

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN FRAGMENTOS PEQUEÑOS DE BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

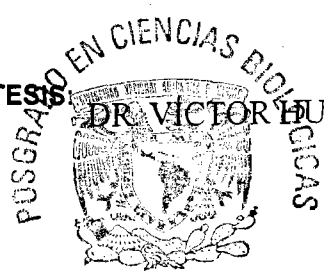
MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

BIOLOGÍA AMBIENTAL

P R E S E N T A

ELISA CABRERA GUZMÁN

DIRECTOR(A) DE TESIS: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES



MÉXICO, D.F.

COORDINACIÓN

MAYO. 2005

m. 344643



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 esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo investigacional.

NOMBRE: Elisa Cabrera Guzmán

FECHA: 25 mayo 2005

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de marzo del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Cabrera Guzmán Elisa** con número de cuenta **94291223** con la tesis titulada: **"Estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical perennifolio de los Tuxtla, Veracruz"**, bajo la dirección del(a) **Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales**.

Presidente:	Dr. Oscar Alberto Flores Villela
Vocal:	Dr. Luis Zambrano González
Secretario:	Dr. Víctor Hugo Reynoso Morales
Suplente:	Dr. Andrés García Aguayo
Suplente:	Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 19 de mayo del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

RECONOCIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por el apoyo económico otorgado a través de sus programas de becas para estudios de Maestría.

Al Proyecto Diversidad y ecología de anfibios y reptiles en ambientes fraccionados en selva tropical perennifolia en la región norte del Istmo de Tehuantepec, financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), UNAM. Convenio No. IN233602-3, dentro del cual fue realizada esta tesis.

Al Comité Tutoral integrado por:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales.

Dr. Dr. Luis Zambrano González

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

DEDICATORIAS

A mis padres Leonardo y Candida por su cariño y apoyo incondicionales, su esfuerzo cotidiano y la dicha de tenerlos conmigo.

A mis hermanos Claudia y Leonardo por los momentos que hemos compartido.

A toda la familia Cabrera por la gran unión que existe a pesar de las distancias.

A Ricardo por ser la persona más importante de mí vida, mí mejor amigo, mí pareja y mí motivación. Por cada uno de los momentos, los sentimientos y las emociones que hemos compartido y por los caminos que nos quedan por recorrer.

A Florencia, Jorge, Anahí, Arturo, Karina y Rodrigo por su amistad, su cariño y por todos los momentos y experiencias que hemos vivido juntos.

A José Luis, el "Godo" por las últimas cumbias, la última plática, las últimas chelas y la última sonrisa. Porque más allá de la dolorosa ausencia, tú recuerdo, tú forma de ser y todos los buenos momentos vivirán siempre en mí mente y en mí corazón.

A la fragmentada e impredecible selva de Los Tuxtlas
por provocar tantos sentimientos.

A todas las ranas, salamandras, lagartijas,
serpientes, tortugas y cocodrilos.

AGRADECIMIENTOS

A mí asesor, Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por el apoyo y la confianza al dirigir este trabajo. Por las revisiones, comentarios y discusiones en las diferentes etapas del mismo y por su amistad.

Al Dr. Luis Zambrano González y al Dr. Eduardo Morales Guillaumin por formar parte de mí comité tutorial. Por las valiosas correcciones y observaciones realizadas durante el desarrollo de la tesis, por impulsar mí formación como ecóloga y por amenizar los tutorales con su sentido del humor.

Al Dr. Andrés García Aguayo y al Dr. Oscar Flores Villela por las facilidades otorgadas para la revisión del escrito y la realización de los trámites. Por todas las aportaciones, comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Ecól. José Nicolás Urbina por la revisión detallada y entusiasta del escrito y la aportación de ideas y conocimientos para mejorarlo.

A mis acompañantes en las salidas de campo Marco Antonio Márquez, Ricardo Paredes, Arturo García y Carlos Rosas por aguantar garrapatas, moscos, hormigas, avispas, calor, lluvia, viento, frío y cansancio para ayudarme. Especialmente a Marco por asistir a la mayor parte de las salidas, por compartir conmigo la emoción de conocer los anfibios y reptiles de Los Tuxtlas y por todas las platicas que tuvimos.

A la familia Palacios Domínguez (Sr. Ricardo, Sra. Eva, Eva, Ricarda, Libertad y Chucho) por brindarme su casa. Por su hospitalidad, su compañía, su confianza, su ayuda, su amistad y todos los detalles que hicieron del trabajo de campo una experiencia muy especial.

A Armando Ponce por ayudarme a describir la vegetación de los sitios y también por aguantar los encuentros cercanos con garrapatas.

Al Dr. Jairo Pérez Torres del Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades de la Pontificia Universidad Javeriana de Bogotá, por recibirme durante la estancia que realicé. Por sus aportaciones a este trabajo, por enriquecer los análisis de datos y por su amistad.

Al Biól. Edmundo Pérez Ramos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias por corroborar la determinación de algunas de las especies encontradas.

A la Biól. Lorena Garrido por las valiosas discusiones acerca de EstimateS, de la riqueza y de la similitud.

A la ahora M. en B. Anahí Ávila por la ayuda en la elaboración de los dendogramas en NTSYS.

Al señor Armando Borgoño de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles por facilitarme algunos ejemplares y cierta literatura para realizar determinaciones.

A la familia Urbina Cardona (Sr. Nicolás, Sra. Lyda y Martha Lyda) por hospedarme en su casa durante mi estancia en Bogotá. Por su compañía, apoyo, generosidad y amistad.

A mis amigos colombianos William, Angélica, Mauricio, John Jairo, Marco, Juan Felipe y Cristian por los bacanos momentos que compartimos.

A mis compañeros de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles y/o participantes en el Proyecto de los Tuxtlas Georgina, Nicolás, Hunab, Omar, Ana, Oscar, Adriana, Henry, Marcela, Jorge, Arturo, Eugenia, Roberto, Pilar, Paco, Wendy, Wendoli y Rocío por las experiencias compartidas. En especial a Nicolás por ser un buen amigo, por la revisión de la tesis y por “prestarme” un rato a su familia; a Omar por mostrarme los métodos en el campo; a Oscar por los artículos recomendados; a Adriana y Henry por resolver algunas dudas sobre las especies y a Gina por la amistad, por la ayuda y por compartir conmigo muchos momentos durante la Maestría.

A mis amigos Helminatólogos Lorena, Alejandro, Rosario, Luis García, Berenit Mendoza, Virginia León, David Osorio y Tony por las pláticas, comidas, reuniones, fiestas y pastelitos. Por su amistad y apoyo.

A mis compañeros de la materia Ecología y Conservación del Bosque Tropical Caducifolio por las divertidas semanas y las noches de desvelo que pasamos en Chamela. En especial a Ramiro por el trabajo que hicimos con los geckos y por la amistad que surgió.

A Ricardo, Florencia, Jorge, Anahí, Arturo, Karina, Rodrigo, José Luis†, Carlos, Araceli, Esteban, Marcia, Gaby, Itzel, Paty, Iván, Diego, Maripili, Israel, Donají y demás banda “grubi” por las reuniones, fiestas, danzas, cantos, salidas, viajes, comidas, bebidas, retos, alegrías, tristezas, risas, llantos, angustias, triunfos, fracasos, pláticas, discusiones, uniones, rupturas, bodas, nacimientos y todo lo que hemos compartido.

De manera especial al “Ric”, la “Flor”, la “Anchi”, el “Chino” y el “Chapa” por mantener la amistad ante todo. Por la confianza, la complicidad, el entendimiento, las tonterías, las locuras y toda esa “magia” que creamos juntos durante muchos años.

Finalmente a la Universidad Nacional Autónoma de México por todo lo que me ha dado.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	3
Efecto de la fragmentación sobre las comunidades animales.....	7
OBJETIVOS.....	11
HIPÓTESIS.....	12
ÁREA DE ESTUDIO.....	12
Fragmentación en Los Tuxtlas.....	14
La herpetofauna de Los Tuxtlas.....	16
Descripción de los sitios de estudio.....	17
MATERIAL Y METODOS.....	25
Trabajo de campo.....	25
Análisis de datos.....	26
RESULTADOS.....	31
Riqueza y Composición.....	31
Estimadores no paramétricos riqueza.....	35
Rarefacción.....	36
Diferencias entre la riqueza.....	38
Similitud cualitativa.....	41
Complementaridad.....	43
Especies únicas.....	44
Abundancia.....	45
Abundancia relativa de las especies.....	46
Diferencias entre la abundancia.....	49
Similitud cuantitativa.....	51
Diferencias entre la diversidad.....	53
Dominancia.....	56
Efecto del tamaño del área en la riqueza.....	56
Efecto del tamaño del área en la abundancia.....	58

Efecto del tamaño del área en la diversidad.....	60
Variación temporal en la riqueza.....	61
Variación temporal en la abundancia.....	62
Variación temporal en la diversidad.....	64
Variación temporal en la dominancia.....	65
Variación temporal en los estados de desarrollo de las especies.....	66
Uso de microhábitat.....	72
Temperatura y humedad relativa de los microhábitats.....	77
Rangos de temperatura y humedad relativa usados por las especies.....	78
DISCUSION.....	81
Riqueza y composición de las comunidades.....	81
Similitud y Complementariedad.....	88
Abundancia, diversidad y dominancia.....	89
Efecto del tamaño del área en la riqueza, abundancia y diversidad.....	94
Variación temporal en las comunidades.....	95
Variación temporal en los estados de desarrollo de las especies.....	97
Uso de microhábitat.....	101
Temperatura y humedad relativa de los microhábitats.....	106
Conservación.....	108
CONCLUSIONES.....	111
APÉNDICES.....	114
Apéndice 1.....	114
Apéndice 2.....	116
Apéndice 3.....	118
Apéndice 4.....	119
LITERATURA CITADA.....	121

RESUMEN

Se estudió la estructura y variación temporal de las comunidades de anfibios y reptiles en seis pequeños fragmentos de bosque tropical perennifolio (<10 ha) y en dos áreas de referencia más grandes (>100 ha) de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, describiéndose también el uso de microhábitat por parte de las especies encontradas en la herpetofauna.

Se realizaron seis muestreos durante un año resultando en un esfuerzo total de 960 horas hombre y se encontraron 1585 organismos pertenecientes a 38 especies (12 de anfibios y 26 de reptiles) considerando los ocho sitios estudiados.

Cuatro especies estuvieron presentes en todos los sitios (*Eleutherodactylus rhodopis*, *Bolitoglossa rufescens*, *Anolis uniformis* e *Imantodes cenchoa*) y 17 fueron encontradas exclusivamente en uno de estos, siendo la composición más similar entre los fragmentos pequeños y la complementariedad más alta entre éstos y las áreas de referencia.

La riqueza y la diversidad de las comunidades del fragmento más pequeño (1 ha) fueron significativamente menores a las encontradas en el fragmento de mayor tamaño (9.25 ha) y en las áreas de referencia. La riqueza y la diversidad de reptiles tuvieron una relación positiva significativa con el tamaño de los remanentes, mientras que la riqueza de anfibios fue independiente del tamaño de las áreas y se relacionó más con factores ambientales y características particulares de los sitios.

La distribución de las abundancias de las especies fue similar entre los fragmentos, los cuales se caracterizaron por presentar altas dominancias. Las lagartijas fueron el grupo más abundante en los fragmentos pequeños y la abundancia de anuros fue mayor en el fragmento más grande y en las dos áreas de referencia. Esta diferencia estuvo fuertemente influenciada por la dominancia de la lagartija *Anolis uniformis* en los cinco fragmentos más pequeños y de la rana *Eleutherodactylus rhodopis* en las áreas mayores de vegetación.

La variación temporal en la estructura de las comunidades fue fuertemente influenciada por la presencia de un “norte” y por la reproducción estacional de algunas especies. La fenología de las poblaciones estuvo influenciada por las condiciones ambientales locales de cada remanente ya que hubo diferencias entre los sitios, aún cuando *Eleutherodactylus rhodopis* y *Anolis uniformis* se reprodujeron de forma casi continua en los ocho sitios de estudio.

El uso de microhábitat por parte de la herpetofauna difirió entre los sitios. Los reptiles ocuparon una mayor variedad de microhábitats que los anfibios y sólo *E. rhodopis* y *A. uniformis* mostraron ser generalistas en su ocupación de microhábitats.

La humedad relativa se incremento al aumentar el área de los remanentes mientras que la temperatura disminuyó, sin embargo, la presencia de cuerpos de agua influyó también sobre estas dos variables. Los rangos de temperatura y humedad en los que fueron encontrados los individuos de las especies más abundantes fueron amplios. no obstante, para algunas de estas se observaron ciertas preferencias en los gradientes.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales húmedos son los ecosistemas terrestres con mayor riqueza y diversidad de especies (Heywood *et al.*, 1994; Turner, 1996). Se estima que en estas selvas se concentra una porción de al menos la mitad de las especies existentes en el planeta, aún cuando estos ecosistemas abarcan únicamente del 7 al 12% de su superficie (Dirzo, 1991). Es claro que la diversidad y complejidad biológica de los bosques tropicales están bajo la continua amenaza de destrucción por la actividad humana; sin embargo, aún falta mucho para entender claramente la conexión entre deforestación tropical y extinciones de especies (Heywood *et al.*, 1994; Turner, 1996).

En México las selvas húmedas se distribuyen principalmente en Chiapas y en menor grado en Oaxaca y Veracruz. A principios de los años 90's estas selvas comprendían 11.1 millones de hectáreas, es decir 5.6% del área del país (Dirzo & García, 1992). No obstante, las extensas selvas de México y particularmente del estado de Veracruz han sido destruidas en gran medida y en la actualidad solo subsisten fragmentos (Dirzo, 1991).

La fragmentación de hábitat como concepto tiene sus orígenes en la teoría de biogeografía de islas de MacArthur & Wilson (1967), la cual considera al tamaño y al aislamiento de las islas como factores determinantes de la riqueza de especies en un área. La fragmentación no se restringe a una escala en particular, es simplemente la interrupción de la continuidad del hábitat y el concepto puede ser aplicado a cualquier dominio en el cual la continuidad sea importante para el funcionamiento de los ecosistemas (Lord & Norton, 1990). En la escala individual la fragmentación está relacionada a los requerimientos de área, límites del rango hogareño y patrones de movimiento de los individuos, mientras que en la escala poblacional se relaciona con el aislamiento de poblaciones locales y las probabilidades de sobrevivencia de las mismas (Haila *et al.*, 1993).

Aún cuando atributos particulares del medio ambiente determinan la existencia de fragmentos naturales, la mayor parte de los procesos de fragmentación reciente son de origen humano (Ochoa, 2001). La fragmentación del paisaje ocurre cuando una gran extensión de hábitat es transformada en un número de parches remanentes de menor área total. Estos parches quedan aislados uno del otro por una vegetación diferente a la original.

generalmente tierras agrícolas y/o de otro uso de suelo, que se conoce como matriz (Wilcove *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991; Blouin & Weatherhead, 2001). El aislamiento de las áreas remanentes tiene importantes consecuencias sobre la biota, pues el flujo de la radiación solar, del viento, del agua y de los nutrientes a través de la tierra es alterado significativamente. Estas consecuencias varían según el tiempo desde el momento del aislamiento, la distancia con otros remanentes y el grado de conexión entre ellos. La influencia e intensidad de los cambios físicos dependen del tamaño, la forma y la posición en el terreno de remanentes individuales, siendo los remanentes grandes los menos afectados por el proceso de fragmentación (Wilcove *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991; Blouin & Weatherhead, 2001; Laurance *et al.*, 2002).

De acuerdo con Vos & Chardon (1998) la fragmentación es un proceso de tres estados que inicia cuando un paisaje continuo es dividido en fragmentos de hábitat separados. Si se da un intercambio de organismos entre parches de hábitat, las especies no sufren efectos negativos y en principio todos los parches disponibles de hábitat están ocupados. En el segundo estado, por el incremento de la fragmentación los parches de hábitat se vuelven más pequeños y más aislados y las probabilidades de extinción de pequeñas poblaciones locales se vuelven más frecuentes. Si las extinciones locales son compensadas por la recolonización, la red de poblaciones locales persistirá. Sin embargo, en el tercer estado las poblaciones quedan completamente aisladas y las extinciones no pueden ser compensadas por la recolonización, de forma que las especies están amenazadas de extinción en un nivel regional.

Muchas especies (principalmente terrestres) del interior del bosque no pueden cruzar extensiones de áreas abiertas porque no toleran las condiciones presentes en estas y por el peligro de depredación. Como resultado, estas especies no recolonizan fragmentos después de que la población original ha desaparecido afectando con ello a las plantas que dependen de los animales para su dispersión. Así, los fragmentos de hábitat aislados no pueden ser colonizados por muchas especies nativas de plantas y animales que potencialmente podrían vivir ahí. El hecho de que la fragmentación divida a una población en dos o más subpoblaciones restringidas hace a éstas más vulnerables a depresión por endogamia, deriva génica y otros problemas asociados con un tamaño poblacional pequeño (Primack, 2000). De esta forma, los mecanismos de fragmentación relacionados a la

extinción incluyen los efectos deletéreos de la perturbación humana durante y después de la deforestación, la reducción de los tamaños poblacionales, la reducción de las tasas de inmigración, los cambios en la estructura de la comunidad y la inmigración de especies exóticas (Turner, 1996; Gascon *et al.* 1999).

Otro cambio importante producido por la fragmentación del hábitat es el incremento de la cantidad de borde con relación a la cantidad de hábitat interior. El microambiente del borde de un fragmento es diferente al del interior del bosque por la interacción que se da entre dos ecosistemas adyacentes separados por una transición abrupta. Los principales cambios que se presentan en los bordes son incrementos en los niveles de luz, aumento de la temperatura, alta incidencia del viento y reducción en los niveles de humedad (Murcia, 1995; Gascon *et al.*, 1999; Laurance *et al.*, 2002). Debido a que las plantas y los animales frecuentemente están adaptados a ciertas condiciones ambientales del interior de los bosques, estos cambios pueden eliminar muchas especies de los fragmentos de vegetación (Primack, 2000). No obstante, en ciertos casos existen efectos de borde positivos en la abundancia o distribución de algunas especies (Brown & Hutching, 1997; Fahrig, 2003). La distancia de penetración de los efectos de borde en los bosques varía dependiendo de la variable ambiental y/o del grupo taxonómico involucrado. Los efectos pueden presentarse desde los primeros 10 m dentro del bosque hasta los primeros 400 m en el caso de la perturbación causada por el viento (Murcia, 1995; Turner, 1996; Laurance *et al.*, 1998b; Carvalho & Vasconcelos, 1999; Laurance *et al.*, 2002).

Aunque muchos autores consideran que la fragmentación del paisaje es actualmente la amenaza más grande para la diversidad (Malason & Cramer, 1999), Fahrig (2003) menciona que los efectos de la fragmentación no son siempre negativos sobre la biota y que en años anteriores algunos autores consideraban que la fragmentación del hábitat podía tener efectos positivos en la diversidad de ciertos grupos. Algunos trabajos realizados en los años 50's y 70's sugirieron que la subdivisión de la misma cantidad de hábitat en muchas partes podía aumentar la persistencia de un sistema depredador-presa, proveer refugios temporales para las especies de presas y aumentar la estabilidad y coexistencia de dos especies competidoras. Otras investigaciones sugirieron que la subdivisión del hábitat podía incluso estabilizar dinámicas de poblaciones de una especie cuando los disturbios locales

son asincrónicos, al reducir la probabilidad de extinción simultánea de la población completa.

