

48  
2 ej



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

## DISTRIBUCION DE TRES SALAMANDRAS TERRESTRES (AMPHIBIA PLETHODONTIDAE), EN EL PARQUE NACIONAL ZOQUIAPAN

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
HECTOR RAFAEL ELIOSA LEON

MEXICO, D. F.

**FALLA DE ORIGEN**

1990



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## **I N D I C E**

<b>Introducción</b>	<b>1</b>
<b>Objetivos</b>	<b>4</b>
<b>Antecedentes</b>	<b>5</b>
<b>Descripción del área de estudio</b>	<b>10</b>
<b>Metodología</b>	<b>13</b>
<b>Resultados</b>	<b>16</b>
<b>Discusión</b>	<b>26</b>
<b>Literatura citada</b>	<b>31</b>

## INTRODUCCION

La clase Amphibia, a pesar de que en nuestro país se encuentra representada por más del 10% de las especies existentes en el mundo (Smith y Smith, 1973; Casas, 1984; Flores-Villela y Nieto, 1988), sólo algunas de estas han sido objeto de estudios aislados. Si bien es en el área de la sistemática donde más se ha avanzado, hay géneros que no están aún bien definidos taxonómicamente (Lynch *et al.*, 1983); por otra parte, su distribución se conoce de manera incompleta, en la mayoría de los casos, se desconoce su biología básica y, son aun más escasos los trabajos de tipo ecológico que valoren su importancia en los ecosistemas. Esta situación se puede deber entre otras causas, a lo difícil que es establecer su ciclo de vida, fundamentalmente por la variedad de patrones que tienen: así, se les observa en periodos variables de verano y otoño, que corresponde a la época más húmeda del año, según sea la especie, y se ignora casi por completo cuales son los sitios que utilizan para refugiarse durante la estación sin lluvia.

De los tres órdenes de anfibios que se consideran actualmente (Porter, 1972), las cecillas quizá sean el grupo menos estudiado, debido probablemente a sus hábitos fosoriales; luego le siguen los urodelos, grupo que se ha investigado un poco más que el anterior, sobre todo algunas especies de la familia Ambystomatidae, por ser utilizadas principalmente para experimentos fisiológicos (Smith y Smith, 1973), y varias de la familia Plethodontidae, las cuales se han identificado como elementos importantes en tratar aspectos biogeográficos, ecológicos y reproductivos (Wake y Lynch, 1976). A esta última familia pertenecen las especies objeto de este estudio.

Los anuros constituyen el grupo que ha recibido la mayor atención por parte de los herpetólogos, se han publicado bastantes trabajos que

abordan principalmente aspectos de alimentación, ecología y reproducción.

Resulta obvio que las investigaciones de tipo ecológico se hacen cada vez más importantes; porque es necesario conocer de los anfibios, al igual que de los demás seres vivos, el papel que estos desempeñan en el ecosistema, es decir, de cuales y como son sus relaciones con el resto de los organismos y su medio físico, ya que con ello se logra comprender la estructura y funcionamiento del ecosistema, así como su evolución y equilibrio (Barbault y Halffter, 1981).

La forma en que los organismos están distribuidos en el espacio es muy importante, pues nos proporciona datos para determinar la estructura de la comunidad a la que pertenecen y posibilita el entendimiento del funcionamiento de la misma. El arreglo espacial de las especies es el resultado de la interacción de varios factores (Wake y Lynch, 1976), algunos de los cuales dependen de las mismas especies y otros son independientes de ellas. Además, el grado de manifestación del factor se ve influenciado por la especie y el factor espacio-tiempo; es decir, no todos los factores actúan de igual manera, sino que algunos de estos tienen más impacto sobre ciertos taxa, además de variar el efecto en relación a la época del año y a la región.

Los estudios de distribución de las especies pueden hacerse en regiones muy extensas, por ejemplo, en un continente o en un país; o bien pueden restringirse a áreas más pequeñas como una fracción de un bosque, una montaña, etc., en ambos casos se trata de identificar los factores determinantes del arreglo espacial; sin embargo, el tipo de información que se obtiene es diferente, de tal manera que del primer enfoque se obtiene información biogeográfica, mientras que del segundo información ecológica.

En este trabajo se abordó la distribución de tres especies de pleurodóntidos a nivel local, por lo tanto cayendo dentro de un enfoque ecológico. Pero aun cuando se ha escogido este enfoque, es posible interpretarlo de diversas maneras, ya que la ecología de comunidades,

en la última década, se ha visto enriquecida por la formalización de valiosos conceptos, tales como: la teoría del nicho (Hutchinson, 1957; Klopfer y Mac Arthur, 1960), la estructura del guild (Root, 1967), la amplitud y solapamiento del nicho (Hutchinson, op.cit.) y la repartición de los recursos (Lack, 1971; Mac Arthur, 1972; Schoener, 1974) que permiten apoyar, de manera amplia, las explicaciones sobre la distribución, abundancia, diversidad e interacciones ecológicas de las especies de una comunidad.

Así mismo, es particularmente importante hacer estudios en los Bosques Templados de latitudes bajas, como es el caso de los del Valle de México y en general del Eje Neovolcánico, en primer lugar porque hay un conocimiento muy raquítico sobre estos biomas de características tan particulares, y en segundo lugar porque es zona de asentamientos humanos de grandes proporciones sobre todo la zona metropolitana, que ejerce una influencia nefasta, tanto para la flora, como en la fauna, sobre todo en la parte que corresponde a la destrucción del hábitat.

En este último párrafo deseo destacar las razones que me atraieron y permitieron desarrollar el presente estudio sobre algunos aspectos ecológicos de las salamandras plethodontidas del Valle de México. En general, los plethodontidos representan un sistema ventajoso para hacer estudios poblacionales (Bogert, 1952), así como para investigar las relaciones interespecíficas en comunidades de vertebrados, las cuales son muy aparentes (Krzysik, 1979; Keen, 1982). También ofrecen un sistema adecuado para estudios sobre la estructura de una comunidad, facilitando su cuantificación (Hairston, 1949; Krzysik, op.cit.). Por otro lado, los anfibios y en particular las salamandras, son organismos poco vagiles (Porter, 1972), esto le da validez a los resultados obtenidos de áreas pequeñas, pues su rango de distribución es limitado. De esta manera, el trabajo se ha planteado con la idea de dilucidar la distribución local de tres especies de salamandras, de la familia Plethodontidae, que se presentan en el Parque Nacional Zoológico.

## **O B J E T I V O S**

1) Determinar en un ciclo anual, la distribución local a nivel de hábitat y microhábitat de las salamandras *Pseudoeurycea leprosa*, *Pseudoeurycea cephalica cephalica* y *Chiropetrotriton chiropetrus* (Plethodontidae : Amphibia), considerando la proporción por sexos, así como por edades.

2) Evaluar la relación de la humedad, temperatura y tipo de sustrato del microhábitat, con la distribución de las salamandras.

3) Establecer si existe relación entre la longitud hocico-cloaca (LHC) de las salamandras y la superficie de cobertura que los microhábitats ofrecen a los organismos.

## A N T E C E D E N T E S

En la década de los años sesenta la ecología tuvo un enriquecimiento importante, ya que los ecólogos se interesaron por entender la manera en que las diferentes especies de una misma comunidad, podían hacer un uso diferencial de los recursos de que disponía aquella. Este nuevo enfoque, denominado repartición de los recursos, se enfocaba a estudiar y entender las diferencias en el uso de los recursos de las especies que conforman una comunidad y a identificar y cuantificar el valor de tales diferencias en la distribución, abundancia y diversidad de los organismos (Schoener, 1974; Toft, 1985).

Así el concepto de la repartición de los recursos, llamó la atención, como lo demuestra la gran cantidad de trabajos publicados al inicio de la época de los años setenta (Brown y Parker, 1981; Bury y Martin, 1973; Fitch, 1981; Fraser, 1976 a; Heyer, 1976; Mushinsky y Hebrard, 1977; Pauley, 1978; Krzysik, 1979).

A través del concepto de repartición de recursos, se ha podido entender la organización de poblaciones y comunidades, estrategias de forrajeo, selección de hábitat, distribución espacial y patrones de actividad (Hairston et al., 1960); es decir, que los estudios de repartición de los recursos, han permitido entender la regulación de la comunidad, ya que a partir del uso diferencial de los recursos disponibles, se puede determinar la estructura de la misma, así como interacciones ecológicas tales como depredación y competencia, tanto intra como interespecíficas, que en última instancia son las que determinan la evolución de las especies (Pianka, 1978; Keen, 1982). Así, en los últimos años, el aumento tanto en el número como en la calidad de los trabajos, acerca del concepto de la repartición de los recursos, han dado lugar a la creación de un marco teórico complejo que ha conducido a un avance sustancial de la ecología. Los investigadores que han abordado el tema con mayor amplitud son Schoener (1968, 1975, 1977, 1982, 1983), Pianka (1966, 1969, 1973, 1974, 1975), Mac Arthur (1960, 1969, 1970, 1972), Connell (1970, 1972,



1973), considerando diversos grupos de animales, desde invertebrados, hasta vertebrados; según Pianka, lo que se ha trabajado hasta ahora se restringe a los recursos fundamentales: hábitat, alimento y tiempo. Indiscutiblemente, como lo demuestra Schoener (1974), los trabajos favorecen a los vertebrados terrestres, principalmente a los anfibios y reptiles, y es a partir de estos trabajos que se han generado los mayores avances en la comprensión de los factores que intervienen en la repartición de los recursos (Toft, 1985).

Se ha abundado en el aspecto de la Repartición de Recursos, porque se considera que la distribución espacial de las especies de una comunidad puede verse como una parte de la repartición de los recursos, es decir, que la organización espacial podría explicarse como la repartición del espacio por las especies; concepto este que tiene como base el de la competencia interespecífica, pues se ha demostrado experimentalmente que dos o más especies con requerimientos similares en sus nichos no pueden existir como poblaciones estables en la misma área, por lo que son segregados ecológicamente (Duellman, 1965a).

