El siguiente texto es una versión preprint del artículo **“Does forest restoration assist the recovery of threatened species? A study of cloud forest amphibian communities”** publicado en la revista Biological Conservation en febrero de 2020 (https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S000632071931660X)

Si desea utilizar información aquí mostrada, debe consultar el artículo original, el cual tiene algunos cambios importantes en algunas secciones del texto.

PREPRINT

¿La restauración de los bosques ayuda a la recuperación de especies amenazadas? Un estudio sobre las comunidades de anfibios del bosque de niebla

J. M. Díaz-García [A, B,] F. López-Barrera [B], T. Toledo-Aceves [B], E. Andresen [C], E. Pineda [A]*

[A] Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología, A.C. Carretera Antigua a Coatepec No. 351, El Haya, 91000 Xalapa, Veracruz, México.

[B] Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C. Carretera Antigua a Coatepec No. 351, El Haya, 91000 Xalapa, Veracruz, México.

[C] Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190, Morelia, Michoacán, México.

*Autor de correspondencia

eduardo.pineda@inecol.mx

+52 (228) 8 42 18 00 ext. 4110

PREPRINT

Hallazgos relevantes

La riqueza y composición de especies de anfibios se recuperó tanto con la restauración activa como con la pasiva

La abundancia de anfibios se recuperó solo en el bosque en restauración activa de 23 años de edad.

Las especies amenazadas puede habitar las áreas en restauración, pero su abundancia es menor que en el bosque de niebla.

Las salamandras sin pulmones son más vulnerables que las ranas y sapos a la pérdida de los bosques.

La proximidad a los cuerpos de agua, un dosel cerrado y alta cobertura de hojarasca incrementa la recuperación de los anfibios en los sitios en restauración.

Resumen

La pérdida y degradación de los bosques representa la mayor amenaza contra l la biodiversidad. La restauración de los bosques puede ayudar a recuperar y conservar a la biodiversidad, incluyendo a grupos altamente amenazados como los anfibios. La respuesta de los anfibios podría variar fuertemente entre diferentes estrategias de restauración y entre grupos biológicos, pero nuestro conocimiento de esta variación es limitado. Nuestro objetivo principal fue comparar tres escenarios de restauración del bosque de niebla, en términos de la recuperación de los anfibios, poniendo particular énfasis en las especies amenazadas. Nosotros evaluados la riqueza de especies, la abundancia, la estructura y composición de los ensambles de anfibios en pastizales ganaderos, un bosque en restauración pasiva con 13 años de edad, un bosque en restauración pasiva con 23 años de edad, un bosque en restauración activa con 23 años de edad y un bosque de niebla maduro en el centro de Veracruz, México. Nosotros registramos a los anfibios en tres ocasiones en un total de 45 parcelas. En cada parcela nosotros medimos diferentes variables de hábitat y paisaje para evaluar su influencia en la recuperación de los anfibios. Los tres bosques en restauración recuperaron la riqueza de especies, incluyendo el número de especies amenazadas. La abundancia de las especies amenazadas fue mayor en el bosque en restauración activa de 23 años de edad que en los dos bosques en restauración pasiva y el pastizal ganadero, sin embargo, no alcanzó los valores observados en el bosque de niebla maduro. La respuesta a los escenarios de restauración difirió entre los grupos biológicos, la recuperación de las salamandras sin pulmones y las ranas arborícolas fue más lenta en comparación con la recuperación de las ranas terrestres. La cercanía a los cuerpos de agua, así como una alta cobertura de dosel y hojarasca tuvieron una fuerte influencia positiva en la recuperación de la riqueza y abundancia de los anfibios. Nuestros resultados sugieren que en paisajes tropicales modificados, la restauración forestal puede contribuir a la recuperación de la biodiversidad amenazada, particularmente a partir de estrategias de restauración activa. Finalmente, nuestros resultados resaltan el rol esencial de los remanentes de hábitats naturales para el mantenimiento de las comunidades de anfibios.

Palabras clave

Recuperación de fauna, restauración pasiva, restauración activa, bosques tropicales, México.

1. Introducción

La pérdida y degradación de los ecosistemas es considerada como la mayor amenaza para la biodiversidad a nivel global (Primack, 2010; IPBES, 2019). De todos los vertebrados terrestres, los anfibios son el grupo más amenazado (Vié et al. 2009), ya que el 31% de las especies están en riesgo de extinción (IUCN, 2019). En los trópicos, la conversión de los bosques hacia ambientes antropizados es particularmente preocupante (3.6 millones de ha de bosques primarios se

PREPRINT

perdieron en 2018; WRI, 2019), debido a que en esta región se encuentra más del 70% de la riqueza de anfibios del mundo (Bishop et al. 2012), de las cuales más del 30% se encuentra en riesgo de desaparecer (IUCN, 2019). El estado de conservación de los anfibios es aún más crítico en la región Neotropical, debido a que sus poblaciones han disminuido en mayor proporción en comparación a otras regiones del planeta (Stuart et al. 2004; Bishop et al. 2012; WWF, 2018).

La restauración de los bosques neotropicales ha sido reconocida como una práctica que puede contribuir a la recuperación y conservación de los anfibios (Hilje y Aide, 2012, Díaz-García et al. 2017). A partir del restablecimiento de la cobertura y estructura vegetal, se pueden recuperar los recursos o condiciones necesarias para que los anfibios puedan recolonizar, alimentarse, reproducirse y refugiarse (Thompson y Donnelly, 2018). La recuperación de estos procesos puede depender del tipo de estrategia de restauración, es decir, si se implementó una restauración pasiva (sucesión o regeneración natural) o una restauración activa (plantaciones multiespecíficas con especies nativas; Crouzeilles et al. 2017; Trujillo-Miranda et al. 2018). Sin embargo, no existe un consenso sobre cuál estrategia de restauración es más eficiente para recuperar la biodiversidad, principalmente porque son muy pocos los estudios que han comparado los resultados ecológicos de ambas estrategias en un mismo tipo de ecosistema y porque la respuesta puede variar dependiendo del grupo taxonómico (Crouzeilles et al. 2017; Reid et al. 2018).

Además de la estrategia de restauración implementada, existen características ambientales, tanto a nivel de hábitat como a nivel de paisaje, que influyen en la recuperación de los anfibios durante la restauración de bosques neotropicales. A nivel de paisaje, algunas variables importantes son la presencia y distancia a los relictos de bosque conservado, la complejidad de la matriz (Hilje y Aide, 2012; Thompson y Donnelly, 2018) y la proximidad a los cuerpos de agua (Ficetola et al. 2008; Hernández-Ordoñez et al. 2015). A nivel de hábitat, la recuperación de los anfibios puede estar determinada por el restablecimiento de características tales como un dosel cerrado, una alta cobertura de hojarasca, temperaturas templadas constantes, y altos niveles de humedad ambiental (Hilje y Aide, 2012; Basham et al. 2016; Díaz-García et al. 2017; Thompson y Donnelly, 2018).

Se ha sugerido que la recuperación de los anfibios en los bosques neotropicales en restauración puede variar entre especies (Ficetola et al. 2008) y no parece seguir un patrón aleatorio. Especies relacionadas filogenéticamente pueden responder de manera similar a la modificación de su hábitat, debido a que comparten rasgos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento, que les otorgan capacidad de dispersión y/o requerimientos de hábitat similares (Nowakowski et al. 2018; Pyron 2018). Por lo tanto, si existe una relación entre los rasgos de los anfibios y las características de sus hábitats; entonces, la restauración influirá de forma diferencial sobre los anfibios dependiendo de la especie, la estrategia de restauración utilizada y las características ambientales de los sitios restaurados.

PREPRINT

En el Neotrópico, los estudios sobre la recuperación de los anfibios en bosques en restauración son limitados en comparación con otros vertebrados, como aves o mamíferos, y se han enfocado principalmente en sistemas bajo restauración pasiva (Crouzeilles et al. 2017). En general, se ha encontrado que la riqueza de anfibios es el primer atributo de la comunidad que se recupera con la restauración (Ríos-López y Aide, 2007; Hilje y Aide, 2012; Basham et al. 2016), mientras que la abundancia de anfibios se recupera más lentamente (Herrera-Montes y Brokaw, 2010; Hernández-Ordoñez et al. 2015). Por otro lado, la composición de especies de las áreas en restauración generalmente difiere de aquella en el ecosistema de referencia (Thompson y Donnelly, 2018), incluso en bosques en restauración con 23 años de edad (Hernández-Ordoñez et al, 2015). Esto ocurre debido a la persistencia de especies generalistas asociadas a los ambientes antropizados (Gardner et al. 2007; Ríos-López y Aide, 2007; Díaz-García et al. 2017),

De los diferentes tipos de bosques neotropicales, el bosque de niebla es uno de los más amenazados a nivel mundial (Scatena et al. 2010; Aide et al. 2010, Toledo-Aceves et al. 2011). La restauración de este ecosistema es una práctica urgente para la conservación y recuperación de la alta biodiversidad que lo caracteriza (Challenger, 1998; Álvarez-Aquino et al. 2004; Ramírez-Soto et al. 2018), incluyendo el alto número de especies y endemismos de anfibios (Gual-Díaz y Mayer-Goyenechea, 2014). A la fecha, se desconoce cómo varía la recuperación de los ensambles de anfibios entre diferentes estrategias de restauración del bosque de niebla, y entre grupos de especies con diferentes características. Tampoco se conocen cuáles variables ambientales pueden tener mayor influencia sobre la recuperación de los anfibios en los bosques de niebla en restauración.