Dado que los impactos de la fragmentación del hábitat en la diversidad del planeta son profundos, la literatura sobre el tema se ha incrementado (Mac Nally & Brown, 2001). No obstante, los autores han medido los efectos de la fragmentación de distintas maneras y escalas considerándola como un proceso que involucra tanto la pérdida del hábitat como la separación del mismo. Esto ha llevado a diferentes interpretaciones y generalizaciones respecto a la magnitud y dirección de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad (Fahrig, 2003).

En la actualidad existe un gran esfuerzo por parte de los ecólogos del mundo para entender los mecanismos de extinción en hábitats fragmentados, sin embargo, el número de trabajos sobre impactos de la fragmentación en grupos como aves, mamíferos e insectos ha sido mucho mayor que para reptiles, anfibios y peces (Luiselli & Capizzi, 1997; Vallan, 2000), siendo las aves el grupo taxonómico más estudiado respecto a los efectos de la fragmentación en el bosque tropical (Turner, 1996). Esto destaca la necesidad de generar conocimiento sobre los efectos de la fragmentación del hábitat en grupos como anfibios y reptiles los cuales, a diferencia de las aves, tienen menor vagilidad y suelen formar metapoblaciones pequeñas y virtualmente aisladas, que debido a su tamaño son sometidas a gran vulnerabilidad y riesgo de extinción (Luiselli & Capizzi, 1997; Blouin & Weatherhead, 2001; Mac Nally & Brown, 2001).

En México, la diversidad de la herpetofauna constituye uno de los elementos más importantes de la fauna de vertebrados (Flores-Villela, 1998). Actualmente el país cuenta con un total de 1165 especies, 361 de anfibios y 804 de reptiles (Flores-Villela & Canseco-Márquez, 2004) que lo colocan como uno de los países más ricos en herpetofauna a nivel mundial (Flores-Villela, 1998). A pesar de esta impresionante diversidad, el estudio ecológico de las poblaciones y comunidades de anfibios y reptiles así como del efecto de la fragmentación y la pérdida de hábitat en estos animales han sido escasamente abordados.

Es importante entender como responden estos vertebrados a un paisaje fragmentado, dado que el conocimiento de los efectos de la fragmentación del hábitat como causa del decline de las poblaciones en nuestro país es muy pobre.

En este trabajo se estudiarán algunos efectos de la fragmentación del bosque tropical perennifolio sobre la herpetofauna de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, comparando la estructura y composición de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos de vegetación de diferentes tamaños.

Efecto de la fragmentación sobre las comunidades animales

Los individuos de una especie en un sitio particular forman una población y a la asociación de muchas poblaciones coexistentes (en tiempo y espacio) se le considera una comunidad (Ricklefs & Miller, 1999). La ecología de comunidades se enfoca a los patrones multiespecies (número de especies, densidad absoluta y relativa de las especies, patrones de uso de recursos, etc.) que ocurren dentro de un sitio o a través del paisaje y los procesos y mecanismos (competencia, depredación, tolerancias medioambientales, factores históricos, etc.) que generan estos patrones. En sentido amplio, una comunidad consiste del conjunto de las poblaciones de todas las especies que existen en un punto particular del paisaje y las interacciones entre estas. Sin embargo, los ecólogos usualmente estudian sólo un subgrupo de la comunidad (Pough *et al.*, 2001).

Los tres descriptores primarios de la estructura de las comunidades son el número, las identidades (composición) y las abundancias de las especies (Worthen, 1996). Otros aspectos como la organización trófica y el flujo de energía en la comunidad derivan de estas dos características. Los factores que determinan la presencia o ausencia de especies y la abundancia de sus miembros son numerosos y pueden ser bióticos y abióticos. Los factores abióticos están en función del ambiente físico y se relacionan principalmente con las tolerancias fisiológicas de cada especie a distintas variables ambientales. Los bióticos están relacionados con los recursos y conciernen a las interacciones directas (depredación, mutualismo, competencia) o indirectas con otras especies, que pueden tener efectos positivos, negativos o neutrales en la sobrevivencia y reproducción de los individuos. Los factores históricos que incluyen eventos de colonización y de extinción también determinan la composición de especies en una comunidad (Zug *et al.*, 2001).

Se ha desarrollado una gran cantidad de teoría y literatura basada en estudios observacionales de los efectos de la fragmentación sobre las poblaciones y las comunidades

animales. Por el contrario, son pocos los investigadores que han realizado estudios en paisajes fragmentados experimentalmente para valorar las consecuencias ecológicas de la fragmentación sobre la riqueza y la abundancia de las especies y estos estudios han mostrado poca homogeneidad en sus resultados (Debinski & Holt, 2000).

De esta forma se tiene un conocimiento pobre sobre que proporción de una comunidad original de bosque tropical puede mantener poblaciones viables de especies animales en fragmentos aislados. Muchas especies pueden persistir por largos periodos después del aislamiento, pero muchas otras dependen totalmente de áreas extensas de bosque tropical. En los paisajes de los trópicos húmedos alterados por actividades humanas como la agricultura y la ganadería, la presencia de fragmentos de bosque original puede aumentar significativamente la diversidad e incrementar la probabilidad de sobrevivencia de la biota nativa, o al menos una proporción de ella. Los fragmentos pueden también ser benéficos para animales migratorios como sitios que proveen comida y refugio por periodos específicos del año (Turner & Corlett, 1996). Por otro lado, Tewksbury *et al.* (2002) indicaron que los corredores (franjas delgadas de hábitat) que conectan parches aislados de vegetación son también muy importantes pues incrementan el intercambio de individuos, promueven el flujo genético y facilitan interacciones planta-animal como polinización y dispersión de semillas.

Una revisión de literatura realizada por Turner (1996) mostró que en la mayoría de los casos la fragmentación en el bosque tropical lleva a una pérdida local de especies. Los fragmentos aislados sufren reducciones en la riqueza de especies tiempo después de la separación del bosque continuo y los fragmentos pequeños frecuentemente tienen menos especies registradas para el mismo esfuerzo de muestreo que los fragmentos mayores. El mismo autor también indicó que la tolerancia a las condiciones de la matriz es una característica asociada con especies que pueden sobrevivir en fragmentos de bosque y no se debe asumir que todas las comunidades del bosque tropical pueden reaccionar de una manera similar a la fragmentación ya que ciertas especies pueden sobrevivir indefinidamente en paisajes fragmentados.

El mayor número de estudios de diversidad biológica en fragmentos de bosque tropical se ha realizado dentro del Proyecto Dinámicas Biológicas de Fragmentos de Bosque cerca de Manaus, Brasil (Bierregaard & Lovejoy, 1992; Turner, 1996). Este es el

estudio experimental sobre fragmentación del hábitat más grande y duradero del mundo. Inicialmente fueron recolectados datos estandarizados de abundancia para árboles, aves, mamíferos, anfibios y varios grupos de invertebrados antes del aislamiento experimental de los fragmentos de bosque. Los estudios integrales de muchos taxones y de numerosos procesos ecológicos y ecosistémicos han brindado ideas distintas a las obtenidas en otros estudios de fragmentación (Laurance *et al.*, 2002). En general, los resultados sugieren que los efectos de borde juegan un papel clave en las dinámicas de los fragmentos, que la matriz tiene una influencia importante sobre la conectividad y el funcionamiento de los remanentes y que muchas de las especies de animales del Amazonas evitan áreas taladas pequeñas. Los efectos de la fragmentación alteran la riqueza y abundancia de las especies, las invasiones de especies, las dinámicas del bosque, la estructura trófica comunitaria y varios procesos ecológicos y del ecosistema (Laurance *et al.*, 2002). Otros trabajos sobre los efectos de la fragmentación en distintas poblaciones y comunidades animales han encontrado diferentes relaciones entre la abundancia de individuos, la riqueza y la diversidad con el tamaño de los sitios estudiados. Entre los estudios que han encontrado efectos negativos de la fragmentación sobre las comunidades están los de Powell & Powell (1987) con abejas polinizadoras; Klein (1989), Ås (1999) y Barbosa & Marquet (2002) con escarabajos; Carvalho & Vasconcelos (1999) y Gascon *et al.* (1999) con hormigas terrestres; Donovan *et al.* (1995) con aves; Soulé, *et al.* (1992) con aves y roedores; Estrada *et al.* (1993; 1994) con vertebrados frugívoros y mamíferos terrestres; Rylands & Keuroghlian (1988) con primates y Pérez-Torres (2004) con murciélagos. En contraste, estudios como los de Malcom (1991) con mamíferos pequeños; Tschardtke (1992) con insectos y aves y Graham & Blake (2001) con aves sugieren que la fragmentación no siempre tiene un impacto negativo sobre la diversidad e incluso puede incrementarla.

En el caso particular de las comunidades de anfibios, Gibbs (1998) y Kolozsvary & Swihart (1999) mencionan que debido a que los atributos de las historias de vida varían ampliamente entre especies, estas pueden ser afectadas diferencialmente por la fragmentación. Las especies con alta vagilidad, amplias tolerancias ambientales, resistencia a la desecación o requerimientos generales para la reproducción pueden ser afectadas menos severamente o pueden incluso ser beneficiadas. Por el contrario, las especies con movilidad limitada, que necesitan grandes extensiones de bosques o tienen requerimientos

específicos para la reproducción probablemente son afectadas más severamente. Algunos trabajos mencionan que la distribución, la abundancia relativa y la riqueza de especies en las comunidades de anfibios de áreas fragmentadas están fuertemente relacionadas al hidropereodo de los estanques, la cobertura del dosel, la densidad y el área forestal de los bosques (Skelly *et al.*, 1999; Knutson *et al.*, 1999; Nuzzo & Mierzwa, 2000). Investigaciones como las de Vallan (2000) con los anfibios de la reserva de Ambohitantely en Madagascar y Pineda & Halffter (2004) con los anuros de Xalapa, México han mostrado efectos negativos de la fragmentación sobre la diversidad de anfibios. Estos resultados contrastan con los hallazgos de Gascon (1993), Tocher *et al.* (1997) y Gascon & Lovejoy (1998) quienes encontraron que en algunos fragmentos de Manaus, Brasil hay un incremento en la riqueza de especies de anuros en comparación con la riqueza antes del aislamiento debido a invasiones de especies asociadas a la matriz.

Respecto a los impactos de la fragmentación del hábitat en las comunidades de reptiles, estudios como los de Henle (1996) en remanentes de Europa central, Luiselli & Capizzi (1997) en fragmentos de Italia, Smith *et al.* (1996) y Mac Nally & Brown (2001) en remanentes de vegetación de Australia, han encontrado que el área, la conectividad, la distancia a la vegetación nativa y la complejidad de la vegetación influyen en la pérdida de riqueza, abundancia y diversidad de algunas especies de lagartijas y serpientes. Sin embargo, Hernández & Gutiérrez (2002) encontraron mayor riqueza de anfibios y reptiles en el bosque fragmentado que en el bosque conservado de Zacatlán, México y no detectaron diferencias en la diversidad de las comunidades.

Es difícil realizar comparaciones directas entre los diferentes trabajos debido a las diferencias en las características de historia de vida dentro y entre grupos de animales, así como entre las áreas de estudio, tipos de vegetación, tamaño de fragmentos y los métodos empleados. No obstante es claro que no existe un patrón definido de los efectos de la fragmentación sobre las comunidades animales.

Con base en lo anterior y para entender algunos efectos de la fragmentación sobre las comunidades de anfibios y reptiles en la región de Los Tuxtlas, en este trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical ubicados en el área norte de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Objetivos particulares

- Describir y comparar la riqueza, abundancia, diversidad y dominancia de especies en las comunidades de anfibios y reptiles de seis fragmentos pequeños de bosque tropical perennifolio ubicados en los alrededores de la reserva de Los Tuxtlas y en dos remanentes extensos de vegetación de esta área.

- Determinar la similitud en la composición herpetofaunística y en la estructura de las comunidades entre los remanentes de selva de distintos tamaños.

- Describir la relación entre la riqueza, abundancia y diversidad de especies y el tamaño de las áreas estudiadas.

- Describir la variación temporal en la riqueza, abundancia, diversidad y dominancia de especies en las comunidades.

- Registrar la fenología de las especies más abundantes en los sitios estudiados.

- Describir las frecuencias de ocupación de microhábitats (terrestre, acuático, arbustivo, arbóreo) de las especies más comunes que habitan los remanentes.

- Describir los cambios en la temperatura y humedad relativa de los microhábitats en relación al tamaño de los sitios estudiados.

- Describir los rangos de temperatura y humedad relativa en los que se encuentran las especies más representativas de las comunidades estudiadas.

HIPÓTESIS

- Se esperan diferencias en la estructura de las comunidades de los sitios debido al tamaño y a las características particulares de los mismos.
- La similitud en la composición y en la estructura de las comunidades será mayor en los sitios de tamaño semejante.
- Se espera una reducción en la riqueza y la diversidad de anfibios y reptiles y un aumento en la dominancia al disminuir el área de los fragmentos.
- Debido a los cambios en las condiciones ambientales a lo largo del año, se esperan variaciones temporales en la riqueza, abundancia, diversidad y dominancia de especies en los sitios estudiados.
- Se espera que la fenología de las especies más abundantes sea similar entre los sitios debido a que estos se encuentran bajo el mismo clima regional.
- Se esperan diferencias en la temperatura y humedad relativa de los sitios debido a los cambios provocados por el tamaño de los mismos.
- Las especies abundantes mostrarán baja especificidad en su uso de microhábitats y amplia distribución en los gradientes de temperatura y humedad relativa.

ÁREA DE ESTUDIO

La Sierra de Los Tuxtlas está ubicada en la llanura costera del Golfo de México dentro del estado de Veracruz (Soto & Gama, 1997). Su área está naturalmente dividida en dos partes, una al noroeste (Volcán San Martín) y una al sureste (Volcán Santa Marta), separadas por una depresión en la cual se encuentra el Lago de Catemaco (Figura 1). Aunque es difícil

HIPÓTESIS

- Se esperan diferencias en la estructura de las comunidades de los sitios debido al tamaño y a las características particulares de los mismos.
- La similitud en la composición y en la estructura de las comunidades será mayor en los sitios de tamaño semejante.
- Se espera una reducción en la riqueza y la diversidad de anfibios y reptiles y un aumento en la dominancia al disminuir el área de los fragmentos.
- Debido a los cambios en las condiciones ambientales a lo largo del año, se esperan variaciones temporales en la riqueza, abundancia, diversidad y dominancia de especies en los sitios estudiados.
- Se espera que la fenología de las especies más abundantes sea similar entre los sitios debido a que estos se encuentran bajo el mismo clima regional.
- Se esperan diferencias en la temperatura y humedad relativa de los sitios debido a los cambios provocados por el tamaño de los mismos.
- Las especies abundantes mostrarán baja especificidad en su uso de microhábitats y amplia distribución en los gradientes de temperatura y humedad relativa.

ÁREA DE ESTUDIO

La Sierra de Los Tuxtlas está ubicada en la llanura costera del Golfo de México dentro del estado de Veracruz (Soto & Gama, 1997). Su área está naturalmente dividida en dos partes, una al noroeste (Volcán San Martín) y una al sureste (Volcán Santa Marta), separadas por una depresión en la cual se encuentra el Lago de Catemaco (Figura 1). Aunque es difícil

determinar con precisión el área original del bosque tropical en la Sierra. ésta fue claramente una de las mayores extensiones de vegetación tropical en México (Dirzo & García, 1992).

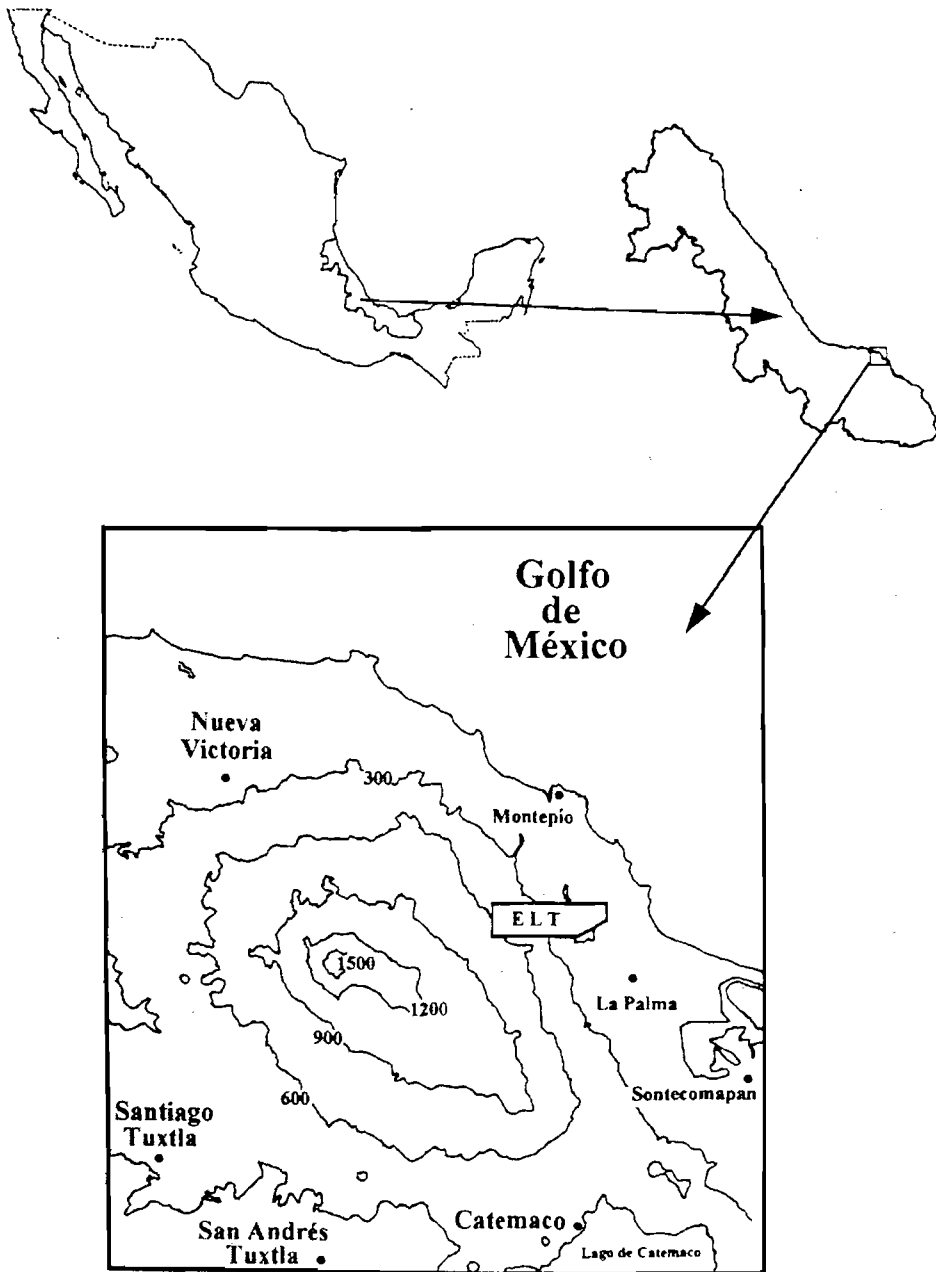


Figura 1. Localización de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México. ELT= Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tomado de Dirzo *et al.* (1997).

El clima de esta región pertenece al grupo cálido A y al subgrupo semicálido A(C). En el municipio de San Andrés Tuxtla, los meses más secos van de enero a mayo y las lluvias más fuertes inician el mes de junio y terminan en noviembre, siendo septiembre el mes con mayor precipitación (706 mm). El mes más cálido del año es mayo con una temperatura media de 30.8 °C y el más frío es enero con 18.3 °C. Cabe mencionar que la región frecuentemente se ve afectada por la presencia de perturbaciones atmosféricas como ciclones tropicales y “nortes” (Soto & Gama, 1997).

