divergencia funcional se asociaron a una alta heterogeneidad del hábitat ya que el incremento en el número de hábitats disponibles para los anuros podría promover la coexistencia de diferentes estrategias funcionales.

Las lagartijas tuvieron mayor abundancia y diversidad en sitios con una menor densidad de ramas, esto debido a su condición ectotérmica y a la necesidad de exponerse al sol para la termorregulación. La asociación de las lagartijas al bosque ripario se podría deber a la disponibilidad de presas en estos sitios, especialmente durante la estación seca en el BTS (Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz y Martínez-Ramos 2011). En cuanto a la diversidad funcional, se observaron una mayor dispersión funcional y divergencia funcional en los sitios con una mayor densidad de parches de BTS. Esto

también podría deberse a la mayor heterogeneidad de hábitats asociada a una alta densidad de parches.

La composición, abundancia y diversidad de serpientes respondieron a nivel del paisaje, principalmente a la cobertura del bosque ripario y la densidad de parches de BTS, lo que podría explicarse porque las serpientes son los animales con mayores ámbitos hogareños de todos los grupos que conforman la herpetofauna (Vitt y Caldwell 2014). No obstante, la variación en la riqueza de especies de serpientes estuvo exclusivamente relacionada a la variación en la complejidad estructural de la vegetación. Finalmente, en este grupo se observó un aumento significativo en la dispersión funcional y equitatividad funcional con un aumento en la densidad de parches de bosque ripario, así como un aumento en la divergencia funcional con un aumento en la proporción de BTS. Como ocurrió con otros grupos herpetofaunísticos, la diversidad funcional estuvo asociada también a altas coberturas y complejidad (v.g. densidad de parches) tanto de bosque seco como de bosque ripario.

Implicaciones para la Conservación

Los anfibios y reptiles juegan un papel muy importante en los ecosistemas como controladores de plagas ya que alimentan de invertebrados y vertebrados pequeños, particularmente insectos y roedores que pueden convertirse en plagas. También, estos se consideran ideales para el monitoreo ambiental y la restauración debido a su sensibilidad a los cambios ambientales y a su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas.

De los grupos de herpetofauna los anfibios son los más sensibles a los cambios y alteraciones del hábitat debido a sus características fisiológicas y anatómicas. Ellos tienen un cuerpo relativamente pequeño y una piel altamente permeable, lo que hace que requieran de hábitats específicos para evitar la desecación y para completar sus ciclos de vida complejos (Semlitsch & Bodie 2003).

En nuestros resultados se puede observar que tanto la cobertura y densidad de parches de bosque seco y bosque ripario juegan un papel importante en el ensamble de estos grupos, por lo que es importante mantener los remanentes de la vegetación original, ya que una alta cobertura de dosel, permite mantener una capa de hojarasca en el suelo que sirve de refugio y lugar de forrajeo para varias de las especies de ranas y lagartijas de este sistema. Además, las temperaturas bajas y poco fluctuantes características de estos sitios los hacen el hábitat ideal para las ranas.

Particularmente, hubo una gran asociación en la respuesta de los ensamblajes herpetofaunísticos a la variación en la cobertura del bosque ripario, dado que dicho bosque provee de alimento y refugio a estos grupos durante la estación de secas del BTS. Esto hace que la conservación de la herpetofauna en el BTS dependa en gran medida de la preservación de la cobertura de la vegetación riparia. En este sentido, Suazo-Ortuño, Alvarado-Díaz y Martínez-Ramos (2011) mencionan que la escasez de los recursos

asociados a la estación seca en el BTS respresenta un reto para la supervivencia de los vertebrados, mismos que tienen que moverse a hábitats riparios durante esta temporada.