Para ayudar a llenar estos vacíos de información, el principal objetivo de nuestro estudio fue evaluar la recuperación de la diversidad de especies de anfibios en bosques de niebla bajo tres escenarios de restauración, comparándola con un ecosistema degradado (pastizal ganadero) y uno conservado (bosque de niebla). Asimismo, examinamos la respuesta a la restauración en función del grupo taxonómico (a nivel de orden), estado de conservación (de acuerdo con las categorías de la IUCN-2019) y hábito (semiacuático, terrestre, arbustos-herbáceas y arborícola) de las especies de anfibios. Finalmente, evaluamos la relación de algunas variables del paisaje y del hábitat con la recuperación de los anfibios. Esperamos que los resultados de nuestro estudio contribuyan a la conservación de las comunidades de anfibios neotropicales, al generar recomendaciones particulares a la práctica de la restauración forestal, que pueden promover la recuperación de especies amenazadas en paisajes antropizados.

2. Material y métodos

2.1 Área de estudio

Basándonos en los resultados de Trujillo-Miranda et al. (2018), y en las características e historia del área, seleccionamos cinco tipos de vegetación que

PREPRINT

presentan diferente grado de recuperación de la cobertura y estructura vegetal del bosque de niebla (Figura 1). A continuación, describimos los tipos de vegetación estudiados (Figura 1):

1. Pastizal ganadero (ecosistema degradado; CP); 80 ha de pastizales ganaderos activos, donde anteriormente se encontraba el bosque de niebla. En este tipo de vegetación hay árboles aislados (25 árboles/ha ±41.8; media ±DE) de las especies *Acacia pennatula*, *Psidium guajava* y *Quercus insignis*. Los árboles presentan un área basal promedio de 4.1 m2/ha ±8.3 y una altura promedio de 8 m ±12.5. El suelo está dominado por un estrato de 15 cm de pastos introducidos de los géneros Axonopus, Cynodon y Paspalum.

2. Bosque en restauración pasiva reciente (P13); 100 ha de bosque secundario con 13 años de edad. Estas áreas eran pastizales ganaderos pero en 2005 comenzó un proceso de sucesión natural con disminución del ganado (0.15 cabezas/ha). La densidad de árboles es de 289 árboles/ha ±172, su área basal promedio es de 11.1 m^2/ha ±9.7, y su altura promedio es de 13.5 m ±2.6. La composición de los árboles está dominada por *A. pennatula*, *Myrsine coriacea* y *Quercus paxtalensis*. Existen espacios abiertos en el dosel, el suelo está cubierto por hojarasca y gramíneas introducidas, aunque en algunos sitios hay una alta densidad del helecho *Pteridium arachnoideum*.

3. Bosque en restauración pasiva avanzada (P23); 62 ha de bosque secundario con 23 años de edad. Estas áreas eran pastizales ganaderos pero en 1995 comenzó un proceso de regeneración natural con exclusión del ganado. La densidad de árboles es de 350 árboles/ha ±38.1, su área basal promedio es de 11.8 m^2/ha ±1.3, y su altura promedio es de 13.9 m ±1.2. La composición de los árboles está dominada por *M. coriacea, Trema micrantha y Quercus sapotifolia (*Trujillo Miranda et al. 2018). El dosel está cerrado y el suelo está cubierto principalmente por hojarasca y herbáceas, mientras que la presencia del helecho *P. arachnoideum* es moderada.

4. Bosque en restauración activa (A23); 37 ha de bosque secundario con 23 años de edad. Estas áreas eran pastizales ganaderos pero en 1995 se excluyó el ganado y se establecieron plantaciones mixtas usando 50 mil árboles de especies nativas (Romero-González 2018). La densidad de árboles es de 462.5 árboles/ha ±31.8, su área basal promedio es de 19.7 m^2/ha ±2.1, y su altura es de 18.9 m ±1.1. La composición de los árboles está dominada por *L. styraciflua*, *M. coriacea, T. micrantha* y *Q. sapotifolia* (Trujillo Miranda et al. 2018). El dosel está cerrado y el suelo está cubierto principalmente por hojarasca y herbáceas.

5. Bosque de niebla (ecosistema de referencia; CF); remanente de 30 ha de bosque maduro. La densidad de árboles es de 614.7 árboles/ha ±50.3, su área basal promedio es de 44.2 m^2/ha ±4.7, y su altura promedio es de 24.5

PREPRINT

m ±1.1. La composición de árboles está dominada por *Q. paxtalensis, Quercus lancifolia* y *Q. insignis* (Trujillo Miranda et al. 2018). El dosel está cerrado y el suelo está cubierto principalmente por hojarasca. Los árboles de este tipo de vegetación presentan una alta cobertura de epífitas.

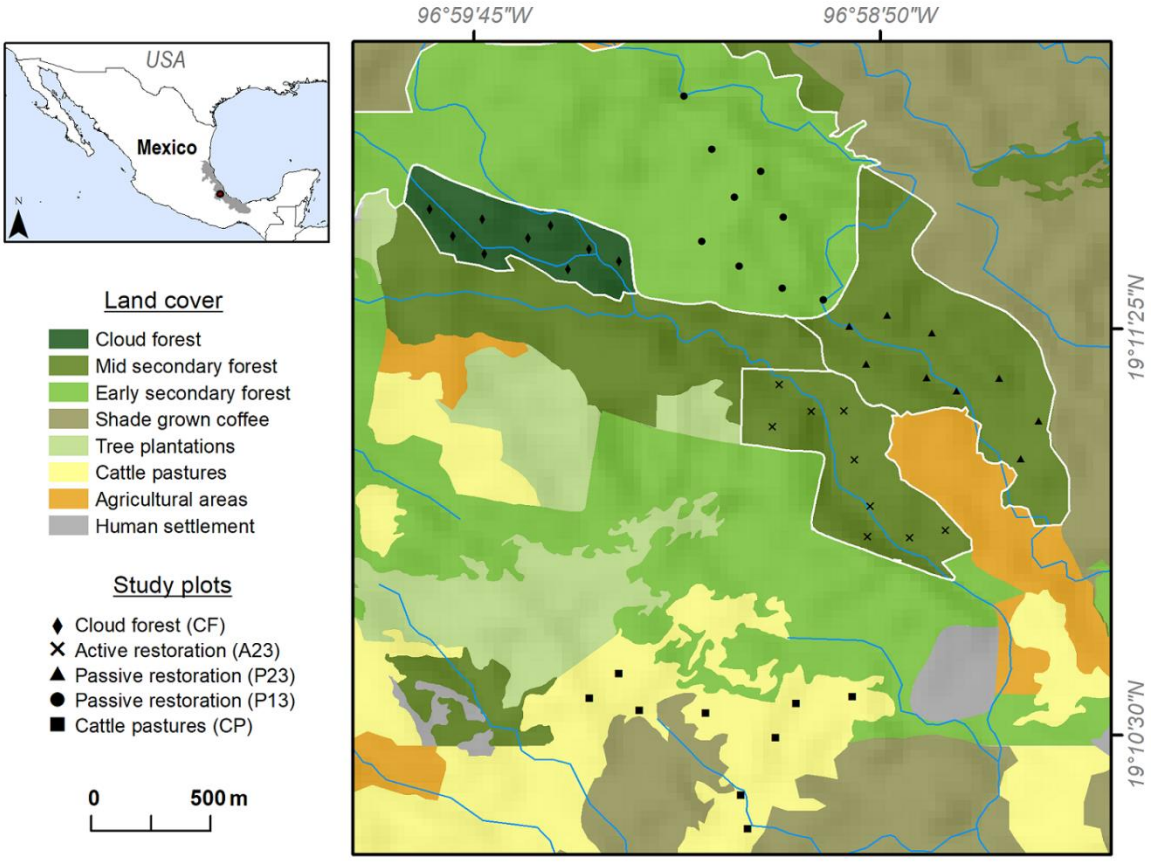

Figura 1. A) Ubicación de los 45 parcelas de estudio (marcadores negros) en los cinco tipos de vegetación evaluados en un paisaje montano del centro de Veracruz. La línea azul señala los cuerpos de agua permanentes.