En San Andrés Tuxtla se encuentra la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas que es administrada por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación cuenta con una reserva de bosque tropical perennifolio (selva alta perennifolia) que comprende 640 ha divididas en Lotes y esta ubicada entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte. La reserva se localiza en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla y ocupa un terreno inclinado cuya altitud varía de los 150 m en su lado este, hasta aproximadamente 650 m en su lado oeste. En gran parte los alrededores están convertidos en potreros o acahuales, excepto hacia el flanco oeste, el cual está cubierto por selva que se extiende hacia el volcán San Martín (Vogt & Guzmán, 1988; Dirzo *et al.*, 1997).

Dentro y en las inmediaciones de la reserva de Los Tuxtlas se han desarrollado numerosas investigaciones sobre diversos aspectos de la biología tropical, de diferentes grupos taxonómicos, del ambiente físico y del ambiente humano (Ramírez-Bautista, 1977; Dirzo *et al.*, 1997). Su alta riqueza y diversidad de especies animales y vegetales, aunada a su importancia en la generación de conocimientos sobre las dinámicas de los bosques tropicales hacen de esta una región de considerable importancia para el país (Dirzo & García, 1992).

Fragmentación en Los Tuxtlas

La deforestación tropical en México es grave y este fenómeno es por demás evidente en la Sierra de Los Tuxtlas. El continuo de vegetación que ocupaba gran parte del macizo montañoso de la región ha sido convertido en pequeños fragmentos de vegetación en su mayoría circundados por pastizales dedicados a la ganadería (Dirzo, 1991). La presencia de ganado en la Sierra se remonta al siglo XVI, alrededor del año 1525 cuando se introdujo el

primer pie de cría (Guevara *et al.*, 1997). A partir de entonces la expansión de la ganadería ha transformado el paisaje forestal original en un mosaico de campos de cultivo, potreros, remanentes de selva y matorrales. La primera transformación fue efecto de la apertura de campos agrícolas que formó un conjunto donde la selva y los cultivos alternaban con acahuales. La segunda transformación se debió a la conversión de campos agrícolas a potreros con la casi desaparición de los acahuales y una severa fragmentación de la selva (Guevara *et al.*, 1997). Dirzo y García (1992) estimaron que hacia inicios de 1986 se había perdido 84% de la vegetación original, siendo las tasas anuales de deforestación considerablemente mayores a las registradas para otros bosques tropicales de México. La tasa de deforestación de 1967 a 1976 y a 1986 se calculó en cerca de 4% en cada intervalo y de 1% en el período 1986-2000. La disminución de la tasa en el último período se explica porque el terreno remanente está confinado a sectores donde el acceso humano es muy difícil (Castillo-Campos & Laborde, 2004; Dirzo, 2004).

Las tendencias de deforestación se deben principalmente a la actividad ganadera y en menor medida al desarrollo de actividades como el comercio de madera, la producción de azúcar y tabaco (Dirzo & García, 1992). El área remanente de selva en la parte norte de la Sierra está constituida por aproximadamente 1000 fragmentos, la mayoría de los cuales tiene un tamaño de apenas unas cuantas hectáreas (Dirzo, 2004). Estrada & Coates-Estrada (2002) indican que el 20% de la vegetación remanente existe como grupos de fragmentos de bosque en las tierras bajas y 5% es todavía preservada como bosques extensivos principalmente en elevaciones mayores a los 800 metros sobre el nivel del mar.

El paisaje actual incluye conjuntos de árboles que se encuentran inmersos en zonas abiertas (principalmente potreros), dando a la región una fisonomía peculiar y característica. Las agrupaciones vegetales se pueden clasificar de la siguiente manera (Guevara *et al.*, 1997):

- A. Fragmentos de selva. Áreas de bosque original que no han sido taladas y se encuentran rodeadas de potreros o campos agrícolas. Generalmente corresponden a sitios no aptos para las actividades agropecuarias como cimas de cerros, laderas de mucha pendiente y zonas inundables o pedregosas.
- B. Acahuales. Manchones de vegetación secundaria abandonados o en período de descanso en distinto desarrollo sucesional.

- C. Corredores de vegetación ribereña. Hileras o líneas de árboles localizados en las orillas de los ríos o arroyos que son dejadas en pie por los campesinos.
- D. Cercas vivas. Árboles en una sola hilera que se utilizan como postes para sostener el alambre de púas.
- E. Árboles aislados. Árboles del dosel que son dejados en pie y quedan aislados en el interior de los predios.

La herpetofauna de Los Tuxtlas

La región de Los Tuxtlas es una de las más conocidas del neotrópico en lo que respecta a su fauna de anfibios y reptiles. Su estudio comenzó en 1910 cuando Ruthven recolectó 32 taxa, culminando con la descripción de varias especies y el aporte de datos sobre sus hábitats. Posteriormente se realizaron trabajos que reconocieron varias especies endémicas de la zona y se publicaron estudios sobre la ecología, distribución y hábitos de algunas especies de anfibios y reptiles de la región (Vogt *et al.*, 1997).

Actualmente se tienen registrados para la Sierra de Los Tuxtlas tres órdenes, nueve familias, 21 géneros y 43 especies de anfibios y tres órdenes, 24 familias, 75 géneros y 116 especies de reptiles. El número de especies endémicas incluye cuatro de anfibios y 11 de reptiles que representan en conjunto el 9.4 % del total de la región. La mayoría de las especies endémicas habitan en el bosque mesófilo de montaña a elevaciones mayores a los 850 m (Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca, 1997). La notable diversidad de esta herpetofauna probablemente se debe a la ubicación geográfica del área y a su compleja fisiografía, la cual incluye tanto tierras bajas como altas y numerosos hábitats y tipos de vegetación (Sousa, 1968).

En Los Tuxtlas la mayor riqueza de anfibios y reptiles se encuentra en el bosque tropical perennifolio, donde se han registrado 35 especies de anfibios y 102 de reptiles. Este tipo de bosque alberga más del doble de riqueza que los otros tipos de vegetación que le siguen en número de especies, el bosque tropical subcaducifolio y el bosque tropical caducifolio (Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca, 1997).

Se han realizado varios estudios ecológicos sobre especies de anfibios y reptiles de la región enfocados principalmente a aspectos poblacionales y de historia de vida (ej. Vogt & Guzmán, 1988; Campbell *et al.*, 1989; Anderson & Mathis, 1999; Birt *et al.*, 2001). Los

estudios ecológicos realizados con las comunidades de anfibios y reptiles en Los Tuxtlas son pocos. Entre estos están el de López-González *et al.* (1993), quienes analizaron la estructura espacial y temporal de la comunidad de lagartijas en una selva alta perennifolia de la Sierra de Santa Marta; la tesis de Hernández (1996) quien comparó la diversidad herpetológica del interior y el borde de una selva de la región; y los trabajos de Vogt (1997a; 1997b) quien describió la dinámica de las comunidades de anuros de la Laguna el Zacatal y estudio algunas agrupaciones de serpientes en la región. Actualmente se están realizando estudios con diferentes enfoques ecológicos encaminados a describir las comunidades herpetofaunísticas de esta zona.

Descripción de los sitios de estudio

Para realizar este estudio se eligieron seis remanentes de bosque tropical perennifolio inmersos en los extensos terrenos de ranchos y potreros de familias de ganaderos de la Colonia Agrícola Ganadera Adolfo Ruíz Cortines. Esta área está ubicada aproximadamente 6 Km al noroeste de la Estación de Biología Tropical de la UNAM, hacia el norte y noroeste del Lote 72 de la reserva.

En esta zona los desmontes empezaron en 1974 y ciertos manchones de vegetación no fueron talados por estar asociados a algún cuerpo de agua o porque pueden servir como refugio para las vacas (Ricardo y Hermenegildo Palacios com. pers). También fueron elegidas dos zonas mayores de vegetación conservada como áreas de referencia para realizar comparaciones con los fragmentos pequeños, el Lote 67 de la reserva de Los Tuxtlas y la selva adyacente a la Laguna Escondida.

Al elegir los fragmentos se buscó que la vegetación fuera diversa y que se presentaran plantas características de la selva alta perennifolia conservada como la palma de la familia Arecaceae *Astrocaryum mexicanum* (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Para conocer el área, la forma y la distancia entre los remanentes se empleó una ortofoto realizada en base a las fotografías aéreas escala 1:20 000 de la zona de San Andrés Tuxtla y se obtuvo la georeferenciación de los sitios con un geoposicionador satelital. La edad de los fragmentos (número de años desde que los remanentes quedaron aislados) fue proporcionada por los dueños de los terrenos que habitan en la zona (Ricardo Palacios, Jesús Palacios, Francisca Morales y Juan Gámez).

En general la vegetación de todos los fragmentos consiste de bosque primario no perturbado; sin embargo, en todos los sitios el ganado suele entrar ocasionalmente, los bordes muestran cierta perturbación y existen claros en el dosel causados por la tala o la caída natural de árboles. Estos remanentes varían ligeramente en su distancia a las extensas zonas de bosque tropical conservado y están circundados por potreros compuestos de dos tipos de pastos, los pastos nativos, llamados gramas (*Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus*, *Setaria geniculata*, *Panicum* spp. y *Digitaria* spp.) y los pastos cultivados conocidos como estrella africana (*Cynodon plectostachyus*) (Guevara *et al.*, 1997). Los pastos adyacentes a los sitios de estudio varían en tamaño, midiendo de 10 a 60 cm de alto.

En la Figura 2 se presenta la ubicación de los sitios estudiados. Se asignaron números a los remanentes de acuerdo con su tamaño, siendo el Fragmento 1 el más pequeño y el Fragmento 6 el de mayor tamaño. Las dos áreas de bosque tropical más extensas (selvas de Laguna Escondida y la Estación de Biología Tropical) se codificaron como LE y EB respectivamente. Las principales características de los sitios se presentan en el Cuadro 1 y una descripción se presenta a continuación.

Cuadro 1. Características de los 8 sitios estudiados en el paisaje fragmentado de Los Tuxtlas, Veracruz.

Sitio	Localización	Tamaño (ha)	Altitud (msnm)	Pendiente/Terreno	Cuerpos de agua	Años de aislamiento
Fragmento 1	18° 36' 29.50" N, 95° 08' 46.64" O	1	647 a 683	Cierta inclinación y poco accidentado	Ausentes	25-30
Fragmento 2	18° 36' 25.90" N, 95° 08' 37.35" O	2.80	636 a 678	Plano en ciertas partes y poco inclinado en otras	Presentes	25-30
Fragmento 3	18° 36' 6.72" N, 95° 08' 18.76" O	3.30	570 a 586	Plano, poco accidentado	Ausentes	25-30
Fragmento 4	18° 36' 58.19" N, 95° 07' 46.47" O	5	348 a 375	Relativamente plano, algo accidentado en el centro	Ausentes	30
Fragmento 5	18° 35' 48.52" N, 95° 07' 11.15" O	7.20	425 a 486	En su mayor parte muy inclinado	Ausentes	25-30
Fragmento 6	18° 36' 41.63" N, 95° 08' 21.12" O	9.25	480 a 598	Muy inclinado y accidentado	Presentes	30
Laguna Escondida	18° 35' 27.12" N, 95° 05' 17.76" O	>100	141 a 200	En su mayor parte inclinado	Presentes	20-25
Estación de Biología	18° 35' 6.48" N, 95° 04' 30.72" O	>100	119 a 350	Muy variable	Presentes	20-25

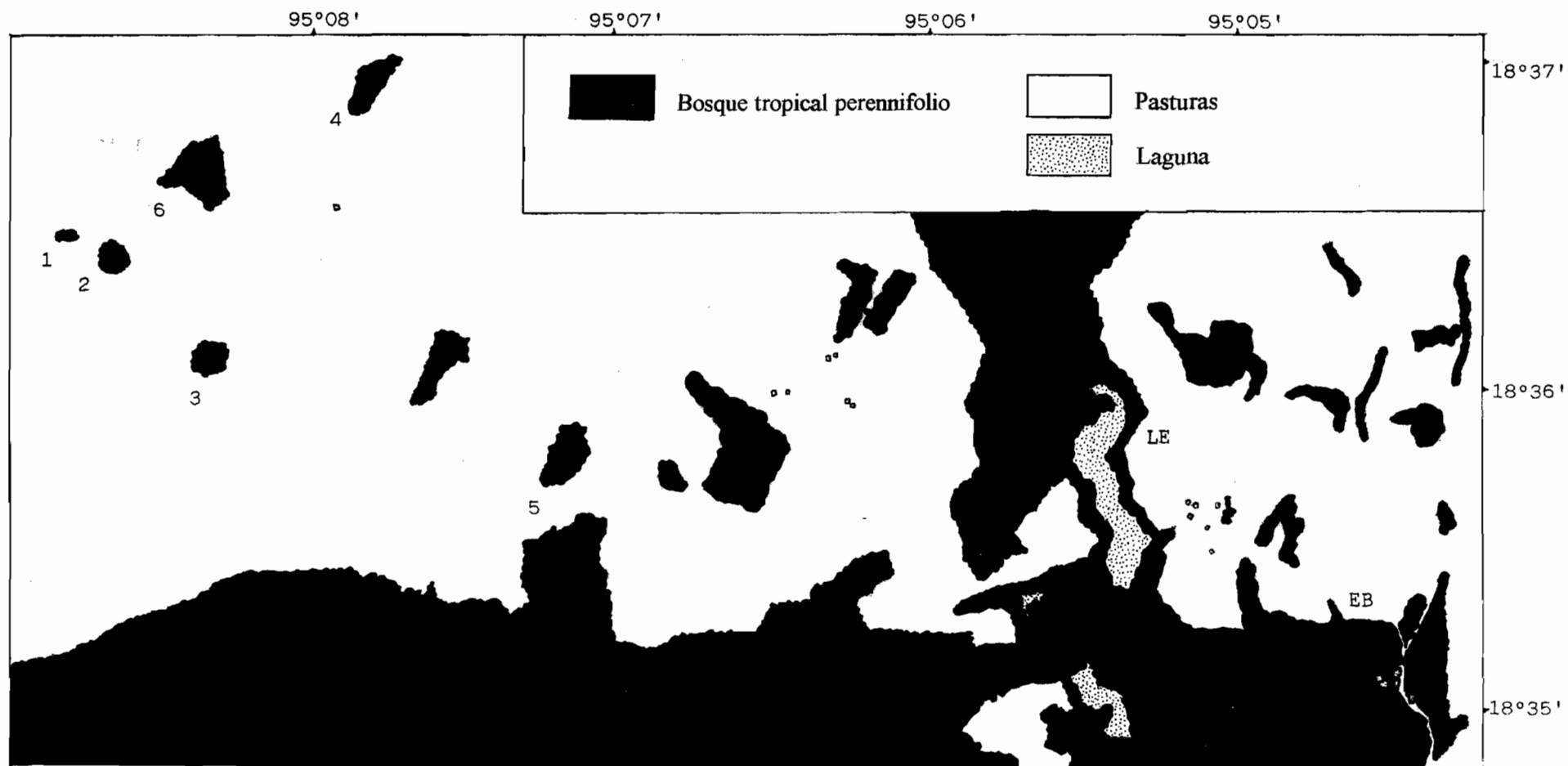


Figura 2. Mapa del área de estudio. 1=Fragmento 1, 2=Fragmento 2, 3=Fragmento 3, 4=Fragmento 4, 5=Fragmento 5, 6=Fragmento 6, LE=Selva Laguna Escondida. EB=Selva Estación de Biología.

Fragmento 1. Este es el sitio más alto y más pequeño de los que se muestrearon (Cuadro 1). Es un manchón de forma alargada que está sobre una pequeña loma en una pendiente más o menos pronunciada. Está muy expuesto debido a su ubicación y tanto el viento como la lluvia pasan fácilmente a través de la escasa vegetación. Hacia uno de los costados se presentan bambúes del género *Bambusa* (Graminae) de entre 2 y 4 m de altura. Éstos bambúes (llamados localmente zongum) son considerados nativos por los pobladores de la región ya que están presentes desde hace muchos años en la zona (Ricardo y Hermenegildo Palacios com. pers.). No fue posible la determinación a nivel de especie debido a la ausencia de floración durante el estudio. Aunque en Los Tuxtlas se ha registrado *B. longifolia* que es nativa y endémica del país, es posible que la especie encontrada haya sido introducida para su uso en la construcción (Ackerman, 1987).

El fragmento tiene muchos árboles delgados y algunos helechos arborescentes. Los pocos árboles altos alcanzan entre 15 y 18 m y bajo estos se encuentra un estrato mediano de \pm 10 m. Se presentan muchas formas arbustivas y pocos representantes de *Astrocaryum mexicanum*. En el estrato herbáceo se encuentran Araceae, Acanthaceae, Urticaceae, Begoniaceae (*Begonia*) y muchos pastos que han entrado desde los potreros. Hay claros muy grandes en el dosel bajo los cuales se encuentran Selaginellaceae (*Selaginella*), Malvaceae (*Hampea*), Piperaceae (*Palicurea*), Rubiaceae y Cecropiaceae (*Cecropia*). En este remanente hay algunas zonas sin hojarasca, varios caminos hechos por el ganado y una cerca que divide al fragmento en dos partes. No se observaron vertebrados de otros grupos dentro de la fauna.

Fragmento 2. El terreno es irregular, plano en ciertas partes e inclinado en otras y hacia uno de los bordes se presenta una pequeña caída natural de agua que forma un riachuelo. En gran parte del fragmento (principalmente en los bordes) hay una cantidad importante de bambúes iguales a los que se presentan en el Fragmento 1. En este remanente los bambúes alcanzan alturas que van de 2.5 a 6 m y dificultan el acceso al interior por su densidad y por la obstrucción de tallos caídos. El bambú se mezcla en algunas zonas con herbáceas de las familias Araceae, Acanthaceae, Urticaceae y Begoniaceae y con árboles como *Hampea* (Malvaceae), *Palicurea* (Piperaceae), *Cecropia* (Cecropiaceae) y *Heliocarpus* (Tiliaceae) que se encuentran muy dispersos y alcanzan alturas considerables (20 m).

Como parte de la fauna de este fragmento se observaron conejos (*Sylvilagus* sp.) y ratas de campo (*Sigmodon hispidus*).

Fragmento 3. La forma de este remanente es más o menos cuadrada, el terreno plano, poco accidentado y no presenta cuerpos de agua. La densidad de árboles no es muy alta. Se aprecian tres estratos de vegetación, uno de árboles altos de entre 20 y 25 m entre los que se encuentran representantes de Cecropiaceae (*Cecropia*), Tiliaceae (*Heliocarpus*) y Malvaceae (*Hampea*). *Heliocarpus* domina el estrato alto aunque hay representantes muy dispersos de *Ficus* (Moraceae) grandes y con contrafuertes amplios. El estrato mediano es de aproximadamente 15 m y está representado por algunas Piperaceae (*Palicourea* y *Peperomia*), Urticaceae (*Urera*) y Rubiaceae. Hay un estrato conformado principalmente por *Astrocaryum mexicanum* de 7 m aproximadamente. Estas palmas se encuentran en densidad muy alta hacia el centro del fragmento. Hay pocas epifitas y lianas y el estrato herbáceo no está muy desarrollado excepto bajo los claros en el dosel en donde se encuentran Urticaceae, Araceae y helechos como *Pteridium* (Dennstaedtiaceae). También en los claros hay más trepadoras (principalmente Dioscoraceae) sobre los árboles grandes. Hacia los bordes los pastos han avanzado desde los potreros y se mezclan con otras herbáceas, y en estas partes es evidente la entrada de ganado. En la mayor parte del fragmento se presenta gran cantidad de hojarasca.