#### Trabajos realizados con salamandras.

Uno de los primeros trabajos fue el de Grobman (1944), quien estudió la distribución de las salamandras, del género *Plethodon*, del este de los Estados Unidos y Canadá. Sin embargo, los estudios que sentaron la base para futuras investigaciones fueron los de Hairston (1949, 1951), en los cuales analiza la distribución espacial, tanto horizontal como vertical, así como la actividad alimenticia de una comunidad de salamandras de los Apalaches. Después, siguieron los trabajos de Test (1952, 1955), quien documentó, en el primer trabajo, la distribución de la salamandra *Plethodon cinereus* en sus dos coloraciones, la forma negra y la forma roja, y en el segundo, las diferencias estacionales en cuanto a la respuesta en las fases de absorción de humedad entre poblaciones de *P. cinereus* en Michigan; de Bogert (1952), sobre la temperatura de los hábitats y de la abundancia relativa de las salamandras en Virginia. Al finalizar, la década de

los años cincuenta, aparecieron trabajos como el de Ralph (1957), que abordó el ritmo de actividad de *Plethodon cinereus*; el de Rosenthal (1957), con *Aneides lugubris*, en el que se evalúa la influencia de los factores físicos, como la humedad y la temperatura, sobre su distribución; el de Heatwole (1959), quien analiza las características del sustrato de bosque, en que habitan anfibios terrestres.

En la década de los sesenta destacan los trabajos siguientes: dos estudios de Heatwole (1960, 1962), con *Plethodon cinereus*, el primero trata la capacidad de las salamandras para enterrarse, como una respuesta conductual a la desecación y en el segundo se trata sobre los factores ambientales que afectan la distribución local y la actividad de dicha especie; el de Órgan (1961), en el que efectuó un estudio muy amplio sobre la distribución, historia de vida y dinámica poblacional del género *Desmognathus*, en Virginia; el de Taub (1961), referido a la distribución de *Plethodon c. cinereus*, dentro del suelo; los de Jaeger (1968, 1969), en los cuales se trata la exclusión competitiva entre dos especies del género *Plethodon*, en Virginia.

En los años setenta se consolidaron los estudios iniciados en la década anterior, los cuales ya no se restringieron únicamente a las observaciones de campo, sino que comprendieron también la experimentación; es R. G. Jaeger, uno de los investigadores que ha contribuido enormemente para la comprensión de la ecología de las salamandras, así lo demuestran sus trabajos (1970, 1971 a, 1971 b, 1972, 1974 a, 1974 b, 1978, 1979) en los cuales analiza diversos aspectos de las salamandras pletodontidas de Virginia, como la interacción competitiva por el alimento, la distribución espacial y su fluctuación estacional. Por otra parte, también se puede mencionar el trabajo de Mc Kenzie y Storm (1970), en el que se documenta la selección de hábitat por las diferentes clases de edad de la salamandra *Aneides ferreus*, el de Means (1975), quien realizó un estudio de exclusión competitiva por el hábitat entre dos especies del género *Desmognathus* en Florida.

Fraser (1976 a, 1976 b), trabajó aspectos alimenticios del género *Plethodon*, y bajo diversos enfoques, llegó a la conclusión de que

además del alimento, el microhábitat es un factor importante en la distribución de las poblaciones de ese género. Pauley (1978), analizó la humedad como un factor que puede estar regulando la distribución de especies simpátricas de salamandras. Maiorana (1978), en su estudio con algunos pares de especies, señala que probablemente el espacio, más que el alimento, es el recurso que regula la coexistencia de salamandras terrestres. Krzysik (1979) realizó, un estudio en el que analiza la distribución espacial de una comunidad de salamandras del género *Desmognathus*, evaluando cuatro aspectos del microhábitat, tales como: tipo de sustrato, la humedad del sustrato, proximidad a la superficie del agua y el tamaño del microhábitat utilizado; observando que el mecanismo que determina la organización de esta comunidad, parece ser la competencia interespecífica.

Al inicio de la época de los ochenta, nuevamente Jaeger (1980a, 1980b, 1980c), trabajó sobre los microhábitats de salamandras terrestres habitantes del bosque mixto decídúo, sobre los factores denso-dependientes y denso-independientes que provocan la extinción de las poblaciones de salamandras y sobre la fluctuación de presas que limita a las salamandras terrestres, respectivamente. Hairston (1980,1981), de nueva cuenta aportó trabajos que documentaron la utilización de los recursos en forma diferencial. Keen (1982), efectuó experimentos en laboratorio y campo, con la finalidad de conocer la selección de hábitat y los patrones de actividad de *Desmognathus fuscus* y *D. monticola*.

Todas las investigaciones que se han mencionado en los párrafos anteriores, fueron efectuadas con salamandras de zonas templadas; los estudios de ecología y distribución de salamandras tropicales son relativamente pocos, destacando el de Vial (1968), sobre la ecología de la salamandra tropical *Bolitoglossa subpalmata* en Costa Rica; el de Wake (1970), acerca de la abundancia y diversidad de salamandras tropicales y el de Wake y Lynch (1976), en el que se aborda la distribución, ecología y la historia evolutiva de los pleurodóntidos tropicales, además de documentar la distribución a nivel de géneros y especies y de analizar las zonas de origen, así como las posibles rutas de dispersión que siguieron.

## Trabajos efectuados en México.

En México se han realizado varios trabajos sobre herpetofaunas en general, en los cuales se consideran a las salamandras, de tales trabajos podemos mencionar los de Duellman (1960a, 1960b, 1965a, 1965b), el de Lee (1980), y el de Sánchez Herrera (1980); en estos, se consideran algunos datos ecológicos muy generales sobre salamandras de la familia Plethodontidae. Ahora, entre los trabajos ecológicos más particulares, cabe mencionar el de Gallina (1978) con *Pseudoeurycea belli* del Ajusco, D.F., en el que analiza el régimen alimenticio de las diferentes clases por edad. Como se observa, son muy pocos los estudios acerca de los anfibios en nuestro país, sin embargo, cabe la posibilidad de que existan trabajos no publicados.

## DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Zoquiapan, área donde se realizó el estudio, se encuentra ubicado en la zona donde limitan el Estado de México y el de Puebla, quedando la mayor área en el primero. El área en donde está enclavado el Parque es una zona montañosa, conocida como Sierra Nevada y se localiza aproximadamente entre  $19^{\circ} 13' 10''$  y  $19^{\circ} 18' 45''$  de latitud Norte y  $98^{\circ} 37' 39''$  y  $98^{\circ} 51' 58''$  de longitud Oeste (Blanco *et. al.* 1981). En la región SE del Parque, se encuentra la Estación Experimental Zoquiapan, en cuya porción norte se efectuó el presente trabajo (Figura 1).

La zona es de origen volcánico, por lo que se observan conos volcánicos, flujos de lava, conos aluviales, mesetas volcánicas y conos cineríticos de origen glacial (Franco y Búrquez, 1981). Esta región tuvo su origen en el Terciario Superior Tardío, durante la Fractura de Humboldt (Blanco *et. al., op. cit.*). Rey (1975), al hacer un estudio sobre los suelos de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan, los clasificó dentro de los Andosoles Móllicos, anotando que son suelos con buena aereación, con buen drenaje, con un pH variando de la acidéz a la neutralidad (5.5 - 7.1) y con buena disponibilidad de nutrientes, con acumulación de materia orgánica, la cual disminuye conforme aumenta la profundidad.

El clima es de tipo C ( $w'' z(w) (b')$  ig, templado subhúmedo con lluvias en verano, temperatura media anual de  $11.1^{\circ}\text{C}$  y la precipitación promedio anual de 1169.3 mm (García, 1981). Las mayores temperaturas se presentan en los meses de abril a agosto, con la máxima en abril y las mínimas de diciembre a febrero. La precipitación se concentra en los meses de abril a octubre, con la máxima en julio y septiembre y con la mínima en marzo. Necedal (1984), establece que la incidencia de lluvia invernal en Zoquiapan evita que la estación seca sea tan severa. Por otra parte, Mendoza (1977), señala que la humedad relativa de la Estación Zoquiapan, evaluada según datos de 1971 - 1976, varía a lo largo del año, de 72% a 89% en los meses más secos y, de 83% a 93% en los de mayor precipitación; según el mismo autor, la

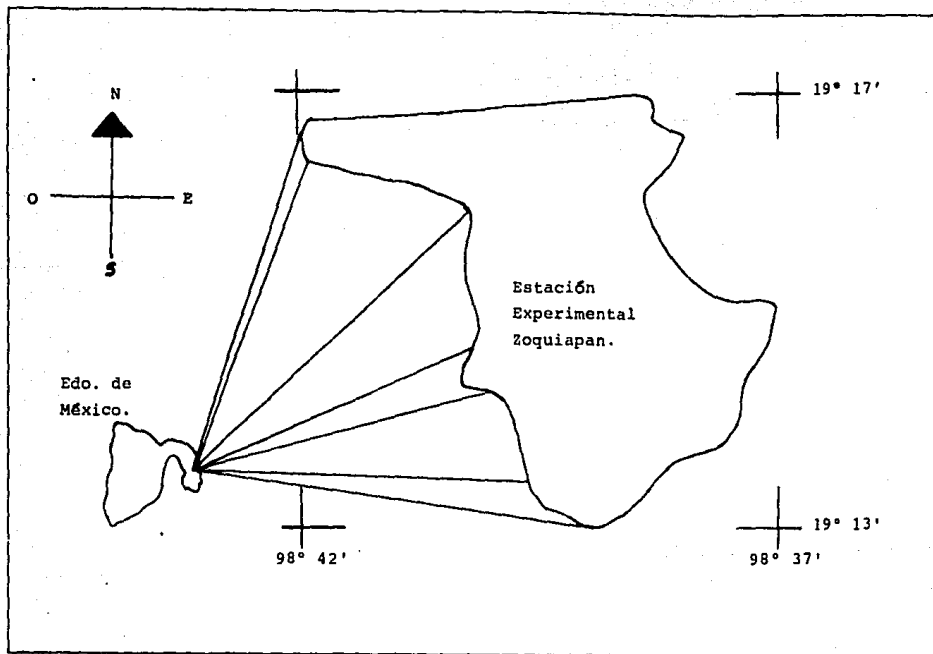


Figura 1. Localización del área de estudio.

alta humedad relativa se debe a la cobertura del bosque, así como a la niebla.