2.2 Diseño de estudio

En cada tipo de vegetación delimitamos nueve parcelas de 500 m^2 (50 × 10 m) orientadas de norte a sur; separadas entre sí y del borde con otros tipos de vegetación adyacentes por un mínimo de 100 m. En dos parcelas de cada tipo de vegetación hubo presencia de un cuerpo de agua corriente, ubicado al interior de uno de los extremos de 10 m. Las 45 parcelas estuvieron localizadas en un intervalo altitudinal entre los 1330 y 1450 m s.n.m. (Figura 1).

2.3 Muestreo de anfibios

Realizamos tres muestreos de anfibios durante junio, agosto y octubre de 2018. En cada visita, cada parcela fue muestreada por dos personas mediante búsqueda

libre en horario nocturno (entre las 20:00 y 01:00 h), utilizando las técnicas de encuentros visuales y detecciones auditivas con captura manual (Crump y Scott, 1994). El orden de búsqueda en las parcelas fue aleatorizado en todos los muestreos. Identificamos los individuos capturados a nivel de especie y los liberamos en el sitio donde fueron capturados después de 24 horas. El área muestreada en cada tipo de vegetación fue de 4500 m^2 (500 m^2 × 9 parcelas) y el área total de muestreo fue de 22,500 m^2 (4500 m^2 × 5 tipos de vegetación).

2.4 Especies en riesgo

Para determinar el estado de conservación de las especies registradas en campo, consultamos la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2019). Consideramos como especies amenazadas las categorías de Vulnerable (VU), En Peligro (EN) y En Peligro Crítico (CR), y como especies no amenazadas las categorías de Preocupación Menor (LC) y Casi Amenazada (NT). Las especies que aún no han sido evaluadas por la IUCN se incluyeron en una categoría que denominamos No Incluida.

2.5 Hábito de las especies

Para determinar el hábito de las especies, consultamos literatura especializada (Duellman y Trueb 1986; Wake y Lynch 1976) y la página web AmphibiaWeb (2019). Clasificamos a los anfibios registrados dentro de uno de los siguientes tipos de hábito: a) terrestre; especies que habitan en el suelo, hojarasca y troncos caídos), b) herbáceas y arbustos; especies que habitan en herbáceas y arbustos a una altura menor de dos metros, c) arborícola; especies que habitan en árboles a una altura igual o mayor de dos metros, y d) semiacuática; especies que habitan en cuerpos de agua y hábitats terrestres.

2.6 Medición de variables de paisaje y de hábitat

Consideramos como variables del paisaje a la distancia al río más cercano y la distancia al borde más cercano del bosque de niebla. Calculamos estas distancias en el software ArcMap, utilizando una fotografía aérea de Google Earth (2019) y tomando como referencia el punto central de cada parcela.

Consideramos como variables del hábitat a la densidad, la altura y el área basal de los árboles, el número de troncos caídos, y las coberturas del estrato postrado, estrato arbustivo, dosel y epifitas. En marzo de 2018, contamos el número de árboles adultos ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), y medimos su altura y DAP en subparcelas de 200 m^2 (20 × 10m), ubicadas en el centro de las parcelas. En mayo y septiembre de 2018, establecimos puntos de registro a los 0, 25 y 50 m sobre la línea central de cada parcela. En cada punto de registro, medimos la cobertura del dosel mediante una fotografía del dosel tomada a 120 cm del suelo, procesándola con el software Image J y siguiendo el método propuesto por Korhonen et al. (2006). En los mismos puntos y utilizando un cuadro

PREPRINT

de 1 m^2, estimamos visualmente la cobertura del estrato postrado (% hojarasca + % suelo desnudo + % gramíneas + % herbáceas no gramíneas) y la cobertura del estrato arbustivo (% helecho *P. arachnoideum* + % arbustos). Además, estimamos visualmente la cobertura de epífitas vasculares sobre las ramas y el tronco del árbol (≥ 10 cm DAP) más cercano al punto de registro. Finalmente, contamos el número de troncos caídos (≥ 10 cm DAP) en el área total de la parcela.

2.7 Análisis de datos

2.7.1 Riqueza de especies, número de especies comunes y número de especies dominantes

Para evaluar la eficiencia del inventario y realizar comparaciones válidas de los números de Hill entre los tipos de vegetación, calculamos la cobertura de la muestra ($\hat{C}_n$) para cada tipo de vegetación utilizando la fórmula:

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n}\left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2}\right]$$

Donde f_1 es el número de singletons, f_2 es el número de doubletons y n es el número de individuos del tipo de vegetación (Chao y Jost, 2012). Calculamos los números de Hill o número efectivo de especies, que representan a la riqueza de especies (N_0), el número de especies comunes (N_1) y el número de especies dominantes (N_2; Hill, 1973). Para comparar los números de Hill entre tipos de vegetación, calculamos los intervalos de confianza al 95% (Chao y Jost, 2015). Estos análisis se realizaron con el paquete iNEXT (Hsieh et al. 2016) en R versión 1.1.383 (R Core Team, 2017).

2.7.2 Abundancia

Para comparar la abundancia de todos los anfibios, la abundancia por orden taxonómico, la abundancia por categoría de conservación, y la abundancia por tipo de hábito entre los tipos de vegetación, utilizamos modelos lineales generalizados con distribución Poisson y pruebas post hoc de contrastes. El número de individuos en cada parcela se obtuvo sumando los registros de los tres muestreos. Estos análisis se realizaron con el paquete gmodels (Warnes et al. 2018) en R versión 1.1.383 (R Core Team, 2017).

2.7.3 Estructura y equidad del ensamble

Para comparar la estructura del ensamble entre tipos de vegetación, construimos curvas de rango abundancia y calculamos el índice de equidad de Hill para cada tipo de vegetación, siguiendo la fórmula:

$$E_{1:0} = \frac{N_1}{N_0}$$

PREPRINT

Dónde N_1 es el número de especies comunes y N_0 es la riqueza de especies (Hill, 1973).

2.7.4 Composición de especies

Para comparar la composición de especies entre tipos de vegetación, construimos un dendrograma a partir de una matriz de presencia ausencia utilizando el índice de similitud de Jaccard, y otro dendrograma a partir de una matriz de abundancia utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis. Para reducir la influencia de las especies más abundantes, los datos de abundancia fueron tratados previamente mediante la transformación de cuerda (Legendre y Legendre, 2012). Estos análisis se realizaron con el paquete vegan (Oksanen et al. 2019) en R versión 1.1.383 (R Core Team, 2017).

2.7.5 Relación de variables de paisaje y hábitat con la riqueza de especies y la abundancia de anfibios

Antes de construir los modelos para determinar las variables relacionadas con la recuperación de la riqueza y abundancia de los anfibios, seleccionamos las variables predictoras a partir de pruebas de correlación de Pearson entre todas las variables de paisaje y hábitat. Las variables seleccionadas para construir los modelos fueron: distancia al río, distancia al bosque de niebla, densidad de árboles, cobertura del dosel, cobertura de hojarasca, cobertura de suelo desnudo, cobertura de otras herbáceas, cobertura del helecho *P. arachnoideum*, cobertura de arbustos, cobertura de epifitas y número de troncos caídos (Anexo 1). Eliminamos las variables: altura y área basal de árboles, y la cobertura de gramíneas, debido a que estuvieron correlacionadas significativamente ($R \geq 0.7$, $p<0.05$) con el resto de las variables.

Para determinar las variables de paisaje y hábitat que están relacionadas con la recuperación de la riqueza y la abundancia de todos los anfibios y a nivel taxonómico de orden), utilizamos modelos lineales generalizados (GLM) con distribución Poisson y función de liga logarítmica. Las variables seleccionadas de paisaje y hábitat fueron estandarizadas con la función scale del paquete base de R. Comenzamos incluyendo las 11 variables seleccionadas, y buscamos el mejor conjunto de variables usando un procedimiento de pasos hacia atrás (backward stepwise). Seleccionamos el mejor modelo usando el criterio de información de Akaike de segundo orden (AICc) y definiendo un valor $\Delta AICc \leq 2$. Lo modelos fueron construidos utilizando los paquetes gmodels (Warnes et al. 2018), MASS (Venables y Ripley, 2002) y geiger (Harmon et al. 2008) en R versión 1.1.383 (R Core Team, 2017).

3. Resultados

3.1 Riqueza de especies, número de especies comunes y número de especies dominantes

PREPRINT

Encontramos un total de 822 individuos pertenecientes a 13 especies (9 de anuros y 4 de caudados). Del total de especies registradas, cinco se encuentran en alguna categoría de amenaza, siete en alguna categoría de no amenaza y una especie no está incluida en la Lista Roja de la IUCN. Tanto en el bosque de niebla como en los tres bosques en restauración se encontraron especies en la categoría En Peligro Crítico, no así en el pastizal ganadero (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de anfibios registradas en cinco tipos de vegetación, su abundancia, estado de conservación y hábito en un paisaje de la región montañosa del centro de Veracruz, México. CP = pastizal ganadero, P13 = bosque en restauración pasiva reciente (13 años), P23 = bosque en restauración pasiva avanzada (23 años), A23 = bosque en restauración activa (23 años) y CF = bosque de niebla. Categorías de estado de conservación de acuerdo a la Lista Roja de la IUCN: LC = Preocupación menor, NT = Casi amenazada, VU = Vulnerable y CR = En Peligro Crítico. Hábito: S = semiacuático, T = terrestre, H = herbáceas-arbustos y A = arborícola.