En este remanente habitan tucanes (*Ramphastos sulfuratus*), tlacuaches (*Philander opossum*), armadillos (*Dasyurus novemcinctus*) y monos aulladores (*Alouatta palliata*).

Fragmento 4. En general el terreno es relativamente plano pues no tiene pendientes pronunciadas. En el centro es algo accidentado por la presencia de ciertas zanjas y elevaciones. Hay una gran variedad de especies de árboles dispersos. Entre los más grandes se encuentran *Cecropia* (Cecropiaceae), *Palicourea* (Piperaceae), *Inga* (Mimosaceae), *Mortonioidendron* (Tiliaceae), *Nectandra* (Lauraceae) y *Ficus* (Moraceae), estos últimos de hasta 25 m. La mayor parte de los árboles son de tamaño mediano y forman otro estrato de 8 a 10 m en el que se pueden encontrar arbustos, Piperaceae y *Astrocaryum mexicanum* que se presenta en densidades variables sobre las diferentes zonas. Dentro del estrato herbáceo se observan helechos, Acanthaceae, Araceae y plántulas de palmas como *Reinhardtia*

(Arecaceae), aunque en ciertas áreas no se presentan herbáceas. Entre las trepadoras predominan las Araceae, hay algunas orquídeas epífitas y una cantidad importante de lianas grandes. El dosel no es muy cerrado pues los árboles están dispersos y se presentan algunos claros que permiten una mayor entrada de luz.

La tierra está muy suelta en algunas partes donde es evidente la formación de caminos y el pisoteo del ganado. La presencia de tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) es común en este sitio. También se observaron lechuzas (*Tyto alba*) y tlacuaches (*Philander opossum*).

Fragmento 5. Este fragmento se encuentra sobre un cerro pequeño con una pendiente pronunciada. Casi todo el terreno es irregular e inclinado excepto la parte más alta donde es muy plano. Hay muchos árboles jóvenes de *Eugenia* (Myrtaceae) formando un estrato y hay una alta densidad de árboles chaparros y delgados. Algunos árboles grandes como *Ficus* (Moraceae), *Bursera* (Burseraceae), *Cecropia* (Cecropiaceae) y *Heliocarpus* (Tiliaceae) alcanzan 20 m y forman el estrato alto. Como herbáceas se encuentran Araceae, helechos, Urticaceae, plántulas de árboles como Myrtaceae, Arecaceae (*Chamaedorea*, *Astrocaryum mexicanum*) y *Enserhartia*, y como trepadoras Araceae (*Anthurium* y *Monstera*) y pocas lianas. Se presenta una buena cantidad de hojarasca en la mayor parte del sitio la cual frecuentemente está seca por la exposición al viento y al sol de las laderas. Hacia los bordes existen veredas hechas por el paso del ganado y cierta perturbación.

Como parte de la fauna de este fragmento se observaron armadillos (*Dasyopus nevmcinctus*) y ardillas (*Sciurus* sp.).

Fragmento 6. La forma general del remanente es muy irregular, el terreno es inclinado y accidentado y hay pendientes pronunciadas. Hacia uno de los extremos se encuentra una pequeña cascada y varios riachuelos. En esta cañada el sustrato es predominantemente pedregoso y en sus alrededores se observan helechos arborescentes, *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) y un estrato de árboles altos. En la mayor parte de este fragmento la vegetación es densa y hay una alta variedad de especies de árboles de las familias Lauraceae (*Licaria* y *Beilschmiedia*), Rubiaceae (*Psychotria*), Tiliaceae (*Heliocarpus*), Malvaceae (*Hampea*), Musaceae (*Platanus*), Piperaceae (*Palicourea*) y Cecropiaceae

(*Cecropia*). Otros elementos representativos son *Brosimum* (Moraceae), *Rondeletia* (Rubiaceae), *Chamaedorea* (Arecaceae) y helechos arborescentes. Estos árboles son en su mayoría delgados y forman un estrato alto que alcanza los 30 m. Bajo éste hay un estrato mediano dominado por *Astrocaryum mexicanum* que forma manchones y se mezcla con árboles delgados como *Licaria* (Lauraceae). La abundancia de lianas y bejucos varía dentro del fragmento y en los sitios donde hay claros en el dosel predominan los árboles delgados y las herbáceas como *Begonia* (Begoniaceae), plántulas de *Inga* (Mimosaceae) y de otras especies.

Aunque los bordes están perturbados (hay plantas y árboles tirados, caminos hechos por el paso del ganado y un área muy pequeña donde se sembraron plátanos), en este remanente hay más árboles grandes que en el resto de los fragmentos pequeños, hay mayor cantidad de hojarasca y materia orgánica así como una mayor complejidad y heterogeneidad. Se observaron tucanes (*Ramphastos sulfuratus*), ratones (Muridae) y un grupo grande de monos aulladores (*Alouatta palliata*).

Área de referencia Laguna Escondida. Este sitio es una franja de bosque tropical perennifolio que se ubica a uno de los costados de la Laguna Escondida, está conectada con una gran extensión de bosque conocida como selva de los Hubers (que abarca más de 100 ha) y parcialmente conectada a la reserva de Los Tuxtlas por medio de grandes corredores de vegetación (Figura 2). Laguna Escondida es la más grande de las lagunas de la zona con 1500 m de largo, 300 m de ancho y más de 40 m de profundidad (Vogt & Guzmán, 1988). Dentro del área muestreada el terreno es muy inclinado y complejo y se presentan un río grande y una cañada. En el estrato herbáceo se encuentran Begoniaceae (*Begonia*) y Araceae que en los borde se mezclan con pastos, con *Selaginella* (Selaginellaceae) y con *Pteridium* (Dennstaedtiaceae). Hay un buen número de árboles delgados formando un estrato de aproximadamente 15 m, en el que se observan *Psychotria* (Rubiaceae), *Chamaedorea* (Arecaceae), *Acacia* (Mimosaceae), *Bursera* (Burseraceae), *Heliocarpus* (Tiliaceae), *Peperomia* (Piperaceae) y *Hampea* (Malvaceae). Sobresalen algunos *Ficus* (Moraceae) que alcanzan alturas de hasta 30 m sobre los que se presentan algunas epifitas y pocas lianas. En ciertas zonas se presentan *Eugenia* (Myrtaceae) y Musaceas, así como muchos árboles de cítricos (Rutaceae). Se distingue también un estrato de arbustos que se

mezclan con una buena cantidad de árboles jóvenes de menos de 5 cm de diámetro. En otras áreas se presentan las palmas *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) y *Enserhartia*, y hacia las orillas del río se encuentran helechos arborescentes, *Cecropia* (Cecropiaceae) y *Brosimum* (Moraceae). Las partes del río adyacentes a los potreros están muy perturbadas presentándose varias cercas de alambre. En esta selva la hojarasca es abundante y dentro de la fauna se observaron tlacuaches (*Philander opossum* y *Didelphis marsupialis*).

Área de referencia Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Esta área se encuentra adyacente a la Estación de Biología. Es una zona extensa de vegetación de más de 100 ha que forma parte del Lote número 67 de la reserva y se continua hasta la cumbre del volcán San Martín. El área muestreada circunda el Cerro del Vigía e incluye las veredas conocidas como Vigía 1, 2, 3, 4, 5, Circuito, Camino Viejo y Lyell. Presenta un terreno que va de plano a muy inclinado y en el interior existen varios arroyos, ríos y algunas caídas de agua. Este sitio es el mejor conservado de los estudiados y presenta mayor diversidad de plantas y mayor cantidad de árboles grandes con contrafuertes amplios. Entre los árboles de mayor tamaño se encuentran *Ficus* (Moraceae), *Nectandra* (Lauraceae), *Poulsenia* (Moraceae) y *Dialium* (Caesalpiniaceae) que alcanzan tallas de más de 25 m, siendo *Nectandra* la forma que domina el estrato alto de varias zonas. También se presentan *Inga* (Mimosaceae), *Heliocarpus* (Tiliaceae), *Hampea* (Malvaceae) y *Croton* (Euphorbiaceae) formando un estrato más bajo, y en los claros se encuentran árboles delgados como *Peperomia* (Piperaceae) y *Cecropia* (Cecropiaceae). Bajo estos estratos hay un estrato mediano (de 5 a 8 m) compuesto únicamente de las palmas *Astrocaryum mexicanum*, en algunas partes mezcladas con *Chamaedora tepejilote* y *Bactris trocophylla* (Arecaceae). Otro estrato está formado por árboles pequeños de 1 a 3 m de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), Acanthaceae y *Psychotria* spp. (Rubiaceae). En las zonas de cañadas se presentan *Hampea* (Malvaceae), *Heliocarpus* (Tiliaceae), *Brosimum alicastrum*, *Licaria* (Lauraceae), Acacia (Mimosaceae) y Musaceae. Se observan numerosas lianas y bejucos de diversos tamaños y entre las epifitas hay representantes de Araceae y Bromeliaceae. El estrato herbáceo está representado por Acanthaceae, Araceae, Begoniaceae, pteridofitas y plántulas de árboles.

En la mayor parte de esta área hay una buena cantidad de hojarasca, gran cantidad de materia orgánica y poca perturbación. Las especies animales observadas fueron tucanes

(*Ramphastos sulfuratus*), agutis (*Dasyprocta mexicana*), cabeza de viejo (*Eira barbara*) y monos aulladores (*Alouatta palliata*).

MATERIAL Y METODOS

Trabajo de campo

Los muestreos se llevaron a cabo durante un año en seis salidas al campo realizadas cada dos meses, de abril del 2003 a marzo del 2004 preferentemente los días de luna nueva. En todas las salidas se visitó cada una de las áreas durante un día, con dos personas realizando recorridos de diez horas, cinco horas por la mañana-tarde (10:00-15:00 hrs.) y cinco por la tarde-noche (18:00-23:00 hrs.). Los muestreos se realizaron de manera intensiva mediante búsquedas activas y recolecta directa en todos los microhábitats disponibles para los organismos ubicados desde el nivel del suelo hasta una altura de 2 m (bajo y en rocas, sobre ramas, en troncos de árboles, arbustos, madera en descomposición, hojarasca, suelo, plántulas, hierbas, orillas de cuerpos de agua, etc.). Reagan (1992) menciona que en algunos muestreos lagartijas y otros animales puedan ser vistos ocasionalmente en el dosel, pero ya que éste no fue muestreado sistemáticamente, la fauna de los estratos altos no fue considerada. La distancia y el área recorrida en cada remanente fue variable debido a las diferencias en el tamaño y la complejidad del terreno entre los ocho sitios. Los remanentes más pequeños (Fragmentos 1-5) fueron abarcados en su totalidad cada muestreo; sin embargo, para el Fragmento 6 y las dos áreas de referencia esto no fue posible.

Los individuos se contaron al realizar la captura de manera directa y no solo por el encuentro visual. Para recolectar serpientes se utilizó un gancho herpetológico de aluminio que se colocó sobre el cuerpo de los individuos impidiendo así que se desplazaran. En el caso de anuros, salamandras, lagartijas y tortugas se recolectaron directamente con la mano. Los renacuajos no fueron considerados en los conteos de este estudio.

Para cada animal se anotó la especie a la que pertenecía, hora del avistamiento/captura, microhábitat en que se encontró, longitud hocico cloaca (LHC) y actividad que realizaba. Para llevar a cabo la identificación de los individuos de las distintas especies, se empleó un archivo de fotografías y las claves taxonómicas contenidas en

(*Ramphastos sulfuratus*), agutis (*Dasyprocta mexicana*), cabeza de viejo (*Eira barbara*) y monos aulladores (*Alouatta palliata*).

MATERIAL Y METODOS

Trabajo de campo

Los muestreos se llevaron a cabo durante un año en seis salidas al campo realizadas cada dos meses, de abril del 2003 a marzo del 2004 preferentemente los días de luna nueva. En todas las salidas se visitó cada una de las áreas durante un día, con dos personas realizando recorridos de diez horas, cinco horas por la mañana-tarde (10:00-15:00 hrs.) y cinco por la tarde-noche (18:00-23:00 hrs.). Los muestreos se realizaron de manera intensiva mediante búsquedas activas y recolecta directa en todos los microhábitats disponibles para los organismos ubicados desde el nivel del suelo hasta una altura de 2 m (bajo y en rocas, sobre ramas, en troncos de árboles, arbustos, madera en descomposición, hojarasca, suelo, plántulas, hierbas, orillas de cuerpos de agua, etc.). Reagan (1992) menciona que en algunos muestreos lagartijas y otros animales puedan ser vistos ocasionalmente en el dosel, pero ya que éste no fue muestreado sistemáticamente, la fauna de los estratos altos no fue considerada. La distancia y el área recorrida en cada remanente fue variable debido a las diferencias en el tamaño y la complejidad del terreno entre los ocho sitios. Los remanentes más pequeños (Fragmentos 1-5) fueron abarcados en su totalidad cada muestreo; sin embargo, para el Fragmento 6 y las dos áreas de referencia esto no fue posible.

Los individuos se contaron al realizar la captura de manera directa y no solo por el encuentro visual. Para recolectar serpientes se utilizó un gancho herpetológico de aluminio que se colocó sobre el cuerpo de los individuos impidiendo así que se desplazaran. En el caso de anuros, salamandras, lagartijas y tortugas se recolectaron directamente con la mano. Los renacuajos no fueron considerados en los conteos de este estudio.

Para cada animal se anotó la especie a la que pertenecía, hora del avistamiento/captura, microhábitat en que se encontró, longitud hocico cloaca (LHC) y actividad que realizaba. Para llevar a cabo la identificación de los individuos de las distintas especies, se empleó un archivo de fotografías y las claves taxonómicas contenidas en

Flores-Villela *et al.* (1987), Pérez (1991) y Lee (1996). En el caso de organismos que no pudieron ser identificados hasta especie en el campo, se recolectaron para su identificación posterior preservándolos con formol al 10% para ser depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles.

Se registraron tres variables del microhábitat y del ambiente (temperatura, humedad relativa y presencia de precipitación) al momento de la recolecta. La temperatura y la humedad relativa de los microhábitats se tomaron mediante un termohigrómetro y la LHC de cada individuo se midió con una regla de plástico o una cinta métrica. Los individuos fueron asignados a grupos o clases de sexo-estado de desarrollo (hembra adulta, macho adulto, juvenil) por la presencia de caracteres externos como sacos vocales en machos de anuros, abanicos gulares en lagartijas (*Anolis*) y hemipenes bien desarrollados en serpientes, o basados en características mencionadas en la literatura (Lynch, 1964; Vogt & Guzmán, 1988; Campbell & Lamar, 1989; Castillo-Cerón & López-González, 1990; Lee, 1996; Benabib, 1997; Villareal, 1997; Villareal & Heras, 1997; Vogt 1997c; 1997d; Anderson & Mathis, 1999; Birt *et al.*, 2001; Duellman, 2001).

Los individuos recolectados se procesaron al momento de su captura y se marcaron para registrar recapturas y con ello estimar tamaños poblacionales y residencia de los organismos en cada remanente. El marcaje de los anuros y las lagartijas se hizo por corte de un dedo diferente de la extremidad anterior derecha según el número del muestreo en que se encontraron. Las salamandras se marcaron por el corte del final posterior de la cola y a las culebras se les removieron algunas escamas de la parte posterior de la cabeza. Los animales se liberaron en su sitio de captura.

Los datos de cada individuo se registraron en hojas de campo para posteriormente ser incorporados en bases de datos que se utilizaron en los análisis.

Análisis de datos

Las comunidades fueron descritas y comparadas mediante los siguientes atributos y análisis:

a) Riqueza. Número total de especies observadas en la comunidad o unidad de muestreo definida (Krebs, 1989; Magurran, 2004).

Estimadores de riqueza. Para estimar el número total de especies presentes en cada sitio y evaluar la representatividad de la riqueza observada se emplearon dos estimadores no paramétricos de riqueza considerando que no asumen una distribución normal de los datos y no los ajustan a un modelo determinado. Se eligieron los estimadores Chao 2 y Jackknife 2. El primero es apropiado para estimar la riqueza total con números pequeños de muestras (Colwell & Coddington, 1994) y ambos han probado alta precisión y bajo sesgo con comunidades reales y simuladas (Palmer, 1991; Baltanás, 1992; Colwell & Coddington, 1994; Walther & Morand, 1998; Walther & Martin, 2001; Magurran, 2004). Estos estimadores consideran datos de incidencia (presencia-ausencia) y se obtuvieron con el programa EstimateS 7.00 (Colwell, 2004) aleatorizando 1000 veces el orden de entrada de las especies y empleando las siguientes fórmulas:

$$\text{Chao}_2 = S_{\text{obs}} + (Q_1^2 / 2Q_2)$$

$$\text{Jack}_2 = S_{\text{obs}} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{(m-1)} \right]$$

donde:

S_{obs} = Número de especies observadas en una muestra

Q_1 = Número de especies que ocurren en una sola muestra

Q_2 = Número de especies que ocurren en dos muestras

m = Número de muestras

Rarefacción. Para comparar la riqueza de las comunidades entre los sitios estudiados se obtuvieron las curvas de rarefacción de especies basadas en muestras y rescaladas a individuos mediante la función Mao Tau del programa EstimateS 7.00 (Colwell, 2004). Para detectar diferencias significativas en la riqueza se compararon gráficamente los intervalos de confianza del 95% entre los sitios considerando el mismo número de individuos en cada par comparado (Gotelli & Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2004).

Similitud cualitativa. Para evaluar el parecido en la composición de especies entre los remanentes de vegetación estudiados se empleó el índice de similitud de Jaccard. Este índice tiene valores de cero cuando los sitios son disimilares y no tienen especies en común.

a 1, en caso de completa similitud (cuando las dos series de especies son idénticas) (Moreno, 2001; Magurran, 2004). La fórmula del índice es:

$$I_J = c / (a+b-c)$$

donde:

a = Número de especies presentes en el sitio A

b = Número de especies presentes en el sitio B

c = Número de especies presentes en ambos sitios

A partir de las matrices de similitud obtenidas se realizó la representación gráfica con dendogramas elaborados mediante la técnica de ligamiento promedio con la Media Aritmética No Ponderada (UPGMA) (Crisci & López, 1983) en el programa BioDiversity Professional 2 (McAleece, 1997).

Complementariedad. La complementariedad -diferencia o disimilitud- en la composición de especies entre sitios (diversidad beta o recambio de especies) se midió con la proporción de todas las especies en dos sitios que se encuentran en solo uno u otro de estos (Colwell & Coddington, 1994). La complementariedad de dos listas es:

$$C = U_{jk} / S_{jk}$$

donde:

S_j = Riqueza local de especies del sitio 1

S_k = Riqueza local de especies del sitio 2

V_{jk} = Número de especies en común entre los dos sitios

$S_{jk} = S_j + S_k - V_{jk}$ = Riqueza total de ambos sitios combinados

$U_{jk} = S_j + S_k - 2V_{jk}$ = Número de especies único de cualquier lista

La complementariedad varía de cero, cuando las listas de especies para los dos sitios son idénticas, a 1, cuando las listas son totalmente diferentes (Colwell & Coddington, 1994).

b) Abundancia. Número de individuos presentes en la comunidad.

Para cuantificar la abundancia de cada especie se hizo un recuento de los individuos observados por sitio durante cada muestreo y posteriormente se obtuvieron los totales.