Los resultados obtenidos en este estudio indican que la continua simplificación de la vegetación que sufren los paisajes antropogénicos, debido a un incremento en los regímenes de disturbio, puede favorecer la prevalencia de ciertas especies en el sistema, las cuales solo representaría una pequeña proporción del “pool” regional de especies (homogeinización biótica). Así, los hábitat simplificados por la acción humana podría excluir a: 1) ranas de pequeño tamaño y/o con hábitos especializados, incapaces de sobrevivir en ambientes más áridos, 2) lagartos asociados a zonas con mayor cúmulo de hojarasca, de la cual dependen estrechamente para forrajear y refugiarse y 3) serpientes arborícolas y dependientes también de la hojarasca. En este sentido, los ensamblajes encontrados en los sitios donde la vegetación y el paisaje han sido más afectados, podrían estar reflejando lo que ocurriría a escala regional si continua de manera indiscriminada la alteración de nuestros paisaje naturales.

De acuerdo a los hallazgos de este estudio, la conservación de la herpetofauna en los paisajes antropogénicos tropicales requiere del manejo del hábitat a diferentes escalas espaciales. A nivel local se debe preservar la complejidad estructural de la vegetación, mientras que a nivel de paisaje se deben preservar matrices de vegetación con fragmentos, lo mas conservado posibles, de bosque seco y ripario. Consideramos que este manejo multiescalar permitiría preservar la resiliencia del BTS y frenar la homogenización biótica que amenaza fuertemente a este tipo de sistemas. Este estudio también hace evidente la importancia y urgencia de implementar acciones concretas de conservación y manejo derivadas del conocimiento científico generado en los sistemas amenazados.

Literatura Citada

- Avila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., Henry, M. & Alvarez-Añorve, M.Y. (2009) Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258, 986–996.
- Avila-Cabadilla, L.D., Sanchez-Azofeifa, G.A., Stoner, K.E., Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M. & Portillo-Quintero, C.A. (2012) Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS One*, 7, e35228.
- Castro-Luna, A.A., Sosa, V.J. & Castillo-Campos, G. (2007) Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9, 219–228.
- Bongers F., Poorter L., Hawthorne, W. & Sheil, D. (2009) The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*, 12, 798–805.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. (1994) Biology of amphibians. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. USA.
- Hartwell, H.W Jr. & Ollivier, L.M. (1998) Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: a case study from California's Redwood. *Ecological Applications*, 8, 1118–1132.
- Henderson R.W. (1982) Trophic relationships and foraging strategies of some New World tree snakes (*Leptophis*, *Oxybelis*, *Uromacer*). *Amphibia-Reptilia*, 3, 71–80.
- Medellín, R.A. & Equihua, M. (1998) Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 35, 13–23.
- Ramírez-Bautista, A. (1994) Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología 23. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Rzedowski, J. (1990) Vegetación Potencial. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV.8.2, Vol II. Mapa escala:1:4,000 000. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M., Fajardo, L., Gamon, J.A. & Cuevas-Reyes, P. (2005) Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*, 37, 477–485.
- Sanchez-Azofeifa, G.A. & Portillo-Quintero, C. (2011) Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation (eds Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G., & Young, H.), pp. 45–57. Island Press, Washington DC. USA.
- Stuart, S.N., Chanson, J. S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L. & Waller, R.W. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306, 1783–1786.

- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J. & Martínez-Ramos, M. (2011) Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica*, 43, 237-245.
- Semlitsch R.D. & Bodie J.R. (2003) Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology*, 17, 1219–1228.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79-92.
- Vitt, L.J. & Caldwell J.P. (2014) Herpetology An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Sam Noble Museum and Biology Department. University of Oklahoma. USA.
- Walter, J., Rahbek, C. & Colwell, R.K. (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7, 1180–1191.
- Whitfield, S.M. & Donnelly, M.A. (2006) Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 409–417.
- Wiewandt, T. A. 1970. The reproductive biology and behavior of the tree frog *Pachymedusa dacnicolor* (Cope) in Sonora, Mexico. MSc thesis. University of Arizona. U.S.A.
- Williams, S.E., Marsh, H. & Winter, J. (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian Tropical Rain Forest. *Ecology*, 83, 1317–1329.