ID	Especies	Tipos de vegetación					IUCN	Hábito
		CP	P13	P23	A23	CF		
	RANAS Y SAPOS							
	Bufonidae							
Iv	*Incilius valliceps*	1					LC	T
	Craugastoridae							
Cm	*Craugastor mexicanus*		3	10	12	13	LC	T
Cp	*Craugastor pygmaeus*	8	5	16	19	14	VU	T
Cr	*Craugastor rhodopis*	9	56	88	113	57	VU	T
	Eleutherodactylidae							
Ec	*Eleutherodactylus cystignathoides*	4	3	3	2	1	LC	T
	Centrolenidae							
Hf	*Hyalinobatrachium fleischmanni*		6	5	12	16	LC	A
	Hylidae							
Ct	*Charadrahyla taeniopus*		3	1	4	29	VU	A
Rm	*Rheohyla miotympanum*	41	9	26	38	29	NT	H
	Ranidae							
Lb	*Lithobates berlandieri*	8					LC	S
	SALAMANDRAS							
	Plethodontidae							
Ac	*Aquiloeurycea cafetalera*		5	5	7	20		T
Bp	*Bolitoglossa platydactyla*	1					NT	T
Pt	*Parvimolge townsendi*		17	10	28	53	CR	T
Tp	*Thorius pennatulus*		2		3	7	CR	T
	Riqueza	7	10	9	10	10		
	Abundancia	72	109	164	238	239		

PREPRINT

La cobertura de la muestra en todos los tipos de vegetación fue superior al 98%. La riqueza de especies fue significativamente mayor en el bosque de niebla, A23 y P13, que en el pastizal ganadero. La riqueza de especies de P23 fue similar a todos los tipos de vegetación (Figura 2). El número de especies comunes y el número de especies dominantes fueron significativamente mayores en el bosque de niebla, en comparación con los otros tipos de vegetación entre los que no hubo diferencias significativas (Figura 2). En términos de los grupos taxonómicos, la riqueza de especies del orden Anura fue similar entre todos los tipos de vegetación, mientras que la riqueza del orden Caudata fue significativamente menor en el pastizal ganadero que en los otros tipos de vegetación (Tabla 1).

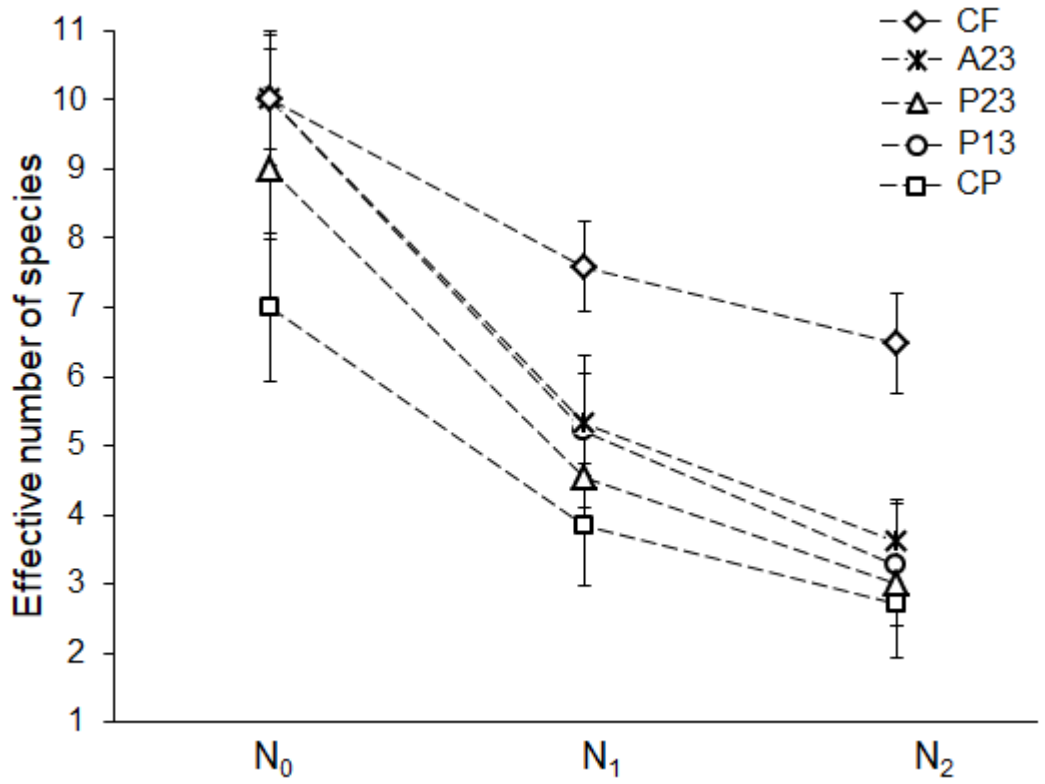

Figura 2. Riqueza de especies de anfibios (N_0), número de especies comunes (N_1) y número de especies dominantes (N_2) en cinco tipos de vegetación en la región montañosa del centro de Veracruz, México. CP = pastizal ganadero, P13 = bosque en restauración pasiva reciente (13 años), P23 = bosque en restauración pasiva avanzada (23 años), A23 = bosque en restauración activa (23 años) y CF = bosque de niebla. Las barras de error denotan intervalos de confianza al 95%.

3.2 Abundancia

En el bosque de niebla y en A23 se registró una abundancia total de anfibios de 239 individuos y 238 individuos, respectivamente. 164 individuos fueron registrados en P23, seguido por 103 individuos en P13, por último 72 individuos en el pastizal ganadero. La abundancia de todos los anfibios fue significativamente mayor en el bosque de niebla y en A23 (Figura 3a; Anexo 2). Particularmente, la

abundancia de anuros fue mayor en A23 y la abundancia de caudados fue mayor en el bosque de niebla (Figura3b; Anexo 2).

Con respecto al estado de conservación de las especies registradas, la abundancia de anfibios en la categoría En Peligro Crítico fue mayor en el bosque de niebla. La abundancia de anfibios en la categoría Vulnerable fue mayor en A23, mientras que la abundancia de anfibios no amenazados fue mayor en el bosque de niebla, A23, P23 y el pastizal ganadero. La abundancia de anfibios no incluidos en la Lista Roja fue mayor en el bosque de niebla (Figura 3c; Anexo 2).

Con respecto al hábito de las especies registradas, la abundancia de anfibios arborícolas fue mayor en el bosque de niebla. La abundancia de anfibios terrestres fue mayor en el bosque de niebla y en A23. La abundancia de anfibios que habitan en el estrato herbáceo y arbustivo fue mayor en el bosque de niebla, A23, P23 y en el pastizal ganadero. El pastizal ganadero fue el único tipo de vegetación donde registramos individuos de hábito semiacuático (Figura 3d; Anexo 2).