Similitud cuantitativa. La similitud de las comunidades en cuanto a las abundancias relativas de sus especies fue evaluada mediante el índice de Morisita-Horn. Este índice alcanza un valor máximo de 1 cuando la distribución de las abundancias es idéntica entre dos sitios y fue calculado con el programa EstimateS 7.0 (Colwell, 2004) usando la fórmula descrita en Moreno (2001) y Magurran (2004):

$$2\sum (a_n \times b_n) / (da + db) (aN \times bN)$$

donde:

a_n = Número de individuos de la i -ésima especie en el sitio A

b_n = Número de individuos de la j -ésima especie en el sitio B

$$da = \sum a_n^2 / aN^2$$

$$Db = \sum b_n^2 / bN^2$$

A partir de las matrices de similitud obtenidas se realizó la representación gráfica con dendogramas elaborados mediante la técnica de ligamiento promedio usando la Media Aritmética No Ponderada (UPGMA) (Crisci & López, 1983) en el programa NTSYSpc-2.02c.

c) Diversidad. La diversidad consiste de dos componentes, la riqueza de especies y la abundancia relativa de las especies. Se empleó el índice de diversidad de Shannon ($\log_e = 2.718$) que es calculado con la proporciones de cada especie en la muestra total de individuos (Magurran, 2004) de acuerdo con la fórmula:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \text{ ó } H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_e p_i$$

donde:

p_i = Proporción de individuos encontrados de la i th especie = abundancia de la sp_i / número total de individuos

S = Número de especies

El valor del índice va de cero (cuando hay una sola especie) al logaritmo de S en las comunidades que alcanzan la máxima diversidad (donde todas las especies están representadas por el mismo número de individuos) (Lande, 1996; Magurran, 2004).

d) Dominancia. Como medida de dominancia se empleo el índice de Berger-Parker que expresa la importancia proporcional de la especie más abundante (Magurran, 2004), según:

$$d = N_{\max} / N$$

donde:

N_{\max} = Número de individuos de la especie más abundante

N = Número total de individuos

Dentro de cada sitio se detectó si alguna(as) especie(s) alcanzaron mayor abundancia en la comunidad respecto a las otras. Estas especies se consideraron dominantes y las especies menos abundantes se consideraron raras.

Comparaciones estadísticas. Las diferencias entre la riqueza, abundancia y diversidad Shannon (\log_e) de las comunidades de anfibios y reptiles en los sitios estudiados se visualizaron con la representación en gráficas de cajas de la media y los errores estándar de los datos obtenidos en cada remanente.

Para comparar los valores obtenidos de las comunidades y detectar diferencias estadísticamente significativas entre los sitios se aplicaron las pruebas de normalidad de Shapiro Wilk y de homogeneidad de varianzas de Bartlett descritas en Zar (1996). En caso de que se cumplieran los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos se usó un ANOVA paramétrico, junto con la prueba posterior de comparaciones múltiples de Tukey en el programa STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 2001). En caso de no cumplirse estos supuestos se aplicó un ANOVA no paramétrico de Kruskal Wallis (Zar, 1996) y la prueba posterior no paramétrica de comparaciones múltiples de Dunn, en el programa Sigma Stat 3.0 (Jandel Corp., 1992).

Se aplicaron análisis de regresión lineal para observar cómo varían la riqueza, la abundancia y la diversidad en relación al tamaño de las áreas, considerando el tamaño de éstas como variable independiente (Brower & Zar, 1977). Para llevar a cabo las regresiones

se realizó la transformación del número de hectáreas de los sitios mediante \log_{10} debido a la gran diferencia de tamaño entre las áreas de referencia y los fragmentos pequeños.

También se aplicó un análisis de varianza no paramétrico por rangos de Friedman (Siegel & Castellan, 1988; Zar, 1996) en STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 2001), para probar diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad a lo largo de los muestreos realizados.

Estados de desarrollo, microhábitats, temperatura y humedad relativa. Se realizó la representación gráfica de la variación temporal en la abundancia de los estados de desarrollo (juvenil, adulto) para las especies más abundantes de las comunidades. Estas se definieron por la presencia de más de 50 individuos cuantificados en este estudio.

Para simplificar el manejo de los datos de microhábitat se definieron 15 categorías que se refieren principalmente a sustratos naturales. Se graficaron las frecuencias de uso de microhábitat de los anfibios y reptiles encontrados y se compararon mediante un análisis de varianza no paramétrico por rangos de Friedman (Siegel & Castellan, 1988; Zar, 1996).

Los datos de las dos variables ambientales registradas (temperatura y humedad relativa) obtenidos de los microhábitats usados por los anfibios y reptiles se graficaron para visualizar diferencias entre los ocho sitios de estudio. Para las especies más abundantes de las comunidades se construyeron gráficas de la abundancia de individuos en relación a estas dos variables, estableciendo los valores máximos y mínimos y graficando los datos tomados de los microhábitats.

RESULTADOS

Riqueza y composición

Considerando los ocho sitios de estudio se encontraron en total 1585 organismos pertenecientes a 38 especies, 12 de anfibios y 26 de reptiles. Los reptiles fueron el grupo taxonómico mejor representado en cuanto a especies, géneros y familias (Cuadro 2). Las especies encontradas en cada uno de los sitios se presentan en los Cuadros 3 y 4.

se realizó la transformación del número de hectáreas de los sitios mediante \log_{10} debido a la gran diferencia de tamaño entre las áreas de referencia y los fragmentos pequeños.

También se aplicó un análisis de varianza no paramétrico por rangos de Friedman (Siegel & Castellan, 1988; Zar, 1996) en STATISTICA 6.0 (Stat Soft, 2001), para probar diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad a lo largo de los muestreos realizados.

Estados de desarrollo, microhábitats, temperatura y humedad relativa. Se realizó la representación gráfica de la variación temporal en la abundancia de los estados de desarrollo (juvenil, adulto) para las especies más abundantes de las comunidades. Estas se definieron por la presencia de más de 50 individuos cuantificados en este estudio.

Para simplificar el manejo de los datos de microhábitat se definieron 15 categorías que se refieren principalmente a sustratos naturales. Se graficaron las frecuencias de uso de microhábitat de los anfibios y reptiles encontrados y se compararon mediante un análisis de varianza no paramétrico por rangos de Friedman (Siegel & Castellan, 1988; Zar, 1996).

Los datos de las dos variables ambientales registradas (temperatura y humedad relativa) obtenidos de los microhábitats usados por los anfibios y reptiles se graficaron para visualizar diferencias entre los ocho sitios de estudio. Para las especies más abundantes de las comunidades se construyeron gráficas de la abundancia de individuos en relación a estas dos variables, estableciendo los valores máximos y mínimos y graficando los datos tomados de los microhábitats.

RESULTADOS

Riqueza y composición

Considerando los ocho sitios de estudio se encontraron en total 1585 organismos pertenecientes a 38 especies, 12 de anfibios y 26 de reptiles. Los reptiles fueron el grupo taxonómico mejor representado en cuanto a especies, géneros y familias (Cuadro 2). Las especies encontradas en cada uno de los sitios se presentan en los Cuadros 3 y 4.

Cuadro 2. Grupos de anfibios y reptiles registrados en los ocho sitios estudiados.

Grupo	Familias	Géneros	Especies	% del total
AMPHIBIA				
Anura	4	5	10	26.31
Caudata	1	1	2	5.26
REPTILIA				
“Lacertilia”	6	9	12	31.57
Serpentes	4	12	13	34.21
Testudines	1	1	1	2.63
Total	16	28	38	100

La riqueza de especies de anfibios y reptiles de los ocho sitios de estudio promedió 13.87, siendo 18 el mayor número de especies encontrado en un solo sitio. El Fragmento 6 y las áreas de referencia LE y EB tuvieron este número de especies al final de los muestreos, mientras que el Fragmento 1, que corresponde al remanente más pequeño, fue el más pobre con sólo 7 especies registradas. En todos los sitios se encontraron más especies de reptiles que de anfibios excepto en el Fragmento 2 que presentó 6 especies de anfibios y 6 de reptiles. La riqueza de anfibios varió de sólo 2 especies en el Fragmento 1 a un número máximo de 7 especies en el área de referencia LE. El Fragmento 1 fue también el más pobre en reptiles con 5 especies, mientras que el Fragmento 6 y el área de referencia EB tuvieron 12 especies cada uno (Cuadros 3 y 4).

Cuatro especies estuvieron presentes en los ocho sitios: la rana *Eleutherodactylus rhodopis*, la salamandra *Bolitoglossa rufescens*, la lagartija *Anolis uniformis* y la culebra *Imantodes cenchoa*. Diecisiete especies fueron encontradas exclusivamente en uno de los sitios: *Hyla dendroscarta*, *H. microcephala*, *Rana berlandieri*, *Bolitoglossa mexicana*, *Basiliscus vittatus*, *Sceloporus variabilis*, *Eumeces sumichrasti*, *Boa constrictor*, *Coniophanes imperialis*, *Dendrophidion vinitor*, *Drymarchon corais*, *Ficimia publia*, *Lampropeltis triangulum*, *Pseustes poecilonotus*, *Sibon sartori*, *Micrurus limbatus* y *Kinosternon leucostomum*, y el Fragmento 6 fue el único en el que estuvieron representados los Testudines con la tortuga *K. leucostomum*.

Cuadro 3. Especies de anfibios registradas para cada sitio.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
ANURA								
Bufonidae								
<i>Bufo cavifrons</i>		X	X	X		X		
<i>Bufo valliceps</i>						X	X	X
Hylidae								
<i>Hyla dendroscarta</i>		X						
<i>Hyla microcephala</i>							X	
<i>Smilisca baudini</i>		X	X	X	X		X	X
<i>Smilisca cyanosticta</i>		X	X	X		X		
Leptodactylidae								
<i>Eleutherodactylus alfredi</i>						X		X
<i>Eleutherodactylus berkenbuschi</i>							X	X
<i>Eleutherodactylus rhodopis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
Ranidae								
<i>Rana berlandieri</i>							X	
CAUDATA								
Plethodontidae								
<i>Bolitoglossa mexicana</i>				X				
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
Riqueza total	2	6	5	6	3	6	7	6

Cuadro 4. Especies de reptiles registradas para cada sitio.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
LACERTILIA								
Corytophanidae								
<i>Basiliscus vittatus</i>							X	
<i>Corytophanes hernandezi</i>		X		X	X		X	X
Phrynosomatidae								
<i>Sceloporus variabilis</i>			X					
Polychrotidae								
<i>Anolis barkeri</i>							X	X
<i>Anolis rodriguezi</i>	X	X	X	X		X		
<i>Anolis uniformis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
Scincidae								
<i>Eumeces sumichrasti</i>							X	
<i>Scincella gemmingeri</i>		X	X	X	X	X		
<i>Sphenomorphus cherriei</i>							X	X
Teiidae								
<i>Ameiva undulata</i>	X	X		X			X	X
Xantusidae								
<i>Lepidophyma pajapanense</i>			X			X		X
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	X		X	X	X	X		X
SERPENTES								
Boidae								
<i>Boa constrictor</i>			X					
Colubridae								
<i>Coniophanes fissidens</i>					X			X
<i>Coniophanes imperialis</i>								X
<i>Dendrophidion vinitor</i>								X
<i>Drymarchon corais</i>			X					
<i>Ficimia publia</i>						X		
<i>Imantodes cenchoa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lampropeltis triangulum</i>						X		
<i>Pseustes poecilonotus</i>							X	
<i>Rhadinaea decorata</i>						X	X	
<i>Sibon sartori</i>						X		
Elapidae								
<i>Micrurus limbatus</i>					X			
Viperidae								
<i>Bothrops asper</i>					X	X	X	X
TESTUDINES								
Kinosternidae								
<i>Kinosternon leucostomum</i>						X		
Riqueza total	5	6	9	7	8	12	11	12

Estimadores no paramétricos de riqueza

En los cinco fragmentos más pequeños, la riqueza de anfibios y reptiles esperada por los dos estimadores no paramétricos (Chao 2 y Jackknife 2) difirió en cierto grado de las riquezas observadas. Por otra parte, los estimadores sugieren que la lista de especies para los sitios de mayor extensión (Fragmento 6, LE y EB) se incrementaría considerablemente con un mayor número de muestreos, especialmente en el Fragmento 6, donde la representatividad de la riqueza fue baja (Cuadro 5). Las estimaciones del número de especies de anfibios fueron similares a lo encontrado, siendo el número de especies estimadas por Chao 2 igual al número de especies observadas en los Fragmentos 1, 2, 3, 4, 5 y el área EB. No obstante para el Fragmento 6 ambos estimadores predicen un mayor número de especies (Cuadro 6). En el caso de los reptiles los estimadores indicaron que el número total de especies presente es más alto que lo observado. Esto ocurre incluso para el Fragmento 1 y es particularmente notorio en los tres sitios de mayor tamaño donde se presentaron más especies raras de reptiles (Cuadro 7).

Cuadro 5. Riqueza de anfibios y reptiles estimada por Chao 2 y Jackknife 2 para los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Riqueza observada	7	12	14	13	11	18	18	18
Riqueza estimada (Chao 2)	10.5	15.61	17.94	13.84	16.63	46.8	25.25	23.76
Riqueza estimada (Jackknife 2)	12.47	18.43	21.4	15.9	17.97	33.9	28.4	27.87

Cuadro 6. Riqueza total de anfibios estimada por Chao 2 y Jackknife 2 para los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Riqueza observada	2	6	5	6	3	6	7	6
Riqueza estimada (Chao 2)	2	6.44	5.13	6.06	3.5	10.5	7.75	6.06
Riqueza estimada (Jackknife 2)	1.47	7.93	5.97	6.43	4.5	10.5	9.47	6.43

Cuadro 7. Riqueza total de reptiles estimada por Chao 2 y Jackknife 2 para los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Riqueza observada	5	6	9	7	8	12	11	12
Riqueza estimada (Chao 2)	13	10.5	12.61	7.75	11.5	27	16.33	19.39
Riqueza estimada (Jackknife 2)	11	10.5	15.43	9.47	13.47	23.47	18.93	21.43

Rarefacción

La rarefacción Mao Tau mostró que con la misma cantidad de individuos, los intervalos de confianza del 95% para el número de especies de anfibios y reptiles son significativamente menores en el Fragmento 1 que en las áreas LE y EB. Los intervalos de confianza del Fragmento 4 tienden a diferenciarse de los calculados para LE (Figura 3) pero se sobrelapan ligeramente. En el caso de los anfibios, la riqueza del Fragmento 1 fue menor y los intervalos de confianza fueron muy pequeños, difiriendo significativamente de los hallados en los Fragmentos 2, 3, 4 y las áreas LE y EB. La riqueza del Fragmento 5 fue claramente menor a la de los remanentes 2 y 4 y del área LE (Figura 4). Para los reptiles solo se observaron diferencias significativas entre los intervalos de confianza de la riqueza del Fragmento 1 y el área LE ya que los intervalos del resto de los sitios se sobrelaparon (Figura 5). Cabe mencionar que los intervalos de confianza del Mao Tau obtenidos para el Fragmento 6 fueron muy grandes, aunque alcanzó altos valores de riqueza. Esto impidió que se diferenciara del resto de los sitios.

También es notorio que las curvas de rarefacción de los sitios no se estabilizaron tanto para la herpetofauna completa como para los reptiles por separado mostrando que el esfuerzo de muestreo no fue suficiente para encontrar la mayor parte de las especies presentes en muchas de las áreas estudiadas y alcanzar la asíntota. Particularmente en los sitios de mayor tamaño la riqueza tuvo una tendencia a aumentar con el incremento en el número de individuos encontrados en el campo (Figuras 3 y 5). En cuanto a los anfibios, las curvas de rarefacción para los Fragmentos 1 y 2 alcanzaron asíntotas y esto ocurrió muy rápido en el Fragmento 1 el cual tuvo un número muy bajo de especies (Figura 4).

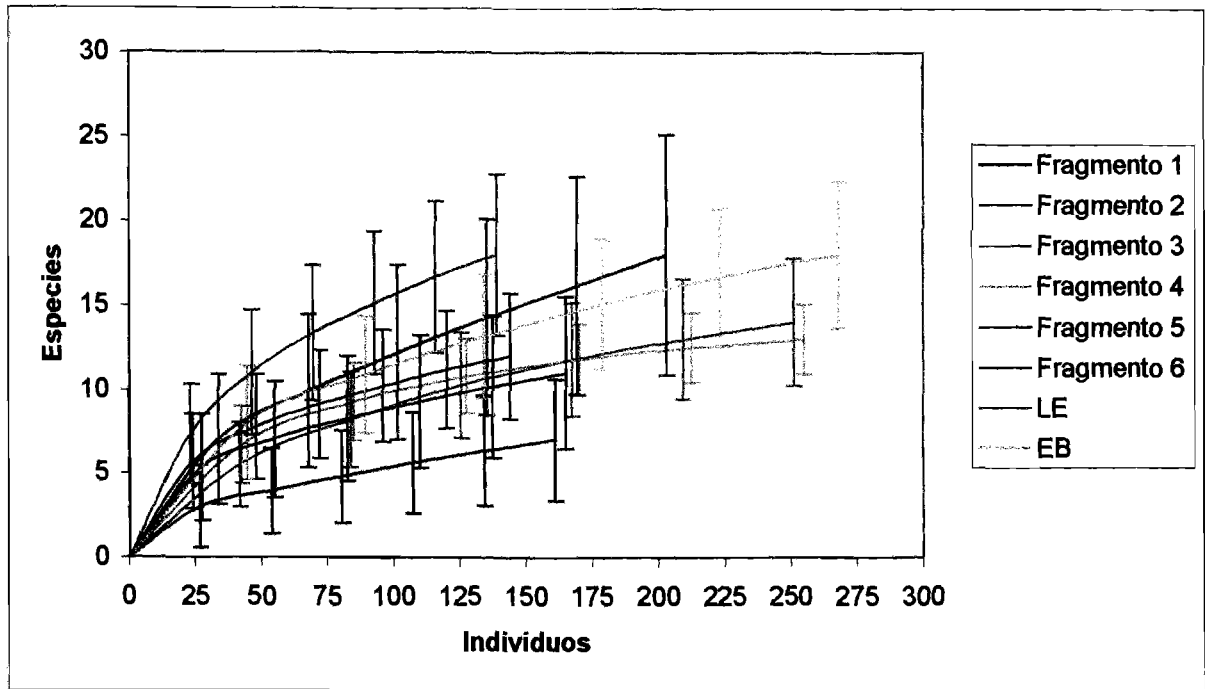


Figura 3. Curvas de rarefacción de anfibios y reptiles de los ocho sitios, basadas en muestras y rescaladas a individuos, con intervalos de confianza del 95%.

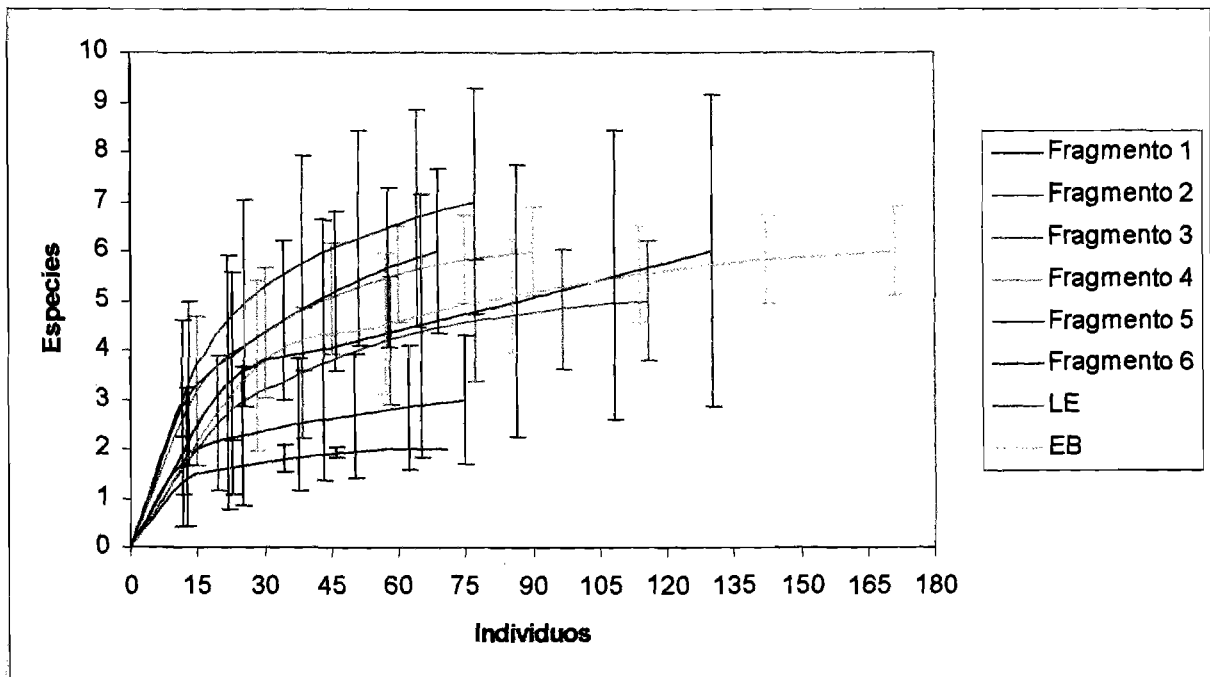


Figura 4. Curvas de rarefacción de anfibios de los ocho sitios basadas en muestras y rescaladas a individuos, con intervalos de confianza del 95%.