En la zona existen pocas corrientes de agua superficiales y las existentes, son fundamentalmente temporales, formandose durante la época de lluvias, a partir de escurrimientos de las partes más altas y por consecuencia más frías (Zavala, 1984). Tres son los arroyos que se encuentran en la zona de estudio: 1) Arroyo Aculco, el cual nace en la parte suroeste de la zona, en las estribaciones del Iztaccihuatl. y corre en dirección sur - norte, atravezando gran parte de la estación, a la cual deja cerca del Llano Tlalpuente; 2) Arroyo Temascalitla, se origina al este del Cerro Tres Cruces, corre en dirección sur - este, en la cañada del mismo nombre y se une al arroyo Tlacupaso; 3) Arroyo Tlacupaso, corre por la parte sureste de la Cañada Metioco, abandonando la Estación en el Llano Zapintla (Rodríguez, 1975).

En lo referente a la vegetación, en Zoquiapan es posible apreciar de manera general las siguientes asociaciones: 1) Bosque de Oyamel, el cual es sumamente homogéneo en cuanto a estructura y composición, el dosel está constituido unicamente por la especie *Abies religiosa*, el estrato arbustivo es casi nulo y en el estrato herbáceo se encuentra predominando el musgo (Nocedal, 1984; Blanco *et. al.*, 1981). 2) Bosque de pinos, ocupa la mayor extensión de la Estación Experimental Zoquiapan, en esta asociación el estrato arbóreo está constituido por *Pinus hartwegii*, que es la especie dominante, pero en algunos lugares se le asocian *Alnus firmifolia*, *Salix oxylepis* y en menor proporción *Arbutus glandulosa* y *Buddleia parviflora*, el estrato arbustivo está representado por *Senecio barba-johannis*, *Eupatorium glabratum*, *Fuschia microphylla*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*, y el estrato herbáceo lo constituyen principalmente de especies: *Didymaea alsinoides*, *Salvia cardinalis*, *Stellaria cuspidata*, *Arenaria lanuginosa* y *Galium aessenbornii* (Zavala, 1984). 3) Bosque Mixto, en algunos puntos particulares del area, el árbol que se asocia mayormente con los pinos (*Pinus hartwegii*) es el encino (*Quercus laurina*), y en menor grado el alle (*Alnus firmifolia*); aquí, donde las tres especies antes mencionadas, se presentan homogeneamente, y por lo tanto, los pinos no dominan claramente a las dos restantes, los he

denominado Bosque Mixto, que se caracterizan por presentar una mayor cantidad de materia orgánica y un mayor número de arbustos, lo cual lo diferencia del bosque de pinos. 4) Pastizal, este tipo de vegetación se presenta en las partes planas del área, esta constituido principalmente por gramíneas como *Pennisetum sp.* y *Poa sp.*, en esta asociación no hay estrato arbóreo ni arbustivo. 5) Alle, en áreas muy pequeñas del bosque, se encuentran masas compactas de la especie *Alnus firmifolia*, especie que por lo general es la única del estrato arbóreo, sólo ocasionalmente se acompaña de *Salix oxylepis* y *Buddleia parviflora*, el estrato arbustivo es más variable, pues está representado por *Senecio anquilifolius*, *S. cinerarioides*, *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum*; el estrato herbáceo, está constituido principalmente por *Eupatorium pazcuarense*, *Alchemilla procumbens*, *Cinna poaeformis*, *Geranium seemanni* y en contadas situaciones se presenta *Salvia cardinalis* (Zavala, op. cit.)



## M E T O D O L O G I A

El presente trabajo abarcó un periodo de un año; se inició en mayo de 1987 y concluyó en abril de 1988. Las salidas al campo se realizaron cada 15 días, con duración de dos días cada una. La obtención de los datos, se efectuó con muestreos a base de transectos, por ser los que dan una visión más amplia de la estructura de una comunidad herpetofaunística en bosques templados (Casas et. al., 1978); utilizándose dos transectos en el bosque mixto y dos en el bosque de pinos, cada uno de 200 m de largo por 5 m de ancho.

Cada transecto se muestreó mensualmente; así, durante la primera salida de cada mes, se revisaba uno de los transectos en cada tipo de vegetación, marcándolos con la letra a, y durante la segunda, tocaba el turno a los transectos que quedaban, denominándoseles con la letra b, de tal manera que siempre se visitaban los mismos transectos.

El registro de los organismos se hizo buscando en todos los sitios que potencialmente podían servir como microhábitats, tales como: rocas, tocones, troncos (trozos de árbol no deleznable), madera en putrefacción, cortezas y hojarasca; cada objeto antes mencionado se removía para la búsqueda, pero luego se regresaban a su posición original, para evitar que la perturbación influyera en el resultado (Keen, 1982; Krzyżak, 1979).

De los organismos se tomaban los siguientes datos: especie a la que pertenecían, sexo, longitud hocico-cloaca (LHC), tipo de hábitat y microhábitat en el que se encontraban y actividad que estuvieran realizando.

En lo que se refiere a la determinación del sexo, se emplearon las características que señalan Organ (1961) y Porter (1972): los machos presentan una glándula mentoniana y la forma del rostro es truncada; en cambio, las hembras carecen de dicha glándula y su rostro es redondeado.

La longitud hocico-cloaca del animal, se consideró desde la punta

del hocico hasta la parte posterior de la cloaca y se midió con una regla graduada en milímetros, la cual era colocada junto con la salamandra sobre una superficie plana, la medición se realizaba cuando el animal quedaba totalmente quieto, estirado sobre la regla. Este dato fue utilizado como base para establecer la edad de las salamandras; así, para *Pleurosa* y *P. c. cephalica* aquellos ejemplares menores de 30 mm de LHC, se consideraron crías, las que median de 30 mm a 40 mm eran jóvenes y finalmente los adultos eran aquellos mayores de 40 mm (Wake y Lynch, 1976). En el caso de *C. chiropterus*, por ser una especie de menor tamaño que las anteriores, se tuvo que hacer un ajuste proporcional al tamaño de esta especie, por lo que se modificaron los valores anteriores de los intervalos, quedando de la siguiente forma: se tomaron como crías, los ejemplares menores de 20 mm de LHC, los jóvenes de 20 mm a 30 mm y los adultos mayores de 30 mm, aunque se debe considerar la variabilidad intraespecífica normal que existe para cada especie.

Una vez obtenidos los datos anteriormente mencionados, los animales fueron regresados de inmediato al sitio donde se habían capturado; como resultado de esto, algunas salamandras pudieron registrarse más de una vez, sin embargo, esto no representa error alguno ya que todos los organismos, tenían la misma probabilidad de ser encontrados (Heatwole, 1962).

Para poder concretar el primer objetivo, se evaluó el grado de semejanza que muestran las especies estudiadas en la utilización de los microhábitats; para ello se empleó el Índice de Similitud de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} \times p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \times \sum p_{ik}^2}}$$

en donde  $O_{jk}$  es el Índice de Similitud,  $p_{ij}$  y  $p_{ik}$  son la frecuencia de utilización del  $i^{\text{th}}$  microhábitat por las especies  $i$  y  $k$  respectivamente.

Para cubrir el segundo objetivo, se sistematizaron y evaluaron los datos referentes al microhábitat, estableciéndose por un lado el número de organismos registrado para cada tipo de microhábitat y la temperatura, humedad, sustrato y área que abarcaban estos. Los tipos de microhábitat que se lograron identificar, fueron seis: rocas, tocones, troncos, madera en putrefacción, cortezas y hojarasca; aquí es necesario hacer una aclaración de suma importancia, en la literatura la palabra sustrato es sinónimo de microhábitat, por lo cual se emplean estos términos indistintamente, en este trabajo se hizo una distinción entre ambos considerando al sustrato como una parte del microhábitat, siendo esta la parte física que servía de apoyo directo a las salamandras: como tierra, arena, hojarasca, corteza y pulpa de madera, y el microhábitat el objeto que cubría o servía como refugio a los organismos, tales como rocas, tocones (parte del tronco de un árbol que al ser talado queda en pie), troncos (pedazos de árbol caídos que aun conservan su dureza), madera en putrefacción (fragmentos de árbol en proceso de descomposición), cortezas y hojarasca.

Para el registro de la temperatura, se utilizó un termómetro (de lectura rápida de 0°C-50°C, de la marca Wescor); la humedad se obtuvo con un higrómetro (del tipo de cabello, marca OTA, con una escala de 0% a 100% de humedad). El área se obtuvo considerando una figura rectangular del microhábitat, como lo sugiere Keen (1982). Cabe aclarar que sólo se consideraron datos de temperatura, de aquellos microhábitats en que se localizaron salamandras; el mismo criterio se siguió para los datos de humedad, sustrato y área de los microhábitats. Para obtener el promedio de temperatura de cada tipo de microhábitat, los valores se agruparon en intervalos de 1°C, calculándose la media de datos agrupados (Daniel, 1983). Un procedimiento similar se empleó para los promedios de humedad de cada microhábitat, usando intervalos de 5% de humedad.

Para cubrir el tercer objetivo, se empleó la técnica de regresión lineal simple (Daniel, 1983) para cada especie, relacionando la LHC de las salamandras con la superficie de los microhábitats ocupados.

## RESULTADOS

### Abundancia y distribución de las salamandras.

De los 302 registros de salamandras que se lograron, 281 (93 %) corresponden a *Pseudoeurycea leprosa*, 11 (3.64 %) a *P. c. cephalica* y 10 (3.34 %) a *Chiropoterotriton chiropoterus*. Estas cifras se han tomado como base para calificar a las dos últimas especies en raras y a la primera como la especie dominante de la zona, se hizo una prueba de  $\chi^2$  y se observó una diferencia significativa en la abundancia de las especies ( $\chi^2 = 484$ ;  $g = 2$ ;  $p < 0.001$ ).

En la distribución por hábitats, se puede notar que *P. leprosa* se encuentra en bosque de pinos y en bosque mixto, presentándose más abundantemente en el primero que en el segundo, con 215 y 66 ejemplares respectivamente. *C. chiropoterus* también fue localizada en los dos hábitats, en el bosque de pinos con seis organismos y en el bosque mixto con cuatro. Por otra parte, la especie *P. c. cephalica* fue encontrada solamente en el bosque de pinos (Cuadro 1).

De lo anterior, se desprende que el bosque de pinos es el hábitat que tiene la mayor riqueza específica en cuanto a salamandras, pues habitan las tres especies, y además allí la especie presenta su mayor abundancia. Por lo que toca al bosque mixto, en él sólo se presentan *P. leprosa* y *C. chiropoterus*, las cuales se presentan en una abundancia menor que la registrada en el bosque de pinos, pues la suma del número de organismos de ambas especies en este hábitat representa apenas el 23 % del total (Cuadro 1).