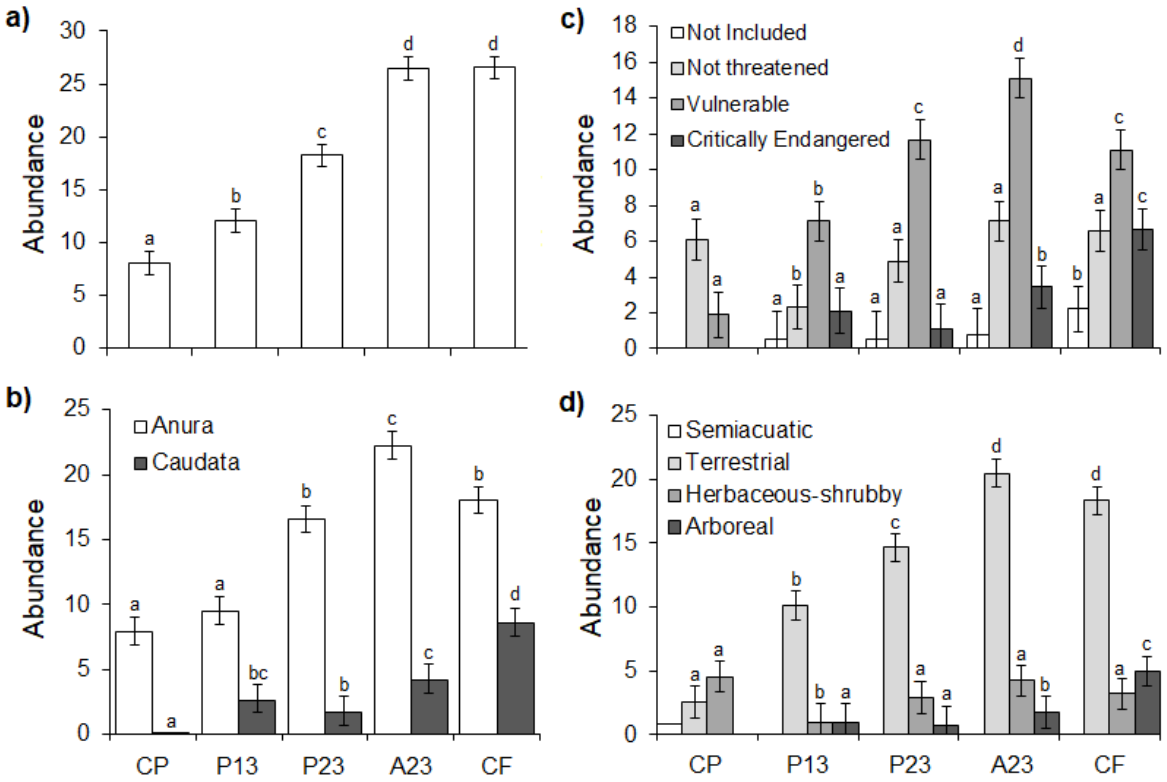

Figura 3. (a) Abundancia de todos los anfibios, (b) abundancia por orden taxonómico, (c) abundancia por categoría de riesgo de la Lista Roja de la IUCN, y (d) abundancia por tipo de hábito de las especies en cinco tipos de vegetación en la región montañosa del centro de Veracruz, México. CP = pastizal ganadero, P13 = bosque en restauración pasiva reciente (13 años), P23 = bosque en restauración pasiva avanzada (23 años), A23 = bosque en restauración activa (23 años) y CF = bosque de niebla. En las gráficas se muestra la media y el error estándar. Las letras arriba de las barras indican diferencia significativa (p>0.001) según los modelos lineales generalizados y pruebas post hoc de contrastes (Anexo 2).

3.3 Estructura del ensamble

El ensamble de especies más equitativo se registró en el bosque de niebla, coincidiendo con el mayor número de especies comunes registradas en este tipo de vegetación. En el bosque de niebla tres cuartas partes de las especies que lo conforman fueron especies comunes. En el resto de los tipos de vegetación alrededor de la mitad de las especies fueron especies comunes (Figura 4). Los anfibios comunes del bosque de niebla son principalmente especies amenazadas y especialistas del bosque, incluidas dos especies de salamandras que en los tres bosques en restauración están presentes en menor abundancia, mientras que en el pastizal ganadero no fueron registradas. El bosque de niebla fue el único tipo de vegetación donde se observó una codominancia por dos especies, ambas amenazadas y terrestres: la rana *Craugastor rhodopis* y la salamandra *Parvimolge townsendi*. En los tres bosques en restauración, la especie dominante fue la rana amenazada *C. rhodopis*, mientras que en el pastizal ganadero la especie dominante fue la rana no amenazada *Rheohyla miotympanum*. Existen otras especies propias del bosque, como *Charadrahyla taeniopus*, *Aquiloeurycea cafetalera* y *Thorius pennatulus*, que a pesar de que fueron registradas en los tres bosques en restauración, en ninguno alcanzan los valores de abundancia registrados en el bosque de niebla (Figura 4).

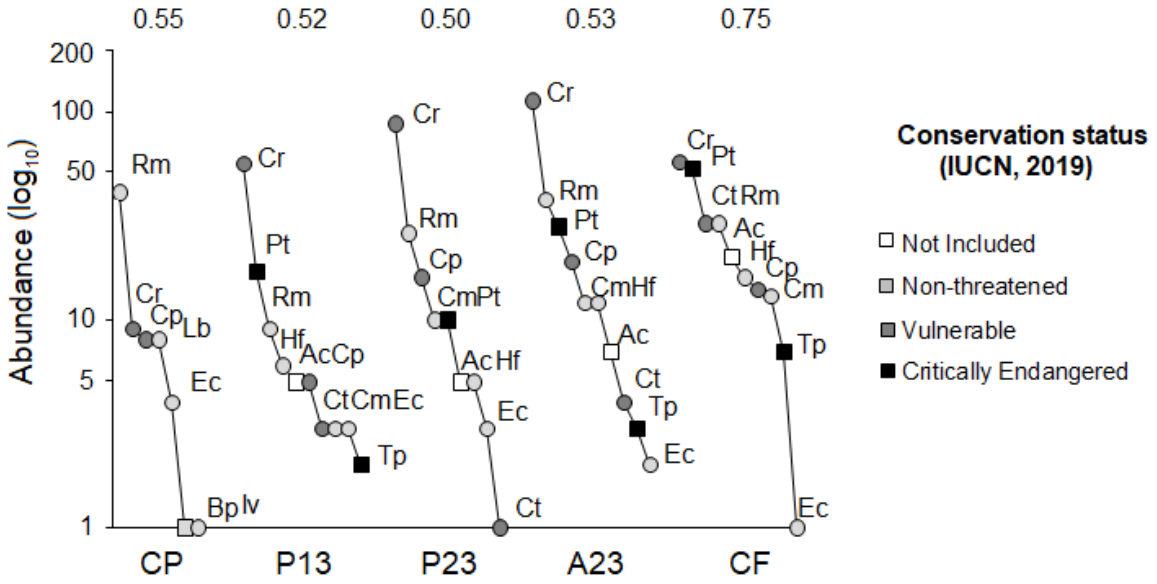

Figura 4. Curvas de rango abundancia de ensambles de especies de anfibios en cinco tipos de vegetación en la región montañosa del centro de Veracruz, México. CP = pastizal ganadero, P13 = bosque en restauración pasiva reciente (13 años), P23 = bosque en restauración pasiva avanzada (23 años), A23 = bosque en restauración activa (23 años) y CF = bosque de niebla. Arriba de las curva de rango abundancia se muestra el índice de equidad de Pielou ($E_{1:0}$) para cada tipo de vegetación. Los círculos indican especies del orden Anura y los cuadros indican especies

3.4 Similitud en composición de especies

Considerando los datos de presencia-ausencia, la similitud en la composición de especies del bosque de niebla con A23 y P13 fue del 100%, y con P23 fue del 90%. Estos cuatro tipos de vegetación solo compartieron el 32% de las especies con el pastizal ganadero (Figura 5a). Sin embargo, cuando analizamos la similitud en la composición de especies a partir de los datos de abundancia, los tres bosques en restauración solo tuvieron una similitud del 38% con el bosque de niebla. Estos cuatro tipos de vegetación tuvieron una similitud del 5% con el pastizal ganadero. Entre los tres bosques en restauración se observó la mayor similitud de especies, oscilando entre 58 y 61% (Figura 5b).

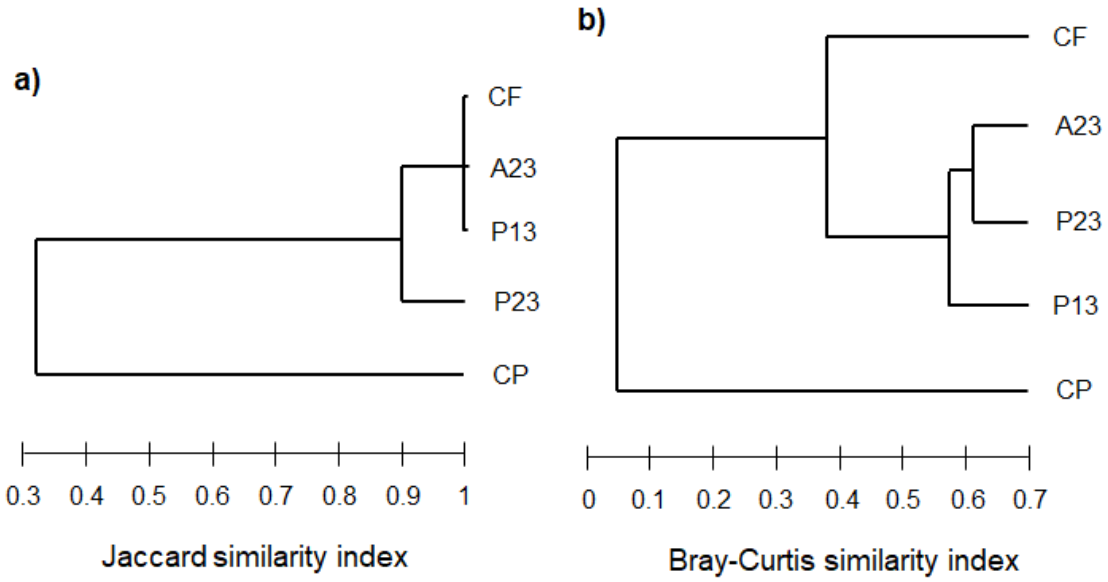

Figura 5. Dendrogramas de similitud en la composición de especies en cinco tipos de vegetación en la región montañosa del centro de Veracruz, México. CP = pastizal ganadero, P13 = bosque en restauración pasiva reciente (13 años), P23 = bosque en restauración pasiva avanzada (23 años), A23 = bosque en restauración activa (23 años) y CF = bosque de niebla. a) Elaborado a partir de datos de presencia-ausencia usando el índice de Jaccard, y b) elaborado a partir de datos de abundancias usando el índice de Bray-Curtis. En ambas gráficas: 0 = completamente diferentes y 1 = completamente semejantes.