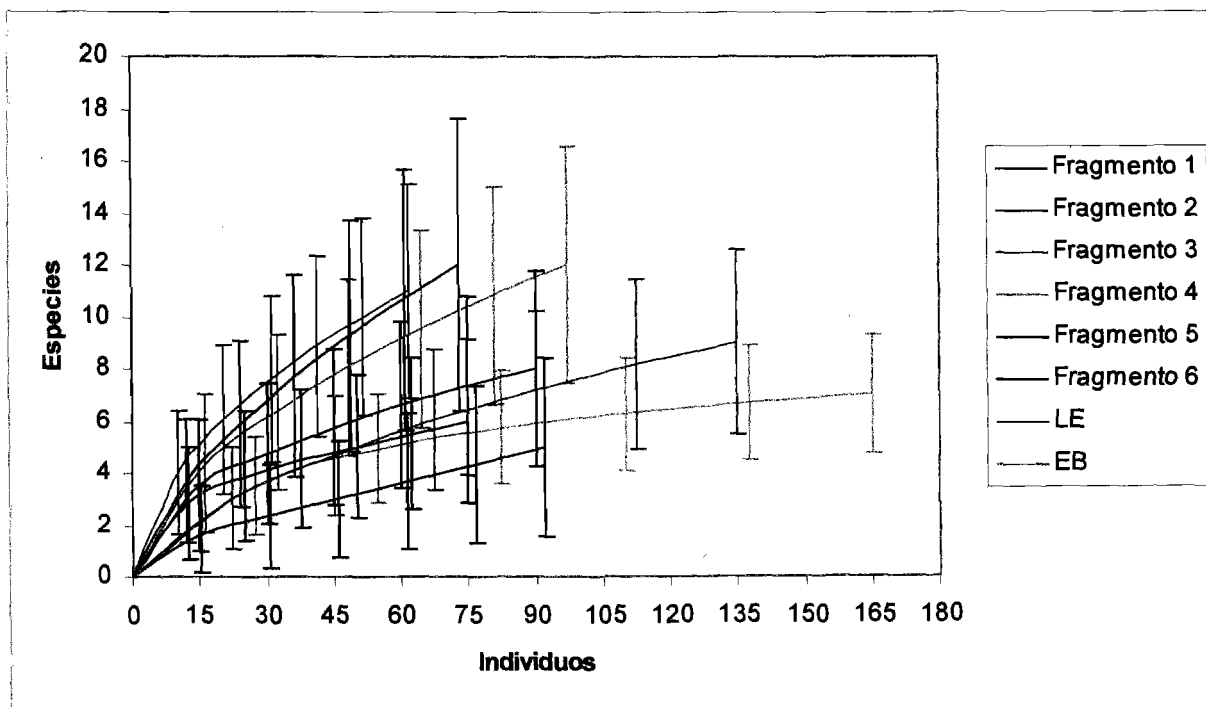


Figura 5. Curvas de rarefacción de reptiles de los ocho sitios basadas en muestras y rescaladas a individuos con intervalos de confianza del 95%.

Diferencias entre la riqueza

La gráfica de cajas para el número de especies de anfibios y reptiles de cada sitio mostró que la riqueza encontrada en el Fragmento 1 es menor a la del resto de los remanentes, y la del Fragmento 5 es baja respecto a la cuantificada en las tres áreas mayores. Aunque el resto de los fragmentos no difieren claramente, se observa una tendencia de incremento en la riqueza al aumentar el tamaño de las áreas, excepto en el Fragmento 5 (Figura 6).

En cuanto a las comunidades de anfibios, se observaron diferencias entre la riqueza de los Fragmentos 1 y 5 con la del resto de los remanentes, aunque el segundo no difiere del Fragmento 3. La tendencia de aumento en el número de especies de anfibios en los sitios con respecto al tamaño de éstos, se interrumpe claramente en el Fragmento 5 (Figura 7). En las comunidades de reptiles se puede ver un claro incremento en la riqueza al aumentar el tamaño de los sitios, siendo la riqueza encontrada en el Fragmento 1 menor a la de todos los remanentes (Figura 8).

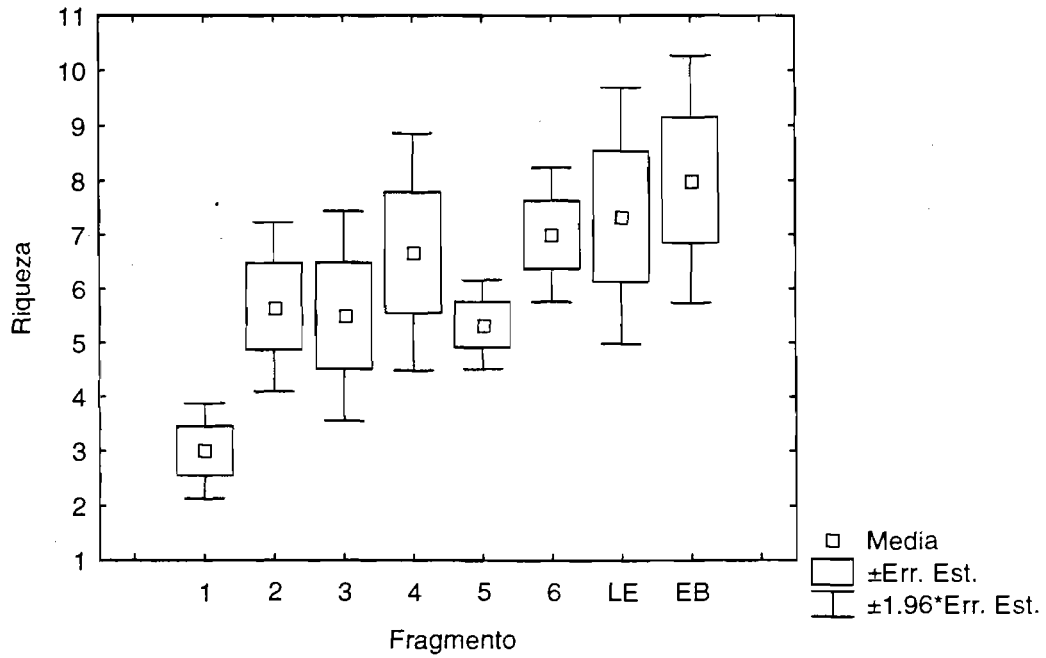


Figura 6. Media y error estándar de la riqueza de anfibios y reptiles encontrada en los sitios estudiados.

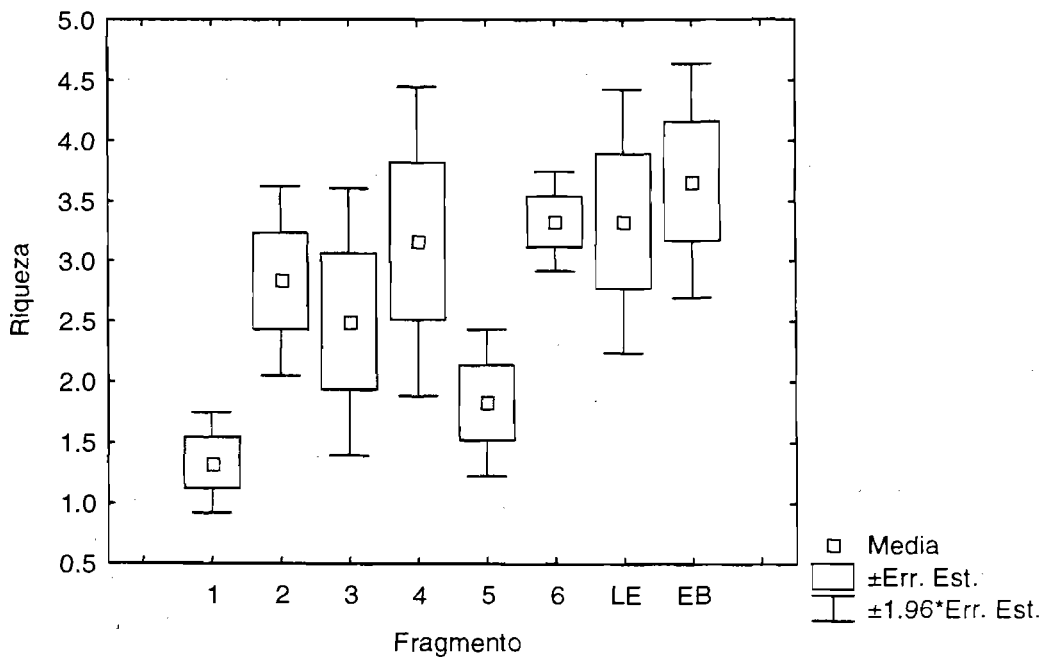


Figura 7. Media y error estándar de la riqueza de anfibios encontrada en los sitios estudiados.

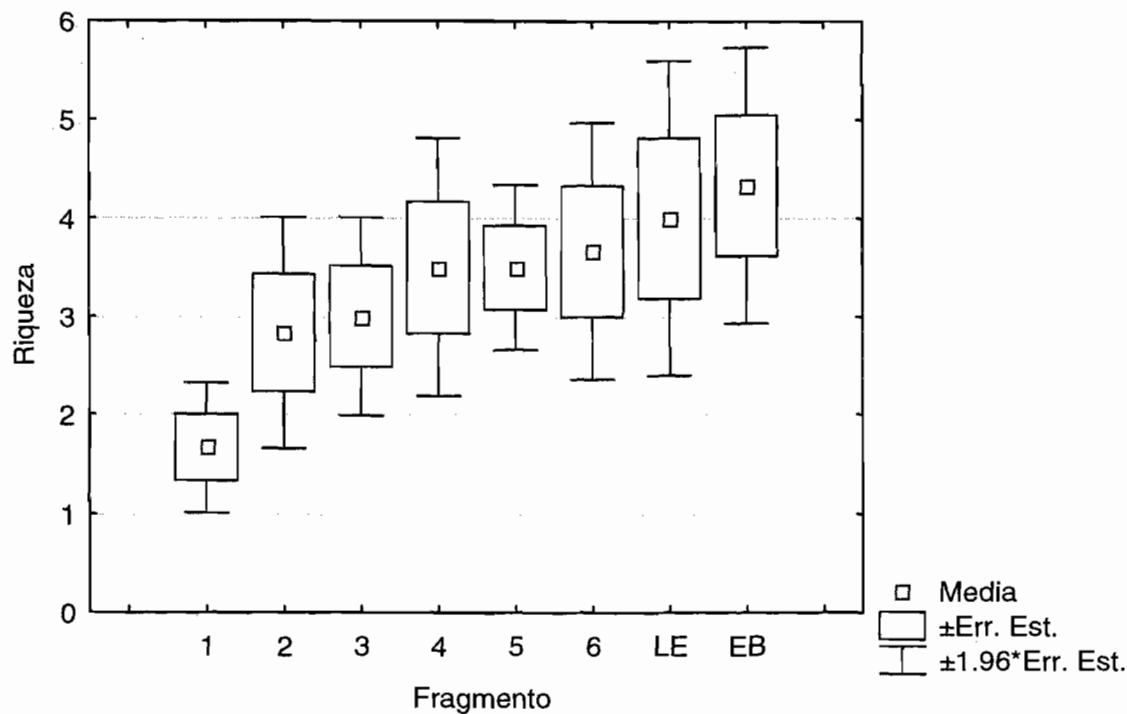


Figura 8. Media y error estándar de la riqueza de reptiles encontrada en los sitios estudiados.

Dado que los datos de riqueza al considerar anfibios y reptiles juntos presentaron distribución normal (Shapiro Wilk $p > 0.05$) y homogeneidad de varianzas (Bartlett $p > 0.05$), se aplicó un ANOVA para comparar los valores obtenidos y detectar diferencias significativas. El ANOVA mostró que existen diferencias entre la riqueza de los sitios ($F=3.0219$, $p=0.012$) y la prueba posterior de comparaciones múltiples de Tukey indicó que la riqueza encontrada en el Fragmento 1 es significativamente menor a la hallada en las áreas de referencia LE y EB ($p < 0.05$).

La prueba de Kruskal Wallis empleada al no haber distribución normal en los datos de riqueza considerando anfibios y reptiles por separado, indicó que existen diferencias

significativas en la riqueza de anfibios de los sitios ($p=0.004$) y la prueba no paramétrica de comparaciones múltiples de Dunn mostró diferencias entre el número de especies de anfibios del Fragmento 1 con el registrado en el Fragmento 6 y en el área EB ($p<0.05$). La prueba de Kruskal Wallis no encontró diferencias significativas en la riqueza de especies de reptiles ($p=0.1188$).

Similitud cualitativa

De acuerdo con el índice de Jaccard, las áreas pequeñas (Fragmentos 1, 2, 3, 4, 5 y 6) tienen una composición de especies de anfibios y reptiles diferente a la encontrada en las extensas áreas de referencia LE y EB, ya que estas últimas formaron un grupo distinto con una similitud de 50%. Dentro de los sitios pequeños los Fragmentos 2 y 4 fueron los más similares en su composición específica con una similitud de 78%, mientras que la similitud de los Fragmentos 5 y 6 con el resto de los sitios pequeños fue menor (Figura 9).

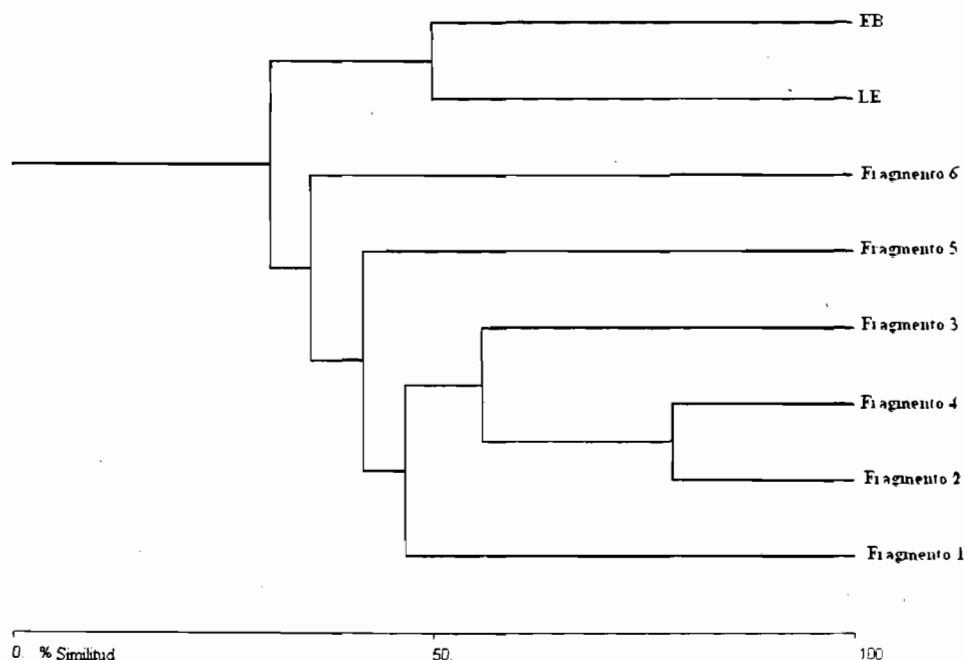


Figura 9. Dendrograma de similitud de Jaccard para la composición de especies de anfibios y reptiles entre los sitios estudiados.

En cuanto a la composición de especies de anfibios, los Fragmentos 2, 3, 4 y 6 formaron un grupo siendo los Fragmentos 2 y 3 los más similares entre sí. Otro grupo

estuvo conformado por las áreas de referencia LE y EB, y otro mas por los Fragmentos 1 y 5 uniéndose ambos pares de sitios con una similitud de 40% (Figura 10).

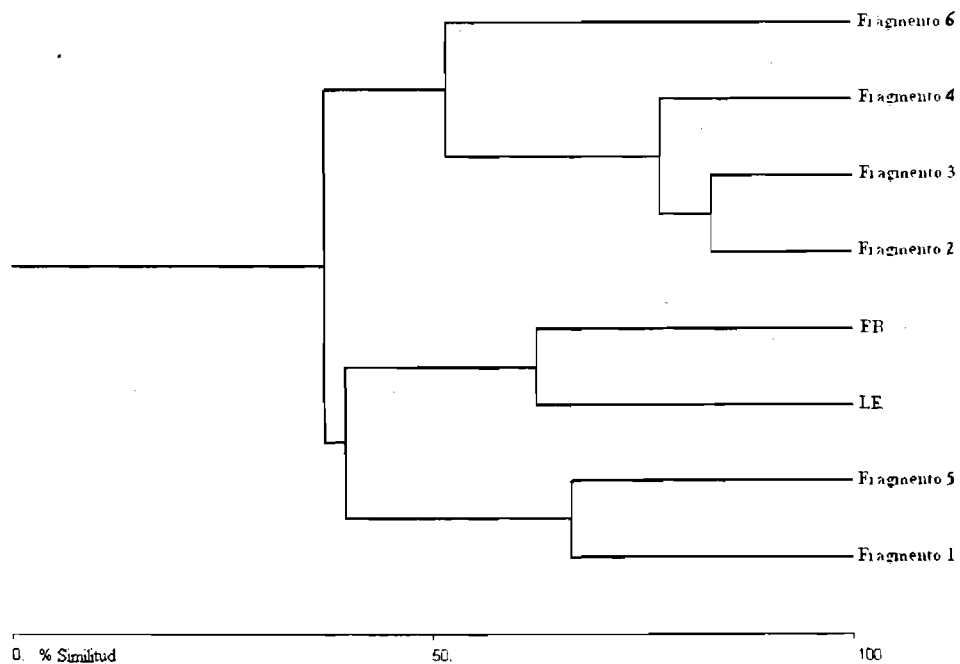


Figura 10. Dendrograma de similitud de Jaccard para la composición de especies de anfibios entre los sitios estudiados.

La composición de especies de reptiles fue similar entre todos los fragmentos pequeños excepto por el Fragmento 5. Este último remanente compartió más especies de reptiles con las áreas de referencia LE y EB y formó un grupo distinto con estos sitios. Los Fragmentos 2 y 4 fueron los más similares entre sí con una similitud del 85% (Figura 11).