De los diferentes tipos de microhábitats trabajados, se eliminó el de la hojarasca, ya que durante el trabajo de campo no se localizó en aquel salamandra alguna. Con respecto al resto de los microhábitats, tenemos que *P. leprosa*, en el bosque de pinos, ocupó cinco: madera en putrefacción, troncos, cortezas, tocones y rocas, aunque los tres últimos se utilizaron en grado menor, en tanto, el microhábitat más importante lo constituyen los troncos, siguiéndole la

madera en putrefacción (Cuadro 2). Esta misma especie, en el bosque mixto, empleo solamente tres de los cinco microhábitats, siendo en orden de importancia: madera en putrefacción, troncos y cortezas; este último tipo de microhábitat tuvo un porcentaje de utilización muy bajo (Cuadro 2). Por otra parte, se aprecia que la importancia en los dos primeros microhábitats, es inversa a la que se observa en el bosque de pinos.

Cuando se consideran los dos hábitats de manera conjunta, para la especie *Pseudoerycea leprosa*, los troncos constituyen el microhábitat más frecuentemente utilizado, seguido de la madera en putrefacción.

*P. c. cephalica* fue encontrada en un sólo tipo de microhábitat, el de los troncos (Cuadro 2).

En el caso de *C. chiropterus*, en el bosque de pinos ocupó tres microhábitats diferentes, destacando los tocones como el más importante, seguido de la madera en putrefacción y finalmente los troncos. En el bosque mixto, ocupó dos microhábitats solamente, los troncos y la madera en putrefacción, siendo más frecuentemente utilizado el primer tipo (Cuadro 2). Para esta especie, de manera similar a lo observado en *P. leprosa*, nuevamente son los troncos el microhábitat más importante, aunque la diferencia es poca con respecto a la madera en putrefacción y los tocones.

En lo que se refiere a los sustratos asociados con los microhábitats utilizados por las salamandras, podemos percatarnos que en el bosque de pinos, la tierra es el sustrato en el que se registraron más organismos de *P. leprosa*, luego le sigue la hojarasca, después la corteza y finalmente la pulpa de madera; en el bosque mixto, nuevamente la tierra fue el sustrato que albergó más organismos, el segundo lugar lo ocupó la corteza, el tercero la hojarasca y el último la pulpa de madera (Cuadro 3). Considerando los dos hábitats conjuntamente, los sustratos por la frecuencia en que fueron ocupados se ordenan así: en primer lugar la tierra (40.92 %), luego hojarasca (33.45 %), sigue corteza (17.08 %) y el último la pulpa de madera (8.54 %) (Cuadro 3). Se observó una diferencia significativa al realizar una prueba de  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 74$ ;  $g=3$ ;  $p < 0.01$ ).

Especie	No. de organismos Bosque de pinos	No. de organismos Bosque mixto	Total
<u>Pseudoeurycea</u> <u>leprosa</u>	215	66	281
<u>Pseudoeurycea</u> <u>c. cephalica</u>	11		11
<u>Chiropterotriton</u> <u>chiropterus</u>	6	4	10
No. de organismos por habitat	232	70	302

Cuadro 1. Distribución de las especies por hábitat. Las cifras representan el número absoluto de organismos registrados. ( $\chi^2 = 484$ ,  $g1 = 2$ ,  $p < 0.001$ )

Especie	Microhábitats del						Microhábitats del						Total
	bosque de pinos						bosque mixto						
	M	Tr	C	To	R	Subtotal	M	Tr	C	To	R	Subtotal	
<u>P. leprosa</u>	65	143	1	5	1	215	36	27	3			66	281
<u>P. c. cephalica</u>		11				11							11
<u>C. chiropterus</u>	2	1		3		6	1	3				4	10
Total	67	155	1	8	1	232	37	30	3			70	302

Cuadro 2. Distribución de las especies por microhábitat. M= madera en putrefacción, Tr= troncos  
C= cortezas, To= tocones, R= rocas.

En el caso de *P. c. cephalica*, especie que se localiza solamente en bosque de pinos, la tierra fue el sustrato más importante, con un porcentaje de presencia de 54.54 %, la corteza con el 36.36 % y finalmente la hojarasca con el 9.09 %.

*C. chiropterus*, en el bosque de pinos, se presentó casi con igual frecuencia a los diferentes sustratos, aunque hay que tener en cuenta que las cifras son pequeñas; en el bosque mixto, la tierra fue más importante que la hojarasca y corteza, aunque aquí también las cifras son bajas.

Considerando conjuntamente a los dos hábitats, la tierra fue el sustrato más importante para esta especie, con el 40 %, luego le siguen la hojarasca, corteza y pulpa de madera, con una frecuencia de presencia de 20 % cada una.

Al evaluar los sustratos en asociación a los microhábitats, considerandolos de manera conjunta, se tiene que en los microhábitats troncos, y madera en putrefacción las salamandras estuvieron principalmente asociadas al sustrato tierra, luego siguió la hojarasca, y en grado menor estuvieron la corteza y la pulpa de madera.

Cuando se analizó el microhábitat tocones, el sustrato que mayor se le asoció fue la pulpa de madera, apareciendo con un número menor la tierra y la corteza.

El microhábitat rocas estuvo asociado al sustrato tierra.

#### Distribución temporal de las salamandras.

En la figura 2 se puede apreciar que *P. leprosa*, estuvo presente durante todo el año de trabajo; siendo más abundante en el mes de octubre, siendo también altas las cifras para los meses de noviembre, julio, agosto, septiembre, diciembre y enero, es decir, los organismos se concentraron en las estaciones de verano y otoño; también hay que



ESPECIE	sustratos del					sustratos del				
	bosque de pinos					bosque mixto				
	Ti	Ho	Co	P	Total	Ti	Ho	Co	P	Total
<u>Pseudoeurycea leprosa</u>	91	78	30	16	215	24	16	18	8	66
<u>Pseudoeurycea c. cephalica</u>	6	1	4		11					
<u>Chiropetrotriton chiropetris</u>	2	1	1	2	6	2	1	1		4
TOTAL	99	80	35	18	232	26	17	19	8	70

Cuadro 3. Sustratos seleccionados por las salamandras por tipo de hábitat.  
Ti= Tierra, Ho= Hojarasca, Co= Corteza y P= Pulpa de madera.

aclarar que la mayoría de los ejemplares eran crías. Durante la estación de primavera se registró el número de ejemplares más bajo, además la mayoría eran crías y jóvenes.

*P. c. cephalica*, se presentó durante seis meses, por las características y número de registros, existe la posibilidad de pensar que pueden presentarse durante todo el año, aunque los mayores registros se hicieron durante junio, seguido por el mes de agosto, en los meses restantes, se halló un ejemplar que en todos los casos fueron crías (Figura 2).

*C. chiropterus*, fue observada sólo durante una parte del año, encontrándose principalmente en los meses de verano, siendo agosto el mes con mayor número de registros seguido por julio y después septiembre. En octubre se registró un sólo ejemplar. Aunque el número de organismos registrados fue bajo, parece ser que esta especie se comporta de manera diferente a las otras dos, con una actividad con las características de estacional.

#### Distribución de las salamandras por sexo.

Para la determinación de la distribución, a nivel de sexo, de las tres especies, se consideró a los dos tipos de hábitat de manera conjunta. Únicamente se tomaron en cuenta, a aquellos ejemplares de quienes se tenía certeza de su sexo; de tal manera, solamente se trabajó con 82 ejemplares (Cuadro 4).

Las hembras de *P. leprosa*, fueron capaces de ocupar todos los diferentes tipos de microhábitats que ya se han manejado; resultando igualmente importantes los microhábitats de troncos y la madera en putrefacción, los cuales, si se suma la frecuencia de ocupación, representan poco más del 50 % de la totalidad. Los tocones, rocas y cortezas tienen porcentajes de ocupación muy bajos.

Por lo que corresponde a los machos, los troncos y la madera en putrefacción, fueron los microhábitats ocupados con más frecuencia. Al

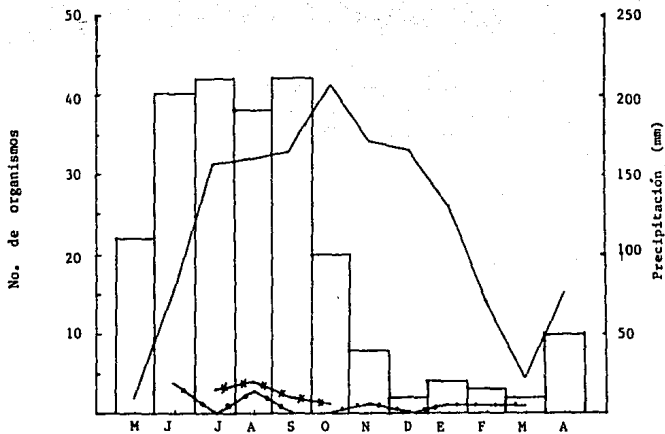


Figura 2. Distribución temporal de las salamandras (de mayo de 1988 a abril de 1989). *P. leprosa* ———, *P. c. cephalica* —●—●— y *C. chiropterus* —\*—\*—.

realizar una prueba de  $\chi^2$ , no se observó una diferencia significativa entre ambos microhábitats ( $\chi^2 = 0.62$ ;  $g.l = 1$ ), sin embargo, la madera en putrefacción fue ligeramente más empleada (Cuadro 4).

En *P. c. cephalica*, se registró que tanto las hembras como los machos, utilizaron exclusivamente a los troncos como microhábitat.

En *C. chiropterus*, las hembras sólo se localizaron en troncos; en cambio, los machos ocuparon por igual troncos, madera en putrefacción y tocones; aquí, una vez más nos enfrentamos a la situación de bajos registros, solamente seis ejemplares.

En las dos especies de *Pseudoeurycea*, las hembras fueron más abundantes que los machos; en tanto que para *C. chiropterus*, los dos sexos se encontraron en una proporción similar (Cuadro 4).