3.5 Relación entre las variables de paisaje y de hábitat con la riqueza y abundancia de anfibios

La riqueza total de anfibios y la riqueza de anuros incrementaron a mayor cobertura del dosel y a menor distancia al río. La riqueza de caudados incrementó a mayores coberturas de hojarasca y dosel. La abundancia de todos los anfibios estuvo relacionada positivamente con las coberturas de hojarasca y herbáceas no-gramíneas, y con la cercanía al río. Particularmente, la abundancia de anuros incrementó a mayores coberturas de hojarasca, herbáceas no-gramíneas y

epifitas, menor distancia al río y a mayor distancia al bosque de niebla. La abundancia de caudados aumentó a mayor cobertura de hojarasca, herbáceas no-gramíneas y dosel, y a menor distancia al río (Anexo 2).

4. Discusión

Las estrategias de restauración pasiva y activa del bosque de niebla implementadas cerca de un relicto de bosque conservado, generan bosques secundarios que sirven como refugio para los anfibios, incluyendo a especies amenazas. Nuestros resultados muestran que la riqueza y la composición de especies de anfibios sin considerar la abundancia, pueden recuperarse con ambas estrategias de restauración, incluso después de 13 años de haber detenido la fuente de disturbio. Sin embargo, la abundancia de anfibios únicamente alcanza los valores registrados en el bosque en restauración activa y después de 23 años. No obstante, en ningún bosque en restauración se logra alcanzar la abundancia de anfibios en Peligro Crítico que alberga el bosque de niebla. En los procesos de restauración del bosque de niebla, la abundancia de los anuros terrestres se recupera más rápido que la abundancia de los anuros arborícolas y las salamandras pletodóntidas. Esto sugiere que los anfibios responden de manera diferente a los procesos de restauración ecológica, dependiendo principalmente de rasgos morfológicos y fisiológicos asociados al grupo taxonómico, así como del hábito de las especies.

4.1 Recuperación de la diversidad de anfibios en procesos de restauración del bosque de niebla

El éxito de la recuperación de la diversidad de anfibios en la restauración pasiva o activa difiere según el indicador o atributo de la comunidad que se considere. En nuestro estudio, la riqueza de especies fue el primer atributo de la comunidad que se recuperó, incluso en procesos de restauración pasiva jóvenes. Este patrón se ha reportado en otras evaluaciones de la restauración pasiva de bosques neotropicales (Urbina-Cardona y Londoño-Murcia 2003; Herrera-Montes y Brokaw 2010; Hilje y Aide, 2012; Cortés-Gómez et al. 2013; Basham et al. 2016). Por ejemplo, en Costa Rica y Colombia se ha encontrado que bosques en restauración pasiva de diez y 12 años de edad presentan una riqueza de anfibios similar a la del bosque de referencia (Cortés-Gómez et al. 2013; Hilje y Aide 2012). Sin embargo, otros atributos como la abundancia y la composición de especies de los bosques en restauración no llegan a ser similares a las presentes en el bosque de referencia (Thompson y Donelly, 2018). Estos dos atributos de la comunidad ofrecen información relevante sobre la recuperación de la fauna en procesos de restauración, debido a que pueden reflejar la disponibilidad de la cantidad y variedad de los recursos necesarios para los anfibios (Dunn, 2004; Catterall, 2018), específicamente para las especies especialistas del bosque.

Después de 23 años, el bosque en restauración activa fue el único bosque secundario que alcanzó la abundancia de anfibios registrada en el bosque de niebla. En este bosque secundario las características a nivel de hábitat necesarias

PREPRINT

para la recuperación de la abundancia de los anfibios, tales como un dosel cerrado y una alta cobertura de hojarasca, herbáceas y epifitas están más restablecidas que en los dos bosques en restauración pasiva (Trujillo-Miranda et al. 2018, ver Anexo 1). El restablecimiento de un dosel cerrado y la alta cobertura de hojarasca reduce las variaciones en temperatura y mantiene altos valores de humedad (Guariguata y Ostertag, 2001), condiciones microclimáticas requeridas por los anfibios de bosques tropicales como el estudiado (Díaz-García et al. 2017). En el bosque en restauración activa probablemente existen altas tasas de natalidad y persistencia de anfibios, debido a que la recuperación de la vegetación ofrece los recursos necesarios para que los anfibios puedan reproducirse y alimentarse (Thompson y Donelly, 2018). En nuestro estudio, los bosques en restauración pasiva de 13 y 23 años alcanzaron el 45% y el 68% de la abundancia de anfibios con respecto al bosque de referencia. De continuar en la misma trayectoria ecológica, la abundancia de anfibios en estos bosques secundarios podría asemejarse al bosque de niebla entre los 30 y 33 años, coincidiendo con el tiempo estimado por Hernández-Ordoñez et al. (2015) en procesos de restauración pasiva del bosque neotropical lluvioso.

En la región Neotropical, después de diez años de abandono de pastizales ganaderos y con un remanente de bosque adyacente, los bosques en restauración pueden compartir las mismas especies de anfibios con el bosque de referencia (Hilje y Aide, 2012: Basham et al. 2016), lo cual coincide con los resultados de nuestro estudio. Sin embargo, considerando la abundancia de los anfibios, la composición de especies de los tres bosques en restauración solo representa un cuarto de la composición presente en el bosque de niebla, incluso después de 23 años. Esto ocurre porque la mayoría de las especies especialistas del bosque de niebla, como *P. townsendi, A. cafetalera, T. pennatulus, Hyalinobatrachium fleischmanni* y *C. taeniopus* son menos abundantes en los tres bosques en restauración. Los anfibios especialistas del bosque tienen una capacidad de dispersión más limitada (Catterall, 2018) y toleran un rango reducido de condiciones del hábitat (Ríos-López y Aide, 2007; Klauss y Noss, 2016), lo cual puede retrasar su recuperación en los bosques en restauración.

La respuesta diferencial a la restauración del bosque de niebla entre anuros y caudados, y entre especies con diferente hábito, parece depender principalmente de rasgos morfológicos y fisiológicos, y del grado de especialización al hábitat de cada especie. Por ejemplo, las salamandras pletodóntidas del bosque de niebla *P. townsendi, A. cafetalera, T. pennatulus* son menos resilientes que los anuros en los diferentes procesos de restauración forestal. Esto puede deberse a que las especies de salamandras de la familia Plethodontidae carecen de pulmones y respiran a través de la piel, por lo que requieren de hábitats húmedos y frescos (Wake y Lynch, 1976). Estas condiciones climáticas se alcanzan en las etapas más avanzadas de los procesos de sucesión de los bosques tropicales (Guariguata y Ostertag, 2001; Lebrija-Trejos et al. 2011). Además, estas salamandras requieren de microhábitats específicos como troncos caídos y plantas epífitas (Sandoval-Comte et al. 2012), los cuales no están restablecidos completamente en los bosques en restauración estudiados (ver Apéndice A). Para

asegurar y maximizar la recuperación de estas salamandras críticamente amenazadas, se podrían implementar estrategias complementarias a la restauración forestal, como la instalación de troncos caídos o la translocación de plantas epífitas (Fernández-Barrancos et al. 2017). También, sería necesario evaluar si estas estrategias complementarias contribuyen de forma significativa a la recuperación de estos anfibios.

Las ranas terrestres *C. rhodopis* y *C. mexicanus* alcanzaron los valores de abundancia observados en el bosque de niebla, independientemente de la estrategia de restauración utilizada. Estas ranas pertenecen a la familia Craugastoridae, formada por especies que habitan principalmente en sitios con cobertura arbórea (Luría-Manzano et al. 2019). Además, para reducir la desecación y depredación de sus huevos, estas especies los depositan en suelos cubiertos con hojarasca y herbáceas (Hillman et al. 2009), elementos de la vegetación presentes en los tres bosques en restauración. La especie más beneficiada por la restauración del bosque de niebla fue la rana terrestre *C. rhodopis* ya que incrementó entre seis y doce veces su abundancia con la restauración de pastizales ganaderos. Esto puede relacionarse con sus hábitos alimenticios y la recuperación de presas potenciales. *C. rhodopis* se alimenta principalmente de ortópteros, arañas y escarabajos (Luría-Manzano et al. 2019), artrópodos que incrementan con la restauración del bosque de niebla (de la Rosa y Negrete-Yankelevich 2012). Por otro lado, la recuperación de las ranas arborícolas del bosque de niebla *C. taeniopus* y *H. fleischmanni* fue menor comparada con la recuperación de las ranas terrestres. Estas especies arborícolas de las familias Hylidae y Centrolenidae están relacionadas con la estructura física de la vegetación, debido a que usan los árboles para moverse de un sitio a otro, perchar y reproducirse, y algunas depositan sus huevos sobre las hojas (Wells, 2007).