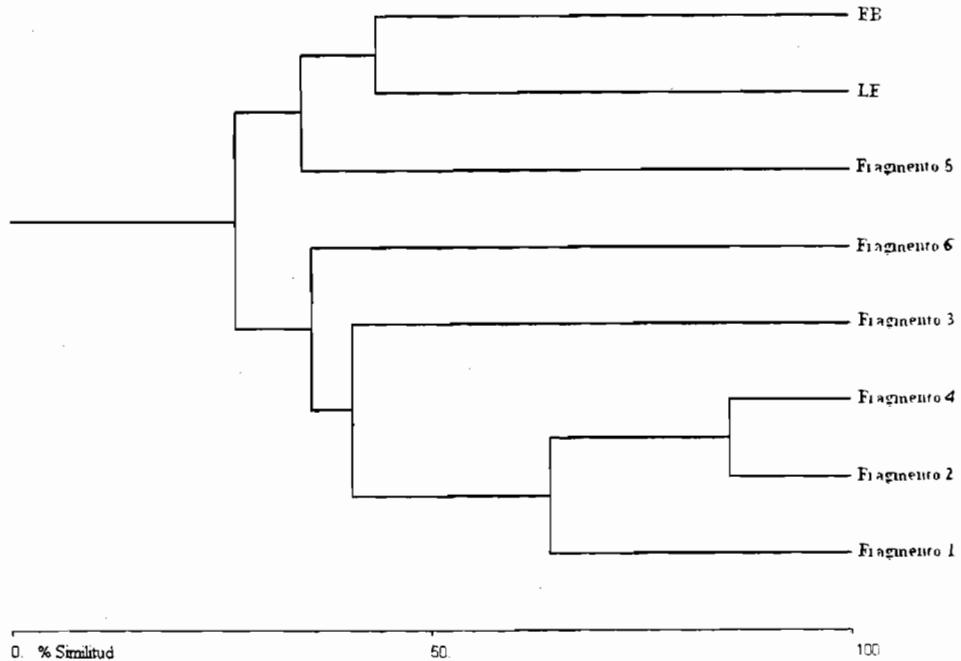


Figura 11. Dendrograma de similitud de Jaccard para la composición de especies de reptiles entre los sitios estudiados.

Complementariedad

Las comunidades de anfibios y reptiles de los Fragmentos 1, 3 y 6 tuvieron alta complementariedad con LE, indicando que estos tres remanentes comparten muy pocas especies con la selva de Laguna Escondida (Cuadro 8).

Cuadro 8. Matriz de complementariedad para la composición de especies de anfibios y reptiles en los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Frag. 1	---	0.538	0.6	0.461	0.714	0.684	0.75	0.684
Frag. 2	---	---	0.470	0.214	0.562	0.636	0.695	0.695
Frag. 3	---	---	---	0.411	0.611	0.545	0.814	0.72
Frag. 4	---	---	---	---	0.5	0.590	0.708	0.652
Frag. 5	---	---	---	---	---	0.681	0.681	0.55
Frag. 6	---	---	---	---	---	---	0.758	0.666
LE	---	---	---	---	---	---	---	0.5
EB	---	---	---	---	---	---	---	---

La complementariedad entre las comunidades de anfibios fue mayor entre los Fragmentos 6 y 5 y entre el Fragmento 1 y el área LE (Cuadro 9). Estos sitios tienen pocas especies de anfibios en común y difieren de manera importante en su composición. Por otro lado, los valores más altos de complementariedad en cuanto a las especies de reptiles se encontraron entre los Fragmentos 1, 3 y 6 con el área LE y entre el Fragmento 3 y el área EB (Cuadro 10). Es claro que el Fragmento 3 comparte muy pocas especies de reptiles con las dos áreas extensas de vegetación (LE y EB).

Cuadro 9. Matriz de complementariedad para la composición de especies de anfibios en los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Frag. 1	---	0.666	0.6	0.666	0.333	0.666	0.714	0.666
Frag. 2	---	---	0.166	0.285	0.5	0.5	0.7	0.666
Frag. 3	---	---	---	0.166	0.4	0.428	0.666	0.625
Frag. 4	---	---	---	---	0.5	0.5	0.7	0.666
Frag. 5	---	---	---	---	---	0.714	0.571	0.5
Frag. 6	---	---	---	---	---	---	0.7	0.5
LE	---	---	---	---	---	---	---	0.375
EB	---	---	---	---	---	---	---	---

Cuadro 10. Matriz de complementariedad para la composición de especies de reptiles en los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Frag. 1	---	0.428	0.6	0.285	0.7	0.692	0.769	0.692
Frag. 2	---	---	0.636	0.142	0.6	0.714	0.692	0.714
Frag. 3	---	---	---	0.545	0.692	0.6	0.888	0.764
Frag. 4	---	---	---	---	0.5	0.642	0.714	0.642
Frag. 5	---	---	---	---	---	0.666	0.733	0.571
Frag. 6	---	---	---	---	---	---	0.789	0.736
LE	---	---	---	---	---	---	---	0.562
EB	---	---	---	---	---	---	---	---

Especies únicas

Todas las especies de anfibios y reptiles presentes en el Fragmento 1 se encontraron en uno o más de los sitios estudiados; sin embargo, en el resto de los remanentes se presentaron una o más especies que no estuvieron en ningún otro sitio. Los Fragmentos 2 y 5 presentaron una sola especie única mientras que LE presentó 5 especies únicas. Esto

explica la alta complementariedad encontrada entre LE y algunos de los fragmentos estudiados. Las dos áreas de referencia (LE y EB) compartieron tres especies que no se presentaron en los fragmentos pequeños (Cuadro 11).

Cuadro 11. Especies únicas encontradas en cada sitio.

Sitio	Especies únicas
Fragmento 1	
Fragmento 2	<i>Hyla dendroscarta</i>
Fragmento 3	<i>Sceloporus variabilis</i> <i>Boa constrictor</i> <i>Drymarchon corais</i>
Fragmento 4	<i>Bolitoglossa mexicana</i>
Fragmento 5	<i>Micrurus limbatus</i>
Fragmento 6	<i>Ficimia publia</i> <i>Lampropeltis triangulum</i> <i>Sibon sartori</i> <i>Kinosternon leucostomum</i>
LE	<i>Hyla microcephala</i> <i>Rana berlandieri</i> <i>Basiliscus vittatus</i> <i>Eumeces sumichrasti</i> <i>Pseustes poecilonotus</i>
EB	<i>Coniophanes imperialis</i> <i>Dendrophidion vinitor</i>
LE y EB	<i>Eleutherodactylus berkenbuschi</i> <i>Anolis barkeri</i> <i>Sphenomorphus cherriei</i>

Abundancia

El esfuerzo de muestreo realizado fue equivalente a 120 horas hombre por cada sitio (10 hrs. x 6 salidas x 2 personas) para un esfuerzo de captura total de 960 horas hombre en todo el estudio. Los datos de abundancia de cada especie en los sitios de estudio se muestran en el Apéndice 1. La abundancia total de individuos (de todas las especies) fue mayor en EB, seguida por la cuantificada en los Fragmentos 4 y 3, mientras que en LE y en el Fragmento 2 se encontró el menor número de individuos (Cuadro 12).

El lugar donde se encontraron más organismos por hora (2.23) fue EB, mientras que en LE solo se encontraron 1.15 organismos por hora de muestreo (Cuadro 12). El número de organismos recapturados fue mínimo por lo que esta información no se consideró para

los diferentes análisis y no se realizaron estimaciones de abundancias basadas en recapturas.

Cuadro 12. Abundancia total y éxito de captura de anfibios y reptiles en los sitios estudiados.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
No. de individuos	161	144	251	255	164	203	139	268
Éxito de captura (animales/hora)	1.34	1.20	2.09	2.12	1.36	1.69	1.15	2.23

Al considerar todos los individuos encontrados de cada grupo taxonómico la abundancia de las lagartijas (principalmente dada por *Anolis uniformis*) fue más alta que la del resto de los grupos en los Fragmentos pequeños (1, 2, 3, 4 y 5); sin embargo, la abundancia de los anuros (determinada principalmente por *Eleutherodactylus rhodopsis*) fue mayor en el Fragmento 6 y en las áreas de referencia (LE y EB) (Cuadro 13).

Cuadro 13. Porcentajes de abundancia de los grupos de anfibios y reptiles registrados en los sitios estudiados.

Grupo	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
AMPHIBIA								
Anura	39.75	27	45	32.1	42	58.62	48.92	62.3
Caudata	3.1	20.8	1.19	3.13	3.6	5.41	6.47	1.49
REPTILIA								
“Lacertilia”	55.9	49.3	52.2	63.52	47.56	31.03	39.6	30.59
Serpentes	1.2	2.77	1.6	1.2	6.7	4.43	5.03	5.6
Testudines	0	0	0	0	0	0.49	0	0

Abundancia relativa de las especies

En el Cuadro 14 se observa que en todos los fragmentos pequeños la mayor parte de las especies pueden considerarse raras ya que se contaron menos de 10 individuos a lo largo de todo el estudio. Pocas especies tuvieron abundancias intermedias y un pequeño porcentaje sobrepaso los 100 individuos (*Eleutherodactylus rhodopsis* y *Anolis uniformis* en el Fragmento 3 y *A. uniformis* en el Fragmento 4). En el área EB se presentó la distribución

más equitativa de las abundancias, aún cuando un gran porcentaje de las especies fueron raras.

Cuadro 14. Rangos de abundancia en los que se encontraron las especies de anfibios y reptiles en cada sitio.

Rango de abundancia	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
	% de especies							
1-10	71.42	75	85.71	76.92	81.81	77.77	77.77	72.22
11-20				7.69		5.55	11.11	5.55
21-30		16.66					5.55	5.55
31-40							5.55	
41-50								5.55
51-60		8.33				11.11		
61-70	14.28				9.09	5.55		5.55
71-80				7.69	9.09			
81-90	14.28							5.55
91-100								
101-110			7.14					
111-120			7.14					
121-130								
131-140				7.69				

La Figura 12 muestra las abundancias relativas de las especies en cada uno de los sitios. Es claro que en cada lugar se observaron tres o menos especies muy abundantes y muchas especies raras. Las especies más abundantes en los Fragmentos 1, 3, 4, 5 y el área LE fueron la lagartija *Anolis uniformis* y la rana *Eleutherodactylus rhodopis*, en el Fragmento 6 y el área EB fueron *E. rhodopis* y *A. uniformis* y en el Fragmento 2 *A. uniformis* y la salamandra *Bolitoglossa rufescens*. Se observa también la distribución más equitativa de las abundancias en LE.

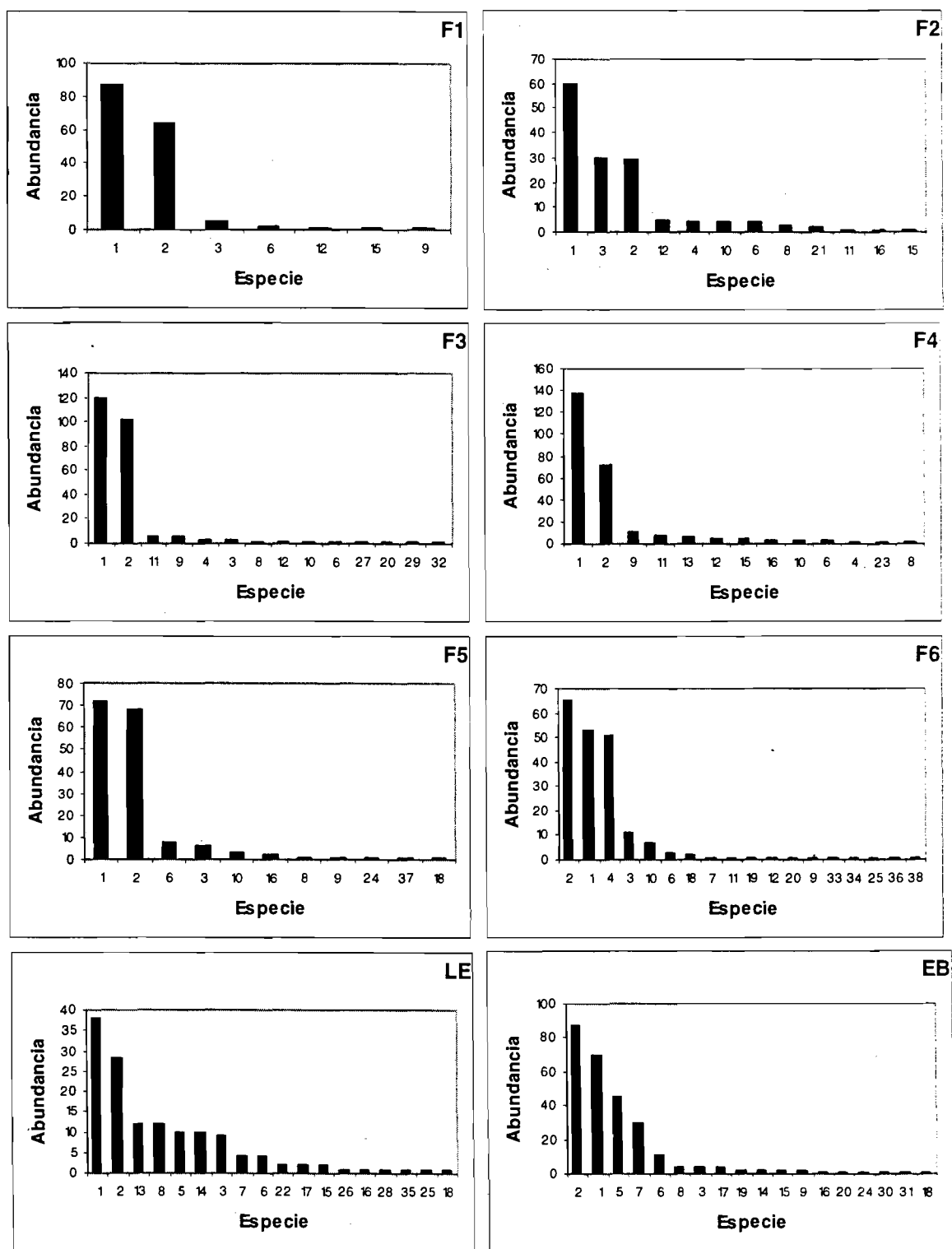


Figura 12. Abundancias relativas de las especies de anfibios y reptiles en los sitios estudiados. 1= *A. uniformis* 2= *E. rhodopis*, 3= *B. rufescens*, 4= *B. cavifrons*, 5= *E. berkenbuschi*, 6= *I. cenchoa*, 7= *B. valliceps*, 8= *S. baudini*, 9= *L. tuxtlae*, 10= *S. gemmingeri*, 11= *S. cyanosticta*, 12= *A. rodriguezii*, 13= *H. microcephala*, 14= *A. barkeri*, 15= *A. undulata*, 16= *C. hernandezii*, 17= *S. cherrieri*, 18= *B. asper*, 19= *E. alfredi*, 20= *L. pajapanense*, 21= *H. dendroscarta*, 22= *R. berlandieri*, 23= *B. mexicana*, 24= *C. fissidens*, 25= *R. decorata*, 26= *B. vittatus*, 27= *S. variabilis*, 28= *E. sumichrastrii*, 29= *B. constrictor*, 30= *C. imperialis*, 31= *D. vinitor*, 32= *D. corais*, 33= *F. publia*, 34= *L. triangulum*, 35= *P. poecilonotus*, 36= *S. sartori*, 37= *M. limbatus*, 38= *K. leucostomum*. F1=Fragmento 1, F2=Fragmento 2, F3=Fragmento 3, F4=Fragmento 4, F5=Fragmento 5, F6=Fragmento 6, LE=Laguna Escondida, EB=Estación de Biología.

Diferencias entre la abundancia

Al considerar la abundancia promedio de anfibios y reptiles y sus errores estándar, los Fragmentos 1, 2, 5 y el área LE mostraron menores abundancias de individuos que las encontradas en el área EB (Figura 13). En cuanto a las abundancias de anfibios, estas fueron más altas en EB la cual presentó más individuos que los Fragmentos 1, 2, 4, 5 y el área LE (Figura 14). Las abundancias de reptiles fueron mayores en los Fragmentos 3 y 4 que en el Fragmento 6 y en el área LE (Figura 15). En general no se observan tendencias de variación en las abundancias de individuos en relación al tamaño de los sitios.

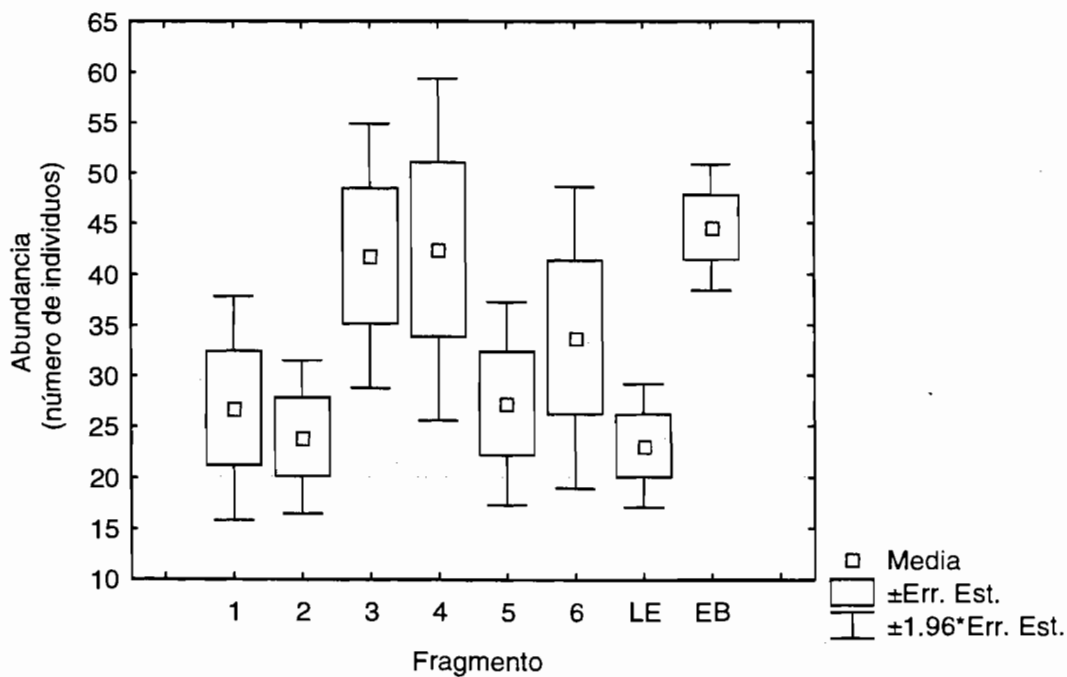


Figura 13. Media y error estándar de la abundancia de anfibios y reptiles encontrada en los sitios estudiados.