#### Distribución de las especies por edad.

En el caso de *P. leprosa* (Cuadro 5), en el bosque de pinos, se puede apreciar lo siguiente: los adultos ocuparon cuatro tipos diferentes de microhábitats, siendo más importantes para ellos el de los troncos, le sigue estrechamente el de madera en putrefacción y de menor importancia resultan las rocas y los tocones; el resultado en los jóvenes es similar al de los adultos, diferenciándose solamente porque no emplean las rocas. Ahora el caso de las crías; es interesante, pues es el microhábitat de los troncos el que resulta realmente fundamental; en cambio la ocupación de la madera en putrefacción, es en grado menor; esta clase de edad puede llegar a emplear cortezas pero en muy baja frecuencia.

Para los adultos y los jóvenes de *P. leprosa*, los microhábitats de troncos y madera en putrefacción son igualmente importantes, alcanzando frecuencias de empleo altas, aunque son ligeramente más altas en el primer tipo de microhábitat (Cuadro 5); en cambio en las crías, el uso de dichos microhábitats es diferente, ya que los troncos

ESPECIE	HEMBRAS						MACHOS					
	Microhábitats						Microhábitats					
	M	Tr	C	To	R	Total	M	Tr	C	To	R	Total
<u>Pseudoeurycea</u> <u>leprosa</u>	19	19	1	3	1	43	15	11	1			27
<u>Pseudoeurycea</u> <u>c. cephalica</u>		4				4	2					2
<u>Chiropterotriton</u> <u>chiropterus</u>		3				3	1	1		1		3
TOTAL	19	26	1	3	1	50	16	14	1	1		32

Cuadro 4. Distribución de las salamandras en los microhábitats por sexo. M= Madera en putrefacción, Tr= Troncos, C= Cortezas, To= Tocones y R= Rocas.

tuvieron una frecuencia de presencia muy alta y la madera en putrefacción fué poco usada, por lo cual se observó una diferencia significativa en el uso de estos dos tipos de microhábitats en las tres clases de edad ( $X^2 = 10$ ;  $g_1 = 1$ ;  $p < 0.01$ ).

*P. leprosa*, en bosque mixto, muestra el siguiente arreglo: los adultos y las crías ocupan tres microhábitats diferentes: madera en putrefacción, troncos y cortezas; los dos primeros se consideran importantes, aunque un poco más el primero, las cortezas tienen bajos índices de utilización. Los organismos jóvenes, se localizaron sólo en madera en putrefacción y troncos, aquí otra vez, el primer microhábitat fué el mas ocupado y la diferencia fue menor que para las salamandras adultas. En general, en el bosque mixto las tres clases de edad se distribuyeron proporcionalmente en la ocupación de los troncos y la madera en putrefacción, aunque este último microhábitat proporciona los valores más altos, no se observa una diferencia significativa ( $X^2 = 0.26$ ;  $g_1 = 2$ ).

De la especie *P. c. cephalica* no hubo jóvenes, se observaron unicamente adultos y crías, y ambas clases fueron encontradas debajo de troncos; además, hay que destacar que las dos clases de edad se presentaron en una proporción similar (Quadro 5).

En el caso de *C. chiropterus*, en el bosque de pinos, los adultos ocuparon dos tipos de microhábitat que fueron los tocones y los troncos, ambos en igual proporción; ahora, los jóvenes se localizaron en tocones y madera en putrefacción, estando ausentes de los demás microhábitats; las crías se presentaron unicamente en madera en putrefacción. Los jóvenes de esta especie, en el bosque de pinos, aparecieron más comunmente que los adultos y las crías.

En el bosque mixto, se obtuvieron adultos y jóvenes de la especie *C. chiropterus*, pero no se registraron crías. Los adultos ocuparon troncos y madera en putrefacción, en cambio, los jóvenes sólo se registraron en troncos.

De manera general, se puede señalar que las diferentes clases de

ESPECIE	EDAD	Bosque de pinos						Bosque mixto					
		Microhábitats						Microhábitats					
		M	Tr	C	To	R	Total	M	Tr	C	To	R	Total
<u>Pseudoerycea</u> <u>leprosa</u>	Adultos	15	18		2	1	36	14	9	2			25
	Jóvenes	13	21		3		37	9	8				17
	Crias	37	104	1			142	13	10	1			24
<u>Pseudoerycea</u> <u>c. cephalica</u>	Adultos		6				6						
	Crias		5				5						
<u>Chiropterotriton</u> <u>chiropterus</u>	Adultos		1		1		2	1	2				3
	Jóvenes	1			2		3		1				1
	Crias	1					1						
TOTAL		67	155	1	8	1	232	37	30	3			70

Cuadro 5. Distribución de las salamandras en los microhábitats por edad. M= Madera en putrefacción, Tr= Troncos, C= Cortezas, To= Tocones y R= Rocas.

edad de las diferentes especies, frecuentan principalmente los troncos.

#### Humedad y temperatura de los microhábitats.

La humedad de los diferentes microhábitats en los que se registró *P. leprosa* en el bosque de pinos, fue la siguiente: la madera en putrefacción tuvo un promedio de humedad de 70.6 %, con un rango bastante amplio que abarco de 45 % a 90 %, sin embargo, el mayor número de organismos se presentó en el intervalo comprendido entre 70% y 80% de humedad, el cual parece ser importante. En los troncos se registro un promedio de humedad de 74.6 %, es decir, fue ligeramente superior al observado en la madera en putrefacción; el rango oscilo de 50 % a 95 % y el mayor número de organismos se presentó en el intervalo de 80 % a 85 % de humedad, sin embargo, también fue importante el rango 60 % a 65 % de humedad. Por otra parte, en los tocones en los que se observaron salamandras, se registró un promedio de humedad de 80 %, con un rango comprendido de 75 % a 90 % de humedad, siendo en el valor de 75 % donde hubo más salamandras. La corteza, tuvo una humedad promedio de 85 %, mientras que la roca registro una humedad de 80 % (figura 3).

La humedad de los microhábitats en el bosque mixto, para *P. leprosa*, fue así: la madera en putrefacción tuvo un promedio de humedad de 78 %, un rango de 55 % a 90 %, y el mayor número de organismos está relacionado a 85 % de humedad (figura 3). En los troncos se obtuvo un promedio de humedad de 74 %, con un rango ligeramente menor al observado en la madera en putrefacción, pues oscilo de 60 % a 92 %, pero el mayor número de salamandras se relacionó a una humedad de 80 % a 90 %. En las cortezas, las salamandras se observaron sólo cuando existía una humedad de 90 % (figura 3). De manera general, para *P. leprosa*, se aprecia que en aquellas humedades entre 70 % a 85 %, son en las que se registraron el mayor número de organismos.

En el caso de *P. c. cephalica*, en los troncos, que constituyeron



el unico microhabitat empleado por la especie, se observo un promedio de humedad de 73.2 %, registrandose un intervalo de 60 % a 90% de humedad, siendo 65 % el valor en el que se registró el mayor numero de salamandras.

Finalmente para *C. chiropterus*, las humedades de los microhabitats que utilizaron en bosque de pinos fueron las siguientes: en la madera en putrefacción, se registró una humedad promedio de 82.5 %, con un rango muy estrecho, que oscilo de 80 % a 85 % . En los troncos la humedad fue de 80 %. En los tocones, que constituyeron el microhabitat más frecuentado por *C. chiropterus*, se observo una humedad promedio de 65 %, con un rango de 50 % a 75 %. En el bosque mixto, la madera en putrefacción tuvo una humedad de 85 %. Los troncos, registraron una humedad promedio de 85 %, siendo su rango de humedad de 80 % a 90 % (figura 3).

De manera general en *C. chiropterus*, las humedades más empleadas oscilan de 75 % a 90 %.

En lo que se refiere a las temperaturas de los microhabitats en las que se registró *P. leprosa*, en lo que corresponde al bosque de pinos, tenemos que la madera en putrefacción, registró una temperatura promedio de 14°C, con un rango de 6°C a 22°C, observandose el mayor número de organismos en los 16°C de temperatura. Es muy importante notar que el número de salamandras fue muy uniforme en el rango de temperatura antes mencionado (6°C a 22°C). En los troncos, se registró una temperatura promedio de 13.2°C, el rango de temperatura fué de 7°C a 20°C. El mayor número de salamandras se obtuvo en la temperatura de 12°C. Por otra parte, en los tocones se pudo apreciar una temperatura promedio de 14.2°C, con un rango estrecho que fluctua de 13°C a 18°C, observandose mas organismos en los 13°C. En las cortezas y rocas, las salamandras fueron encontradas a una temperatura de 12°C y 21°C, respectivamente (figura 4).

*P. leprosa* en el bosque mixto, registro las siguientes temperaturas para los diferentes microhabitats ocupados: en la madera en putrefacción se obtuvo una temperatura promedio de 14.7°C, con un

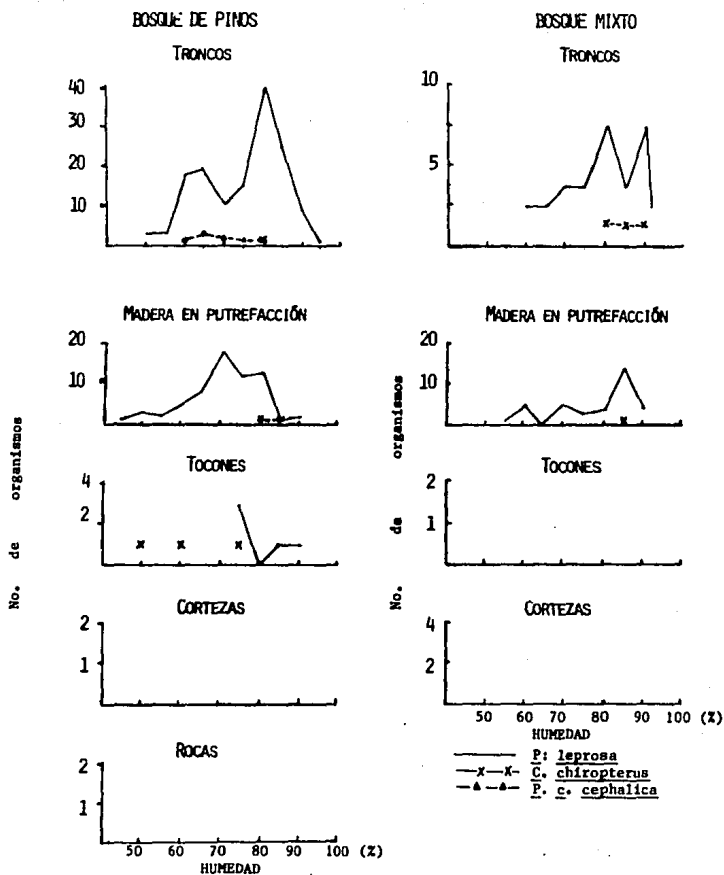


Figura 3. Relación entre la humedad de los microhábitats y el número de salamandras.

rango que osciló de 7°C a 22°C, presentándose el mayor número de registros en los 14°C y 15°C. En los troncos, la temperatura promedio fué de 13.7°C, con un rango de 8°C a 20°C, el mayor número de organismos se registró en los 13°C. En las cortezas, la temperatura promedio fué de 13.4°C, con un rango que osciló de 10°C a 20°C.