Nuestros resultados apoyan que la proximidad a los cuerpos de agua es un elemento del paisaje que determina la persistencia y recuperación de la diversidad de anfibios del bosque de niebla, tanto en procesos de restauración pasiva como activa. Incluso en procesos de restauración pasiva jóvenes se facilita la recuperación de las especies amenazadas de anfibios debido a la presencia de cuerpos de agua. La disponibilidad de agua influye en el crecimiento de la vegetación (Naiman et al. 2005) y en consecuencia en la recuperación de los microhábitats y condiciones microclimáticas necesarias para los anfibios del bosque (Ficetola et al. 2008). Otros factores del paisaje que determinan la recolonización de los anfibios a los bosques en restauración, que no fueron considerados en nuestro estudio, son la cantidad de bosque circundante (Catterall, 2018), la complejidad de la matriz y la conectividad con los fragmentos de bosque conservado (Thompson y Donelly, 2018).

En la misma región de estudio, existen al menos seis fragmentos de bosque de niebla que han sido estudiados (ver Murrieta-Galindo et al. 2013; Meza-Parral y Pineda, 2015). Estos fragmentos albergan un total 14 especies de anfibios (entre 6 y 11 especies por fragmento), incluidas tres especies amenazadas y especialistas

PREPRINT

del bosque que no fueron registradas en nuestro estudio. Asimismo, en la región de estudio se han reportado altos índices de diversidad beta de anfibios entre los fragmentos de bosque de niebla (Pineda y Halffter 2004; Meza-Parral y Pineda 2015). Por lo tanto, el desarrollo de estrategias de restauración que permitan la conectividad entre los fragmentos de bosque de niebla, puede incrementar el valor de los bosques en restauración en la conservación de anfibios a nivel de paisaje.

4.2 Implicaciones en la conservación de especies amenazadas y las prácticas de restauración del bosque de niebla

Nuestro estudio demuestra que la restauración pasiva y la restauración activa del bosque de niebla resultan ser estrategias valiosas para recuperar la diversidad de anfibios, y con ello complementar las estrategias de conservación de grupos altamente amenazados, como la protección de los bosques maduros. Sin embargo, debido a la continua destrucción de los bosques tropicales que ha llevado a la disminución de especies y poblaciones de anfibios (IUCN, 2019; WWF, 2018), es urgente implementar programas de restauración activa de bosques nativos, en donde se incluyan prácticas para acelerar la recuperación de las poblaciones de fauna amenazada. Nuestro estudio indica que la restauración activa con plantaciones mixtas de especies nativas después de 23 años es más eficiente que la restauración pasiva, para recuperar las poblaciones de anfibios del bosque, incluyendo a los anfibios en peligro de extinción.

Tradicionalmente se ha considerado que la fauna como un elemento que responde pasivamente al restablecimiento de la vegetación (ver Catteral 2018). Es necesario cambiar el enfoque de las prácticas de restauración e incluir desde su diseño acciones que permitan a grupos biológicos altamente amenazados, como los anfibios, encontrar condiciones ambientales y recursos favorables en el menor tiempo posible. Derivado de nuestro estudio, es recomendable que la restauración de los bosques neotropicales a partir de pastizales ganaderos y con fines de recuperar la mayor biodiversidad posible, se realice prioritariamente en sitios cercanos a cuerpos de agua. Como resultado de estas prácticas se podrían generar cambios favorables en las comunidades de anfibios que permitan recuperar sus poblaciones.

Este es el primer estudio que compara la recuperación de la diversidad de anfibios bajo diferentes estrategias de restauración del bosque de niebla, lo cual representa información prioritaria para determinar las prácticas más eficientes para mitigar la pérdida de biodiversidad. Es necesario seguir estudiando la recuperación de la fauna en procesos de restauración e incluir otro tipo de análisis como la diversidad funcional o diversidad filogenética. Esto permitiría conocer si la restauración de los bosques también es capaz de recuperar y mantener las funciones ecológicas de los anfibios, y con ello comunidades resilientes ante factores de cambio globales.

5. Agradecimientos

PREPRINT

La Cooperativa Las Cañadas proporcionó el hospedaje y otras facilidades durante la etapa de campo. Ricardo Romero, Tania de Alba, Estefanía Oliveras, Raúl Bandín, Juan Acosta, Adrián Acosta y Carlos Nolasco otorgaron los permisos para trabajar en sus propiedades. Antonio Reyes y Octavio Suárez fueron nuestros guías de campo. Sarai Gómez, Adriana Sandoval, María de Jesús Peralta, María Chanel Juárez, Judith Ramos, Paulina García, Arístides García, Enrique Silva, Alfonso Kelly y Víctor Vásquez ayudaron con el trabajo de campo. Adriana Sandoval, Policarpo Ronzón y Víctor M. Vásquez proporcionaron apoyo técnico y logístico. Adriana Sandoval elaboró el mapa del área de estudio. Este artículo fue escrito en cumplimiento de los requisitos del Programa de Estudios del Posgrado del Instituto de Ecología A.C. para el doctorado de JMDG.

6. Financiamiento

Este estudio fue financiado por el proyecto de ciencia básica “Atributos funcionales de especies arbóreas y los escenarios para la restauración del paisaje de bosque mesófilo de montaña en el Centro de Veracruz” de la Secretaría de Educación Pública-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (SEP-CONACYT), número B2014-238831-B. JMDG fue apoyado por una beca de estudios de posgrado (No. 486768) del CONACYT.

7. Conflicto de interés

Los autores declaran que no existen conflictos de interés.

8. Referencias

Aide, T.M., Ruiz-Jaen, M.C., Grau, H.R., 2010. What is the state of tropical montane cloud forest restoration?, in: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 101-110. https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.010

Álvarez-Aquino C., Williams-Linera G., Newton A.C., 2004. Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican Cloud Forest. Restor. Ecol. 12, 412-418. https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.00398.x

Basham, E.W., González del Pliego, P., Acosta-Galvis, A.R., Woodcock, P., Medina-Uribe, C.A., Haugaasen, T., Gilroy, J.J., Edwards, D.P., 2016. Quantifying carbon and amphibian co-benefits from secondary forest regeneration in the Tropical Andes. Anim. Conserv. 19, 548-560. https://doi.org/10.1111/acv.12276

Bishop, P.J., Angulo, A., Lewis, J.P., Moore, R.D., Rabb, G.B., Garcia-Moreno, J., 2012. The amphibian extinction crisis – what will it take to put the action into the amphibian conservation action plan?. S.A.P.I.E.N.S. 5, 97-111.

PREPRINT

Catterall, C.P., 2018. Fauna as passengers and drivers in vegetation restoration: A synthesis of processes and evidence. Ecol. Manage. Restor. 19, 54-62. https://doi.org/10.1111/emr.12306

Challenger, A., 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO-Instituto de Biología UNAM. México.

Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than by size. Ecology. 12, 2533–2547. https://doi.org/doi:10.1890/11-1952.1

Chao A., Jost, L., 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. Methods Ecol. Evol. 6, 873-882. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349

Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Cortés-Gómez, A.M., Castro-Herrera, F., Urbina- Cardona J.N., 2013. Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. Trop. Conserv. Sci. 6, 749-769. https://doi.org/10.1177/194008291300600604

Crouzeilles, R., Ferreira, M.S., Chazdon, R.L., Lindenmayer, D.B., Sansevero, J.B.B., Monteiro, L., Iribarrem, A., Latawiec, A., Strassburg, B.B.N., 2017. Ecologial restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. Sci. Adv. 3, e1701345. https://doi.org/10.1126/sciadv.1701345

Crump, M.L., Scott, N.J., 1994. Visual Encounter Surveys, in: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.A.C., Foster, M.S. (Eds), Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 84-92

de la Rosa, I.N., Negrete-Yankelevich, S., 2012. Spatial distribution of soil macrofauna in cloud forest, secondary forest and grasslands in La Cortadura reserve, Coatepec, Veracruz, Mexico. Rev. Mex. Biodiv. 83, 201-215.

Díaz-García, J.M., Pineda, E., López-Barrera, F., Moreno, C.E., 2017. Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. Biodivers. Conserv. 26, 2569-2589. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1372-2

Duellman, W.E., 1999. Patterns of Distribution of Amphibians. A Global Perspective. The Jhons Hopkins University Press. Baltimore and London.