Para *P. leprosa*, se puede observar que de manera conjunta en los dos tipos de hábitat, aunque hay una ligera tendencia a concentrarse en el intervalo de 9°C a 14°C de temperatura, de manera general es posible notar que se distribuyen uniformemente en las diferentes temperaturas que oscilan de 10°C a 18°C.

*P. c. cephalica*, en el bosque de pinos fue hallada en troncos en los que se registró una temperatura promedio de 13.6°C, con un intervalo de 7°C a 17°C, presentándose el mayor número de organismos en los 15°C.

La temperatura de los microhábitats empleados por *C. chiropterus*, en el bosque de pinos fue la siguiente: en la madera en putrefacción, la temperatura fue de 15.5°C, con un rango de temperatura muy estrecho que osciló de 15°C a 16°C. En los troncos, se localizó un solo organismo a una temperatura de 20°C. En los tocones, en cambio, se registró una temperatura promedio de 16.3°C, con un rango de temperatura que osciló de 14°C a 20°C.

En el bosque mixto, los microhábitats empleados por *C. chiropterus*, registraron las siguientes temperaturas: en la madera en putrefacción, con un solo ejemplar, se observó una temperatura de 15°C. Los troncos, presentaron una temperatura promedio de 14.5°C, con un rango que fluctuó de 13°C a 17°C.

En general, se observa que en los dos hábitats, *C. chiropterus* se presentó más comunmente en las temperaturas de 14°C a 16°C.

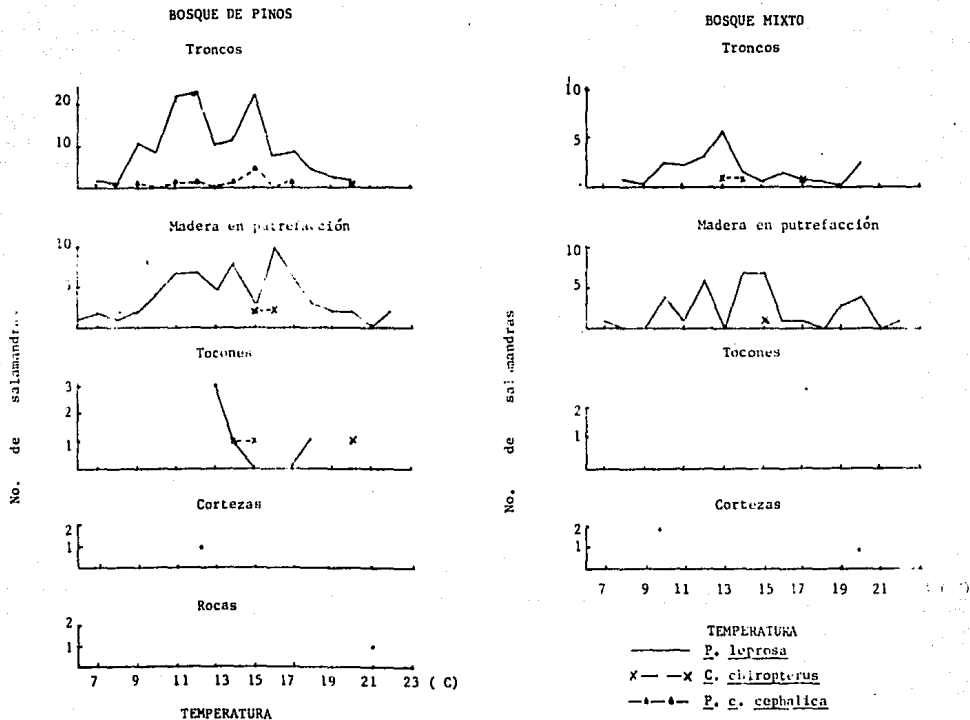


Figura 4. Relación entre la temperatura de los microhábitats y el número de salamandras.

Influencia de la relación tamaño del cuerpo de las salamandras-tamaño del microhábitat en su distribución.

En la figura 5, se puede apreciar que para todas las especies no existe correlación, entre el tamaño de las salamandras y el área del microhábitat empleado, así se puede apreciar que para *P. leprosa* el coeficiente de correlación fué:  $r = -0.15$ , para *P. c. cephalica*  $r = -0.27$  y el de *C. chiropferus*  $r = 0.22$ . Con esto se observa que las salamandras emplean microhábitats grandes o pequeños, independientemente de su LHC, lo que indica que a nivel local el tamaño de los organismos no determina su distribución en el espacio en relación con el tamaño de los microhábitats.

Estos resultados difieren de las sugerencias hechas por Maiorana (1978), Keen (1982) y Krzysik (1979), quienes señalan que existe una correlación directa entre el tamaño de las salamandras y el área del microhábitat empleado; esta diferencia puede ser debida a que en este trabajo el área de los microhábitats excede en mucho a las necesidades de cada una de las especies aquí estudiadas.

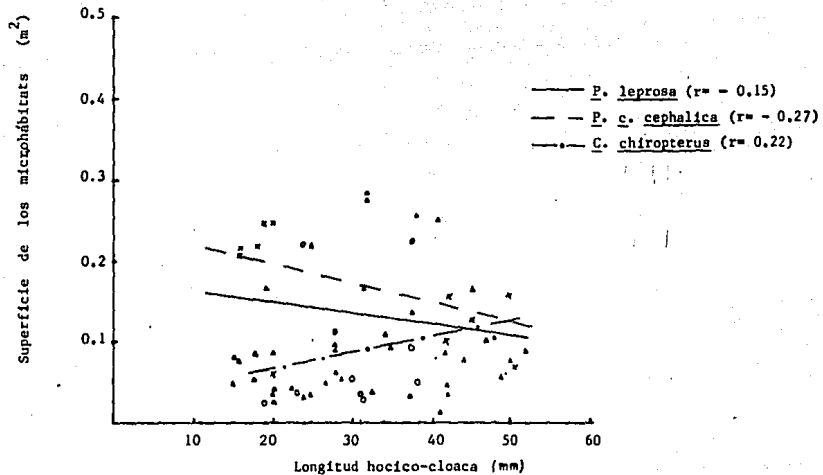


Figura 5. Relación entre la longitud hocico-cloaca de las salamandras y la superficie de los microhábitats. P. leprosa (▲), P. c. cephalica (×), C. chiropterus (○).

## DISCUSION

### Distribución de las salamandras.

En lo que se refiere a la distribución, se puede apreciar que en el bosque de pinos se localizan tres especies de salamandras: *P. leprosa*, *P. c. cephalica* y *C. chiropterus*; y en el bosque mixto solo dos: *P. leprosa* y *C. chiropterus*. Además, se observa claramente que el mayor número de organismos se presenta también en el bosque de pinos, con una proporción cercana al 75% (cuadro 1).

La especie *P. leprosa*, que fue siempre la más abundante, ocupa cinco microhábitats distintos, siendo los más importantes los troncos y la madera en putrefacción, siguiendo los tocones, las cortezas y las rocas (cuadro 2), lo cual coincide con lo observado por Lemos y Franco (1984) y Lemos y Amaya (1985); *P. c. cephalica* fue localizada en un sólo tipo de microhábitat, el de los troncos; y, *C. chiropterus*, se encuentra en tres microhábitats diferentes, los cuales son troncos, madera en putrefacción y tocones.

A nivel de sexo, se observa que en *P. leprosa*, las hembras se presentaron en cinco microhábitats y los machos sólo en tres de ellos (cuadro 4); en *P. c. cephalica*, las hembras y los machos ocuparon sólo un tipo de microhábitat, el de los troncos; en *C. chiropterus*, las hembras se localizaron sólo en un microhábitat, el de los troncos, en tanto que los machos hicieron uso de tres microhábitats (cuadro 4).

En lo relativo a la distribución de las salamandras por clase de edad, los adultos de *P. leprosa* ocuparon cinco microhábitats, los jóvenes y las crías sólo usaron tres (cuadro 5). En *P. c. cephalica*, los adultos y las crías sólo emplearon uno; en el caso de *C. chiropterus*, los adultos y jóvenes usaron tres diferentes tipos de microhábitat, en cambio las crías se hallaron solamente en un tipo de microhábitat (cuadro 5).

La situación diferencial en cuanto a la distribución y abundancia

de las salamandras en los dos hábitats estudiados, está relacionado al grado y estabilidad de la humedad y a la disponibilidad de microhábitats. Así tenemos que la humedad del bosque de pinos es de 80% y la del bosque mixto es de 65%-70%, así mismo la humedad de los microhábitats más usados es alta, de 70% a 85%, como se puede apreciar en la figura 2. En lo que se refiere a la disponibilidad de los microhábitats, valorados desde un punto de vista potencial, tenemos que en el primero se localizaron 256 y en el segundo 141 de estos (cuadro 6).

Estos resultados están asociados a la característica del bosque de pinos de guardar una mayor homogeneidad en cuanto a la distribución de la vegetación, lo que hace que el bosque de pinos en general, presente un promedio de humedad mayor a aquel del bosque mixto (Blanco et al., 1981), en el cual aunque se pueda apreciar una mayor diversidad vegetal, su distribución en el espacio no es uniforme.

En cuanto a la humedad de los microhábitats, los troncos y la madera en putrefacción, los cuales resultan ser los más usados, muestran lo siguiente: si bien, el promedio de humedad no es el más alto (figura 3), si es el más constante, ya que más frecuentemente registran humedades comprendidas en el intervalo de 70% a 85%. En los tocones, cortezas y rocas se obtuvieron pocos datos de humedad, debido a que se registraron en ellos un bajo número de salamandras, sin embargo, se observa que no hay una tendencia a que los datos se ubicaran en un intervalo de humedad específico, aunque se obtengan valores más altos. También es notorio que el grado de humedad de los microhábitats, está relacionada al tipo de sustrato al que están asociados, siendo para todos los microhábitats y en particular para los troncos y la madera en putrefacción, la tierra el sustrato más importante, seguido de la hojarasca y en tercer lugar la corteza. Este resultado se torna un tanto obvio si consideramos que la tierra posee una mayor capacidad de retención de agua, lo cual dará registros de mayor nivel de humedad (Jaeger 1971a), en relación a los otros sustratos; y la situación de que se sabe que los troncos y la madera en putrefacción tienen una mayor capacidad de retención de humedad, hasta un 75% mayor a la que ofrecen microhábitats como las rocas



	MICROHABITATS					
	M	Tr	C	To	R	Total
Bosque de pinos	60	100	5	54	37	256
Bosque mixto	39	55	11	22	14	141
TOTAL	99	155	16	76	51	397

Cuadro 6. Abundancia de los microhábitats potenciales de las salamandras, por tipo de hábitat. M= Madera en putrefacción, Tr= Troncos, C= Cortezas. To= Tocones y R= Rocas.

(Bogert, 1952; Cunningham, 1960), lo cual es particularmente importante para especies totalmente terrestres como *P. leprosa*, *P. c. cephalica* y *C. chiropterus*.

Ademas, para dejar mas claro este aspecto, se debe de destacar que la mayor concentración de organismos se ubico en el intervalo de 70% a 80% de humedad, lo cual concuerda con lo observado por Bogert (1952), Heatwole (1962) y Pauley (1978).

Sobre la disponibilidad de los microhábitats, como ya se apunto anteriormente, se observa que los troncos constituyen el microhábitat más abundante en el ambiente, seguido de la madera en putrefacción, registrando abundancias de 39.04% y 24.92% respectivamente. Los tocones mostraron un porcentaje de abundancia de 19.14%, es decir, próxima a la frecuencia de la madera en putrefacción, en tanto que las rocas y las cortezas mostraron las menores abundancias (cuadro 6).

En cuanto a la relación que existe entre la abundancia de los microhábitats y el uso que de ellos hacen las salamandras, resulta claro que los troncos y la madera en putrefacción fueron los más abundantes en el ambiente y también los que más fueron usados por las salamandras; las cortezas y las rocas constituyen los microhábitats menos abundantes del ambiente e igualmente fueron los menos utilizados. Esta situación concuerda con lo señalado por Jones (1982) y Bogert (1952), quienes señalan que los organismos tienden a emplear con mayor frecuencia los recursos más abundantes.

Por otra parte, los tocones, que tienen una abundancia importante en el área de estudio, no fueron usados por las salamandras en una relación directamente proporcional a su abundancia. Esto lo más probable se debe a que no presentan las condiciones ambientales, tales como humedad y posición que requieren las salamandras para poder vivir, de tal manera que se puede decir que los tocones son abundantes pero no disponibles para las especies.

La temperatura parece no tener una influencia importante en la distribución de las salamandras, pues se puede apreciar que la

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

temperatura promedio de las cortezas, troncos, madera en putrefacción y tocones son similares (figura 4); aunque no se debe de despreciar su influencia en unión con la humedad, ya que ambos parámetros interactúan fuertemente (Heatwole, 1962).

Considerando a los microhábitats en conjunto, no se detectó en ninguno de ellos un valor de temperatura que alcanzara una frecuencia alta, sino más bien se observó que independientemente del tipo de microhábitat, las salamandras se distribuían en número similar en los diferentes valores del rango de temperatura, 7°C-22°C (figura 4), lo cual apoya aun más la idea de que las salamandras no están regidas en su distribución por los cambios de temperatura dentro del rango de temperatura tolerado por la especie, lo cual concuerda con lo encontrado por Hutchinson (1961) y Bogert (1952); por ello se puede pensar que si la temperatura tiene algún efecto sobre la distribución de las salamandras, debe de ser en interrelación con la humedad, o bien, de poca importancia como lo considera Jaeger (1971a).

El resultado obtenido, de que son los troncos y la madera en putrefacción los microhábitats más importantes para las especies estudiadas, difiere un poco de lo observado para otros plelodóntidos en los cuales además de los troncos y la madera en putrefacción; las rocas, cortezas, tocones así como hojarasca son microhábitats importantes (Wake y Lynch, 1976, Lynch et al., 1983; Bogert, 1952; Keen, 1982; Jaeger, 1980a; Mckenzei y Storm, 1970). Esto puede estar relacionado a una diferencia de hábitats entre los otros plelodóntidos y las salamandras de este estudio, las cuales son totalmente terrestres.

#### Abundancia de las salamandras.

En la zona boscosa de Zoquiapan, la salamandra más abundante es *P. leprosa*, lo cual concuerda con lo observado por Lemos y Franco (1984), Lemos y Amaya (1985) y Casas et al. (1978); esto se puede deber entre otras cosas a que: 1) *P. leprosa* parece tener un mayor potencial reproductivo ó un mayor éxito en la sobrevivencia, por el alto número de crías observadas (Cuadro 5); 2) *P. leprosa* tenga una

capacidad de adaptación más amplia que le permita disponer más eficientemente de los recursos presentes en el área de Zoquiapan.

Al considerar los índices de similitud en el empleo de los microhábitats (Cuadro 7), se aprecia que el de *P. leprosa* y *P. c. cephalica* fué de 0.85 y el de *P. leprosa* y *C. chiropertus* de 0.86, estos valores no son lo suficientemente elevados como para pensar que *P. leprosa* esté excluyendo competitivamente a las otras especies como ha sugerido Rabb (1958), y aquí más bien debiera pensarse que son los factores físicos los que están influyendo en la abundancia de cada una de las tres especies estudiadas.

Para complementar el aspecto de la distribución de las salamandras a nivel de microhábitat, se consideró el grado de relación entre la LHC de las salamandras y el área de los microhábitats. El resultado indica que no hay relación entre las dos variables en cuestión. El origen de este error puede deberse a la generalización situaciones particulares, como es el hecho de las correlaciones positivas, entre el tamaño del hocico y el tamaño de las presas consumidas por organismos de diferentes especies (Maiorana, 1978; Jaeger, 1971b; Fraser, 1976b). De esto se puede decir, que no es válido suponer que para todas las situaciones, el tamaño de los organismos determina el tamaño del recurso usado (Gutiérrez y Sánchez, 1986).

	<u>Pseudoeurycea</u> <u>leprosa</u>	<u>Pseudoeurycea</u> <u>c. cephalica</u>	<u>Chiropterotriton</u> <u>chiropterus</u>
<u>Pseudoeurycea</u> <u>leprosa</u>		0.85	0.86
<u>Pseudoeurycea</u> <u>c. cephalica</u>	0.85		0.68
<u>Chiropterotriton</u> <u>chiropterus</u>	0.86	0.68	

Cuadro 7. Matriz del índice de similitud en el uso de los microhábitats,  
por las diferentes especies de salamandras.

## L I T E R A T U R A   C I T A D A

Barbault, R. y G. Halffter, 1981. A comparative and dynamic approach to the vertebrate community organization of the Desert of Mapimi (México). En Barbault, R. y G. Halffter (Eds.) Ecology of the Chihuahuan Desert: organization of some vertebrate communities. Pubis. Instituto de Ecología, México.

Blanco S., G. Ceballos, C. Galindo, J.M. Maass. R. Patrón, A. Pescador y A.I. Suárez 1981. Ecología de la Estación Experimental Zoquiapan. Universidad Autónoma Chapingo. Dirección de Difusión Cultural Departamento de Bosques. México. 114 pp.

Bogert, C.M., 1952. Relative abundance, habitats and normal thermal levels of some Virginian salamanders. Ecology 33: 16-30.

Brown, W. S. and W. S. Parker, 1981. Niche dimensions and resource partitioning in a Great Basin Desert snake community, p. 59-81. In: Herpetological communities. N. J. (ed.). US Dept. Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Rep. 13.

Bury, R. B. and M. Martin, 1973. Comparative studies on the distribution and foods of plethodontid salamanders in the redwood regions of northern California. I. Herpetol. 7: 331-336.

Casas Andreu, G., 1984. La Herpetología en México. Naturaleza 4: 216-225.

-----, A. Ramírez, V. Aguilar, C. Aguirre, S. Gallina, A. González, M.A. Muller, L. Navarajo, G. Rico y J. Santa María, 1978. Ensayo ecológico sobre la herpetofauna de un bosque templado en México. Memorias II Congreso Nacional de Zoología Vol I: 310-326.

Connell, J. H., 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. Balanus glandula and several predatory species of Thais. Ecol. Monogr. 40: 49-78.

-----, 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. Ann. Rev. Syst. 3: 169-192.

-----, 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. p. 460-490. In: M. Cody and J. Diamond (eds.) Ecology and evolution of communities. Harvard University Press. Cambridge, Mass.

Cunningham, J.D., 1960. Aspects of the ecology of the Pacific slender salamander, *Batrachoseps pacificus*, in the southern California. Ecology 41: 88-99.

Daniel, W. W., 1983. Biostatística: Base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa. México: 485 pp.

Duellman, W. E., 1960 a. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 13: 1-71.

-----, 1965 a. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 13: 627-709.

-----, 1965 b. Amphibians and reptiles from the Yucatán Peninsula, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 13: 577-614.

Fitch, H. S., 1981. Resources of a snake community in prairie-woodland habitat of northeastern Kansas, p. 83-97. In: Herpetological communities. N. J. Scott (ed.). US Dept. Interior Fish and Wildlife Service, Wildlife Res. Rep. 13.

Flores-Villela, O. y A. Nieto. 1989. La taxonomía herpetológica en México: un análisis breve. Ciencias. Número especial 3 : 103-112.

-----, 1976 a. Coexistence of salamanders in the genus *Plethodon*: a variation of the Santa Rosalia theme. Ecology 57: 238-251.

-----, 1976 b. Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamanders of the genus *Plethodon*. Ecology **57**: 459-471.

Franco, M. y A. Burquez. 1981. Guía botánico-ecológica del Parque Nacional Zoquiapan. Guías botánicas de excursiones en México. Soc. Bot. Mex. Vol. IV : 21-61.