PREPRINT

Duellman, W.E., Trueb, L., 1986. Biology of Amphibians. Johns Hopkins University Press, Maryland.

Dunn, R.R., 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. Conserv. Biol. 18, 302–309.

Ficetola, G.F., Furlani, D., Colombo, G., De Bernardi, F., 2008. Assessing the value of secondary forest for amphibians: *Eleutherodactylus* frogs in a gradient of forest alteration. Biodivers. Conserv. 17, 2185-2195. https://doi.org/10.1007/s10531-007-9280-5

Fernandez-Barrancos, E., Leighton Reid, J., Aronson, J. 2017. Tank bromeliad transplants as an enrichment strategy in southern Costa Rica: Restoration enrichment using bromeliad transplants. Restor. Ecol. 25, 569-576. https://doi.org/10.1111/rec.12463

Gardner, T.A., Ribeiro-Junior, M.A., Barlow, J., Ávila-Pires, T.C.S., Hoogmoed, M.S., Peres, C.A., 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. Conserv. Biol. 21, 775–787. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00659.x

Greenberg, D.A., Palen, W.J., Chan, K.C., Jetz, W., Mooers, A.O., 2018. Evolutionary distinct amphibians are disproportionately lost from human-modified ecosystems. Ecol. Lett. 21, 1530-1540. https://doi.org/10.1111/ele.13133

Gual-Díaz, M., Mayer-Goyenechea, I. 2014. Anfibios del bosque mesófilo de montaña. En Gual-Díaz, M., Rendón-Correa, A. Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. For. Ecol. Manage. 148, 185-206. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1

Harmon, L.J., Jason, T.W., Chad, D.B., Richard, E.G., Challenger, W., 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. Bioinformatics. 24, 129-131. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm538

Hernández-Ordoñez O., Urbina-Cardona, J.N., Martinez-Ramos, M., 2015. Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. Biotropica 47, 377–388. https://doi.org/10.1111/btp.12207

Hernández-Ordoñez O., Santos, B.A., Pyron, R.A., Arroyo-Rodriguez, V., Urbina-Cardona, J.N., Martínez-Ramos, M., Parra-Olea, G., Reynoso, V.H., 2019. Species sorting and mass effect along forest succession: Evidence from taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of amphibian communities. Ecol. Evol. 9, 5206-5218. https://doi.org/10.1002/ece3.5110

PREPRINT

Herrera-Montes, A., Brokaw, N., 2010. Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. Biol. Conserv. 143, 1414-1422. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.016

Hilje, B., Aide, T.M., 2012. Recovery of amphibian species richness and composition in a chronosequence of secondary forests, northeastern Costa Rica. Biol. Conserv. 146, 170-176. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.007

Hill, M., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology. 54, 427-432.

Hillman, S.S., Withers, P.C., Drewes, R.C., Hillyard, S.D., 2009. Ecological and environmental physiology of amphibians. Oxford University Press, New York.

Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods Ecol. Evol. 2016, 1-6. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613

IPBES, 2019. Media Release: Nature's Dangerous Decline 'Unprecedented'; Species Extinction Rates 'Accelerating' https://www.ipbes.net/news/Media-Release-Global-Assessment (accessed 10 June 2019)

IUCN, 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-1. http://www.iucnredlist.org (accesed 10 June 2019).

Klaus, J.M., Noss, R.F., 2016. Specialist and generalist amphibians respond to wetland restoration treatments. J. Wildl. Manage. 80, 1106-1119. https://doi.org/10.1002/jwmg.21091

Korhonen, L., Korhonen, K.T., Rautiainen, M., Stenberg, P., 2006. Estimation of forest canopy cover: comparison of field measurement techniques. Silva Fenn. 40, 577-588. https://doi.org/10.14214/sf.315

Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology. Elsevier Press. San Diego, USA.

Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L, Bongers, F., 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. J. Trop. Ecol. 27, 477-489. https://doi.org/10.1017/S0266467411000253

Luría-Manzano, R., Oropeza-Sánchez, M.T., Aguilar-López, J.L., Díaz-García, J.M., Pineda, E., 2019. Dieta de la rana de hojarasca *Craugastor rhodopis* (Anura: Craugastoridae): una especie abundante en la región montañosa del este de México. Rev. Biol. Trop. 67, 196-205. https://doi.org/10.15517/RBT.V67I1.33135

PREPRINT

Meza-Parral, Y., Pineda, E., 2015. Amphibian Diversity and Threatened Species in a Severely Transformed Neotropical Region in Mexico. Plos One 10, e0121652. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121652

Naiman, R.J., Decamps, H., McClain, M.E., Likens, G.E., 2005. Riparia: ecology, conservation and management of streamside communities. Elsevier Press, San Diego, USA.

Nowakowski, A.J., Thompson, M.E., Donelly, M.A., Todd, B.D., 2016. Amphibian sensitivity to habitat modification is associated with population trends and species traits. Glob. Ecol. Biogeogr. 26, 700-712. https://doi.org/10.1111/geb.12571

Nowakowski, A.J., Frishkoff, L.O., Thompson, M.E., Smith, T.M., Todd, B.D., 2018. Phylogenetic homogenization of amphibian assemblages in human-altered habitats across the globe. Proc. Natl. Acad. Sci. 115, E3454–E3462. https://doi.org/10.1073/pnas.1714891115

Oksanen, J., Guillaume-Blanchet, F., et al., 2016. Community ecology package ‘‘Vegan’’ for R version 2.4

Primack, R.B., 2010. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates Publishers. Sunderland, USA.

Pyron, R.A., 2018. Global amphibian declines have winners and losers. Proc. Natl. Acad. Sci. 115, 3739-3741. https://doi.org/10.1073/pnas.1803477115

Ramírez-Soto, A., Lucio-Palacio, C.R., Rodríguez-Mesa, R., Sheseña-Hernández, I., Farhat, F.N., Villa-Bonilla, B., Landa-Libreros, L., Gutiérrez-Sosa, G., Trujillo-Santos, O., Gómez-Sánchez, I., 2018. Restoration of tropical montane cloud forests: a six-prong strategy. Restor. Ecol. 26, 106-211. https://doi.org/10.1111/rec.12660

R Core Team. 2017. A Language and Environment for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Ríos-López, N., Aide, T.M., 2007. Herpetofaunal dynamics during secondary succession. Herpetologica. 63, 35-50. https://doi.org/10.1655/0018-0831(2007)63[35:HDDSS]2.0.CO;2

Romero-González, R., 2018. Ganadería agroecológica en una zona de bosque de niebla, in: Halffter, G., Cruz, M., Huerta, C., (Eds.). Ganadería sustentable en el Golfo de México. Instituto de Ecología A.C. México. pp. 345-367.

Scatena, F.N., Bruijnzeel, L.A., Bubb, P., Das, S., 2010. Setting the stage, in: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.). Tropical Montane Cloud Forests Science for Conservation and Management. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 3-13

PREPRINT

Stuart, A.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. https://doi.org/10.1126/science.1103538

Thompson, M.E., Donnelly, M.A., 2018. Effects of secondary forest succession on amphibians and reptiles: a review and meta-analysis. Copeia. 106, 10-19. https://doi.org/10.1643/CH-17-654

Toledo-Aceves, T., Meave, J.A., González-Espinoza, M., Ramírez-Marcial, N., 2011). Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. J. Environ. Manage. 92, 974-981. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.007

Trujillo-Miranda, A.L., Toledo-Aceves, T., López-Barrera, F., Gerez-Fernandez, P., 2018. Active versus passive restoration: recovery of cloud forest structure, diversity and soil condition in abandoned pastures. Ecol. Eng. 117, 50-61. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.03.011

Urbina-Cardona J.N., Londoño, M.C., 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27, 105-113.

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Modern Applied Statistics. Springer, New York.

Vié, J.C., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N., 2009. Wildlife in a changing world—an analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened species. Gland, Switzerland: IUCN.

Wake, D.B., Lynch, J.F., 1976. The distribution, ecology and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. Natural History Museum, USA.

Warnes, G.R., Bolker, B., Lumley, T., Johnson, R.C. 2018. gmodels: Various R Programming Tools for Model Fitting for R version 2.18.1

Wells, K.D., 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago, Chicago

WRI, 2019. The World Lost a Belgium-sized Area of Primary Rainforests Last Year https://www.wri.org/blog/2019/04/world-lost-belgium-sized-area-primary-rainforests-last-year (accessed 10 June 2019)

WWF, 2018. Living Planet Report – 2018: Aiming Higher, in: Grooten, M., Almond, R.E.A. (Eds.). WWF, Gland, Switerzeland.
Young, T.P., 2000. Restoration ecology and conservation biology. Biol Conserv 92: , 73–83. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00057-9

PREPRINT