Gallina, S., 1978. Contribución al conocimiento de la biología de *Pseudoeurycea belli* (Gray), en la Sierra del Ajusco, Mexico. Memorias II Congreso Nacional de Zoología . Vol. 1: 214-232.

García, E., 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. UNAM. México. 244 pp.

Grobman, A. B., 1944. The distribution of the salamanders of the genus *Plethodon* in Eastern United States and Canada. Ann. N.Y. Acad. Sci. **45**: 261-316.

Gutiérrez, M.G. y R. Sánchez. 1986. Repartición de los recursos alimenticios en la comunidad de lacertilios en Cahuacán, Edo. de México. Tesis Profesional. E.N.E.P. IZTACALA, U.N.A.M.

Hairston, N. G., 1949. The local distribution and ecology of the plethodontid salamanders of the southern Appalachians. Ecol. Monogr. **19**: 47-73.

-----, 1951. Interspecies competition and its probable influence upon the vertical distribution of Appalachian salamanders of the genus *Plethodon*. Ecology **32**: 266-274.

-----, 1980. The experimental test of an analysis of field distributions: Competition in terrestrial salamanders . Ecology. **61**: 817-826.

-----, 1981. An experimental test of a guild: Salamander



competition. Ecology 52: 65-72.

-----, F. F. Smith y L. B. Slododkin. 1960. Community structure, population control, and competition. Amer. Nat. 94: 421-425.

Heatwole, H., 1959. The forest floor and its utilization by selected species of terrestrial amphibians. Ph. D. Thesis Univ. of Mich. 425 p.

-----, 1960. Burrowing ability and behavioral responses to desiccation of the salamander, *Plethodon cinereus*. Ecology 41: 661-668.

-----, 1962. Environmental factors influencing local distribution and activity of the salamander, *Plethodon cinereus*. Ecology 43: 460-472.

Heyer, W. R., 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smiths. Contrib. Zool. 242: 1-27.

Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415-427.

Hutchinson, V., 1961. Critical thermal maxima in salamanders. Physiol. Zool. 34: 92-125.

Jaeger, R. G., 1968. Competitive exclusion between two species of salamanders. Bull. Ecol. Soc. Amer. 49: 168.

-----, 1969. Competitive exclusion and environmental tolerances in the distributions of two species of salamanders (genus *Plethodon*) in Virginia. Ph. D. Dissertation, Univ. of Maryland.

-----, 1970. Potential extinction through competition between two species of terrestrial salamanders. Evolution 24: 632-642.

-----, 1971 a. Moisture as a factor influencing the

distributions of two species of terrestrial salamanders. Oecologia **6**: 191- 207.

-----, 1971 b. Competitive exclusion as a factor influencing the distributions of two species of terrestrial salamanders. Ecology **52**: 632-637.

-----, 1972. Food as a limited resource in competition between two species of terrestrial salamanders. Ecology **53**: 535- 540.

-----, 1974 a. Competitive exclusion: Comments on the survival and extinction of species. BioScience **24**: 33-39.

-----, 1974 b. Interference or exploitation? A second look at competition between salamanders. J. Herpetol. **89**: 191-194.

-----, 1978. Plant climbing by salamanders: Periodic availability of plant-dwelling prey. Copeia **1978**: 986-991.

-----, 1979. Seasonal spatial distributions of the terrestrial salamander *Plethodon cinereus*. Herpetologica **35**: 90-93.

-----, 1980 a. Microhabitats of terrestrial forest salamander. Copeia **1980**: 265-268.

-----, 1980 b. Density-dependent and density-independent causes of extinction of a salamander population. Evolution **34**: 617-621.

-----, 1980 c. Fluctuations in prey availability and food limitation for a terrestrial salamander. Oecologia **41**: 335-341.

Jones K. L., 1982. Prey patterns and trophic niche overlap in four species of Caribbean Frogs. ( In Herpetological Communities. N. J. Scott Jr. (Ed.), Rep. (13): 49-56).

Keen, W. H., 1982. Habitat selection and interspecific competition in two species of plethodontid salamanders. Ecology **63**: 94-102.

Klopfer, P. H. and R. H. Mac Arthur, 1960. Niche size and faunal diversity. Amer. Natur. 94: 293-300.

Krzysik, A. J., 1979. Resource allocation, coexistence, and the niche structure of a streambank salamander community. Ecol. Monogr. 49: 173-194.

Lack, D., 1971. Ecological isolation in birds. Blackwell. Oxford. 404 pp.

Lee, J. C., 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. 67: 1-75.

Lemos, J.A. y J. Franco. 1984. Repartición del recurso espacio en una comunidad de anfibios y reptiles del Estado de Puebla. Rev. Ciencia Forestal. Jul.-Ago. Vol 2: 44-56.

-----, y J. J. Amaya. 1985. Observaciones generales sobre la comunidad de anfibios y reptiles de la vertiente oriental del volcán Iztaccihuatl. Rev. Ciencia Forestal. Sept.-Oct. Vol 10: 44-64.

Lynch, J. F., D. B. Wake y S. Y. Yang, 1983. Genic and morphological differentiation in mexican *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae), with a description of a new species. Copeia 1983: 884-894.

Mac Arthur, R. H., 1960. The theory of the niche. p. 159-176 In: R. C. Lewontin (Ed.). Population biology and evolution. Syracuse Univ. Press. Syracuse N. Y. 205 pp.

-----, 1969. Patterns of communities in the tropics. Biol. J. Linn. Soc. 1: 19-30.

-----, 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. Theoret. Pop. Biol. 1: 1-11.

-----, 1972. Geographical Ecology Patterns in the

Distribution of species. Harper and Row, N. Y.

Majorana, V. C., 1978. Difference in diet as an epiphenomenon: Space regulates salamanders. Canad. J. Zool. 56: 1017-1025.

Mc Kenzie, D. S. and R. H. Storm. 1970. Patterns of habitat selection in the clouded salamander, *Aneides ferreus* (Cope). Herpetologica 26: 450-454.

Means, D. B., 1975. Competitive exclusion along a habitat gradient between two species of salamanders (*Desmognathus*) in western Florida. Journal of Biogeography 2: 252-263.

Mendoza, M. A. 1977. Datos meteorológicos de la Estación de Enseñanza e Investigación Forestal Zoquiapan, México, 1974-1976. Información Técnica de Bosques. 4 (10) : 23-25 U. A. Ch., Chapingo, México.

Mushinsky, H. R. and J. J. Hebrard, 1977. Food-partitioning by five species of water snakes in Louisiana. Herpetologica 32: 162-166.

Nocedal, J., 1984. Estructura y utilización del follaje de las comunidades de pájaros en bosques templados del Valle de México. Acta Zool. Mexicana. Nueva serie. 6: 1-45.

Organ, J. A., 1961. Studies of the local distribution, life history, and population dynamics of the salamander genus *Desmognathus* in Virginia. Ecol. Monogr. 31: 189-220.

Pauley, T. K., 1978. Moisture as a factor regulating habitat partitioning between two sympatric *Plethodon* (Amphibia, Urodela, Plethodontidae) species. J. Herpetol. 12: 491-493.

Pianka, E. R., 1966. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. Ecology 47: 1055-1059.

-----, 1969. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. Ecology 50: 498-502.

-----, 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 53-74.

-----, 1974. Niche overlap and diffuse competition. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 71: 2141-2145.

-----, 1975. Niche relations of desert lizards. In: Ecology and Evolution of Communities. M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.). p: 292-314.

-----, 1978. Evolutionary Ecology. Harper and Row. N. Y. 397 p.

Porter, K.R., 1972. Herpetology. W. S. Sanders Co. USA 524 p.

Rabb, G. N., 1958. On certain Mexican salamanders of the plethodontid genus Chiropetrotiton. Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 59: 1-37.

Ralph, C. L., 1957. A diurnal activity rhythm in Plethodon cinereus and its modification by an influence having a lunar frequency. Biol. Bull. 113: 188-197.

Rey, C. J., 1975. Estudios de suelos de la Estación de Enseñanza, Investigación y Servicios Forestales de Zoquiapan. Depto. de Enseñanza e Investigación en Bosques. UCh. Información Técnica de Bosques. Vol. 1 (4): 64 pp.

Rodriguez, B. D., 1975. Descripción general del área de Zoquiapan. Esc. Nal. de Agríc. Chapingo. Mexico. mimeografiado.

Root, R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnat-catcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.

Rosenthal, G. M., 1957. The rule of moisture and temperature in the local distribution of the plethodontid salamander Aneides lugubris.

Univ. Calif. Publ. Zool. 54: 371-420.

Sanchez-Herrera, O., 1980. Diagnosis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis Biol. Fac. Ciencias UNAM. 154 p.

Schoener, T. W., 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49: 704-726.

-----, 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science. 185: 27-39.

-----, 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. Ecol. Monogr. 45: 233-258.

-----, 1977. Competition and the niche. p. 35-136. In: Biology of the Reptilia. G. Gans and D. W. Tinkle (Eds.). 7.

-----, 1982. The controversy over interspecific competition. Amer. Sci. 70: 585-595.

-----, 1983. Field experiments on interspecific competition. Amer. Natur. 122: 240-285.

Smith, H. M. and R. B. Smith. 1973. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. II. Analysis of the literature exclusive of the Mexican Axolotl. John Johnson. North Bennington.

Taub, F.B., 1961. The distribution of the red-backed salamander, *Plethodon c. cinereus*, within the soil. Ecology 42: 681-698.

Test, F. H., 1952. Spread of the black phase of the Red-backed Salamander in Michigan. Evolution 6: 197-203.

-----, 1955. Seasonal differences in populations of the Red-backed Salamander in Southeastern Michigan. Papers Mich. Acad. Sci. 40: 137-153.

Toft, C. A., 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985: 1-21.

Vial, J. L., 1968. The ecology of the tropical salamander, *Bolitoglossa subpalmata*, in Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 15: 13-115.

Wake, D. B., 1970. The abundance and diversity of tropical salamanders. Amer. Natur. 104: 211-213.

-----, and J. F. Lynch. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull. 25: 1-65.

Zavala, F., 1984. Sinecología de la vegetación de la Estación de Enseñanza e Investigación Forestal Zoquiapan, Estado de México y Puebla. Tesis Prof. Univ. San Nicolás de Hidalgo. Div. de Ciencias y Humanidades. Esc. de Biol. 164 pp.