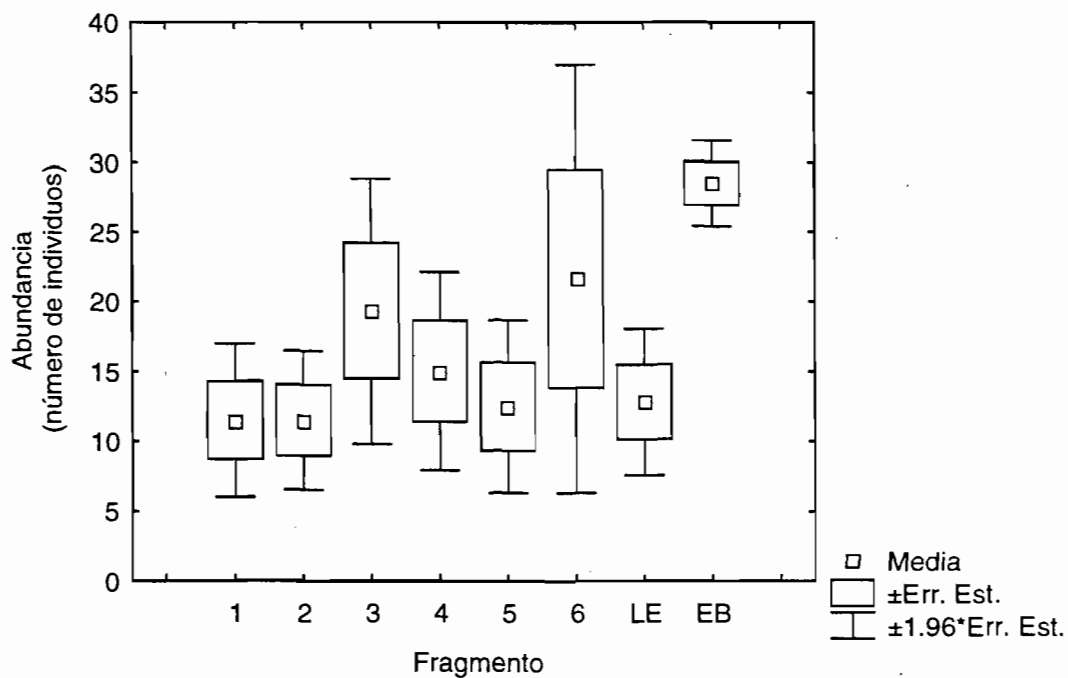


Figura 14. Media y error estándar de la abundancia de anfibios encontrada en los sitios estudiados.

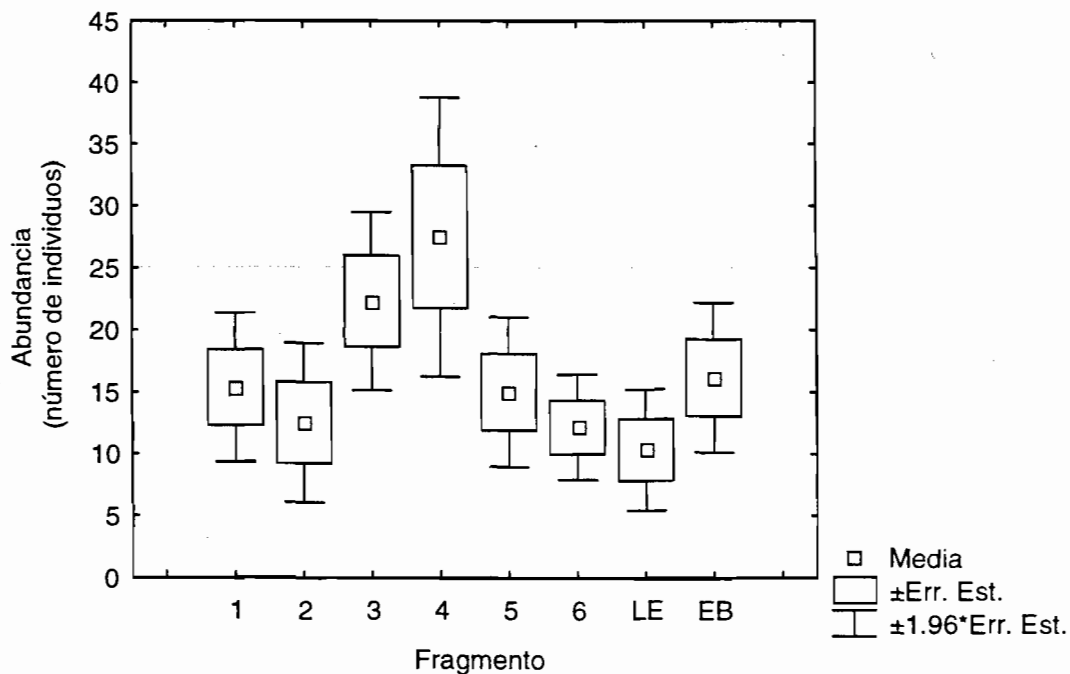


Figura 15. Media y error estándar de la abundancia de reptiles encontrada en los sitios estudiados.

Los datos de abundancia de las comunidades de anfibios y reptiles juntos presentaron distribución normal (Shapiro Wilk $p > 0.05$) y homogeneidad de varianzas

(Bartlett $p > 0.05$). El ANOVA aplicado detectó que la abundancia de individuos difirió significativamente entre los sitios ($F = 2.362$, $p = 0.040$); sin embargo, la prueba de Tukey indicó que las abundancias de anfibios y reptiles cuantificadas en los sitios no difieren significativamente entre sí ($p > 0.05$). Para las abundancias de anfibios la prueba de Kruskal-Wallis indicó que no hay diferencias significativas ($p = 0.072$) y lo mismo ocurrió para las abundancias de reptiles en las comunidades ($p = 0.063$).

Similitud cuantitativa

El índice de similitud de Morisita Horn calculado con las abundancias de las especies de anfibios y reptiles fue muy alto entre todos los sitios; sin embargo, los Fragmentos pequeños 1, 2, 3, 4 y 5 formaron un grupo siendo el Fragmento 1 muy similar a los Fragmentos 3, 5 y 4 con índices mayores a 0.9. Las áreas de referencia LE y EB fueron más similares entre sí y formaron un grupo diferente. Por su parte el Fragmento 6 tuvo la menor similitud cuantitativa con el resto de los sitios y se separó de ambos grupos (Figura 16).

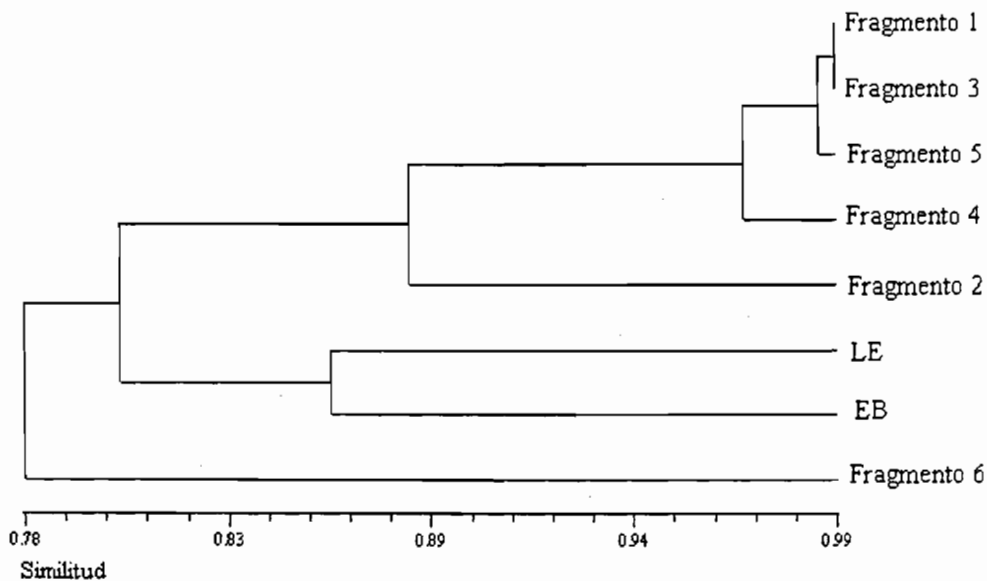


Figura 16. Dendrograma de similitud de Morisita Horn para las abundancias de anfibios y reptiles en los sitios estudiados.

En cuanto a la similitud en las abundancias de anfibios entre los remanentes, el Fragmento 2 se separó del resto de los sitios mostrando una baja similitud tanto con los fragmentos como con las áreas de referencia. Los Fragmentos 1, 5, 3, 4 y 6 formaron un

grupo, no obstante el Fragmento 6 tuvo menor similitud que el resto de los sitios. Las dos áreas de referencia (LE y EB) se agruparon entre sí mostrando alta similitud en las abundancias de sus especies (Figura 17). En el caso de los reptiles se obtuvieron índices muy altos (mayores a 0.9) entre todos los sitios, indicando una distribución similar en las abundancias de las especies dentro de las comunidades. El área LE se separó del resto de los sitios con una similitud menor. Los Fragmentos 1, 3 y 4 formaron un grupo separado del grupo formado por los Fragmentos 2, 5, 6 y EB. La mayor similitud se registró entre los Fragmentos 1 y 3 que alcanzaron un índice de 0.99 (Figura 18).

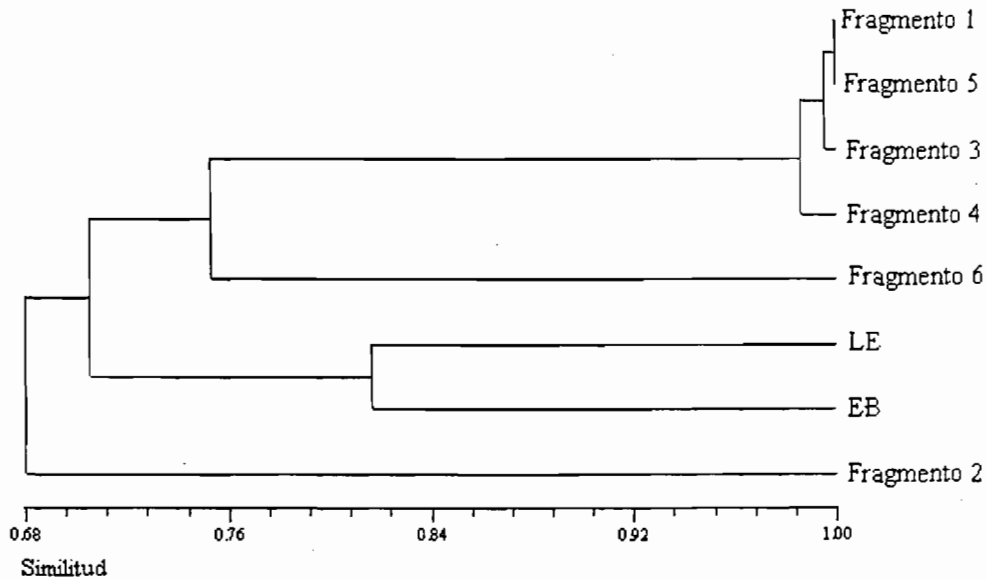


Figura 17. Dendrograma de similitud de Morisita Horn para las abundancias de anfibios entre los sitios estudiados.

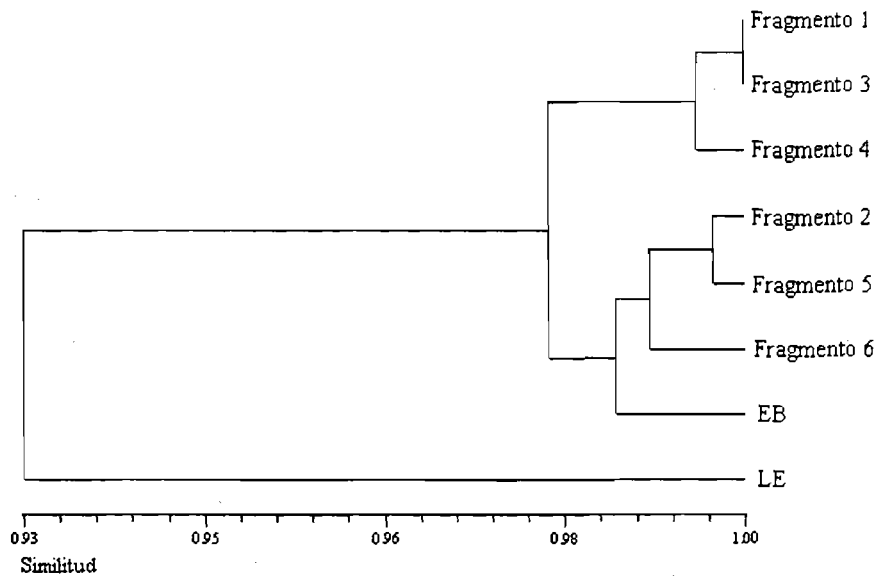


Figura 18. Dendrograma de similitud de Morisita Horn para las abundancias de reptiles entre los sitios estudiados.

Diferencias entre la diversidad

Al comparar las medias y errores estándar del índice de diversidad de Shannon para las comunidades de anfibios y reptiles en los sitios estudiados se observa que la diversidad del Fragmento 1 fue menor a la del resto de los remanentes excepto por el Fragmento 3. La diversidad de los Fragmentos 3 y 5 fue menor a la encontrada en el Fragmento 6 y en las áreas LE y EB, mientras que la diversidad de estos tres últimos sitios fue muy similar (Figura 19). En cuanto a las comunidades de anfibios se observó que la diversidad de los sitios 2, 6, LE y EB fue mayor a la encontrada en los Fragmentos 1, 3 y 5. También en este caso la diversidad de las tres áreas de mayor tamaño fue muy semejante (Figura 20). En el caso de la diversidad de reptiles se observó un incremento del índice de Shannon al aumentar el tamaño de los sitios siendo la diversidad del Fragmento 1 menor a la de los sitios 5, 6, LE y EB (Figura 21).

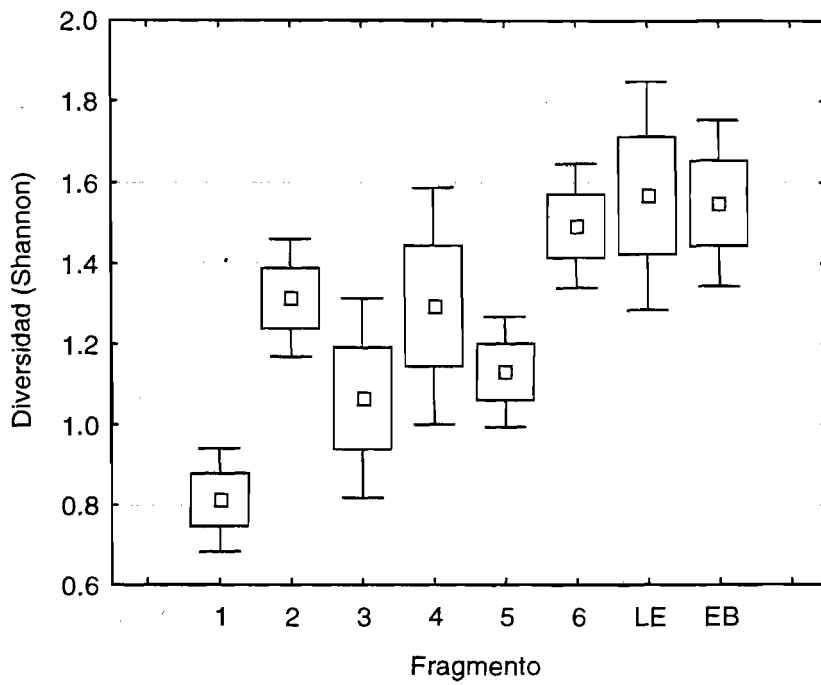


Figura 19. Media y error estándar del índice de diversidad de Shannon calculado para las comunidades de anfibios y reptiles en los ocho sitios estudiados.

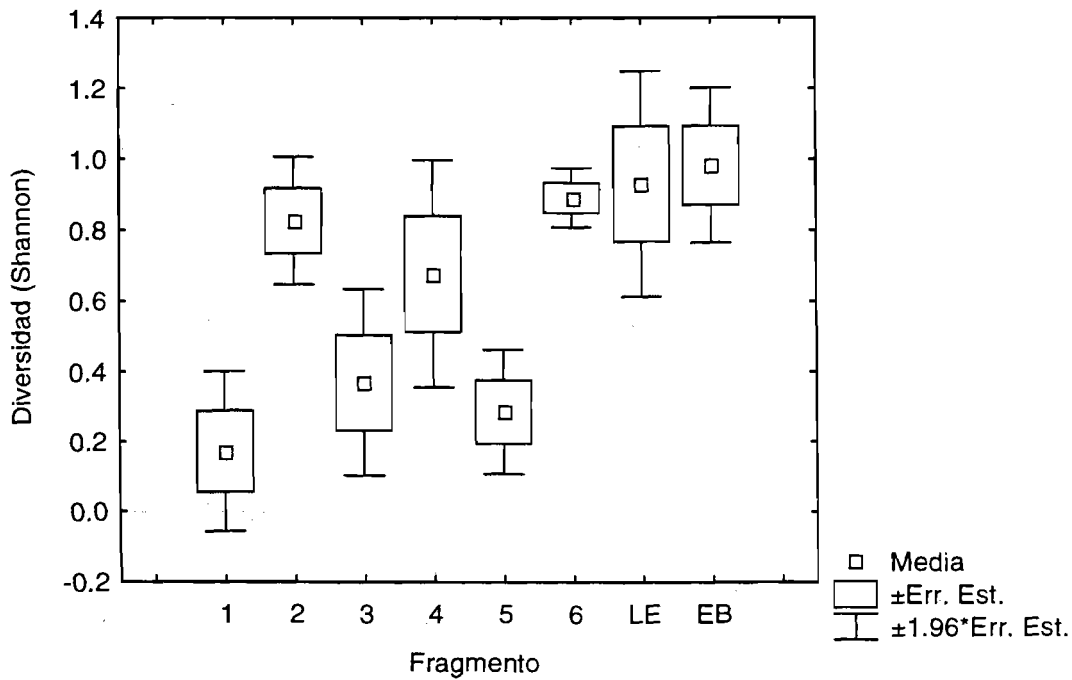


Figura 20. Media y error estándar del índice de diversidad de Shannon calculado para las comunidades de anfibios en los ocho sitios estudiados.

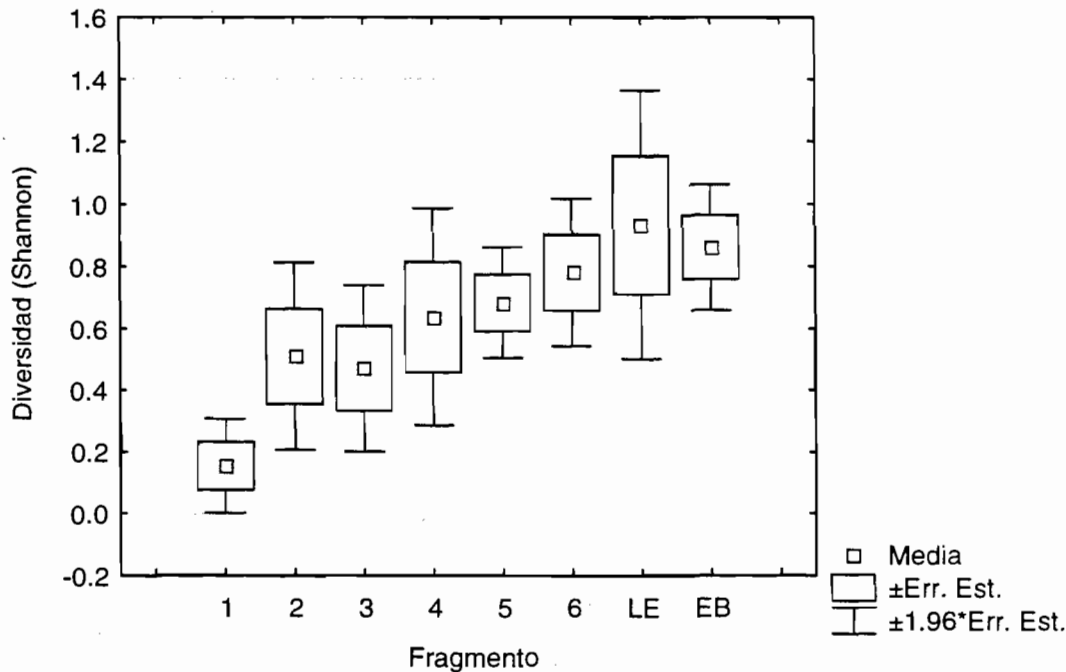


Figura 21. Media y error estándar del índice de diversidad de Shannon calculado para las comunidades de reptiles en los ocho sitios estudiados.

Los datos de diversidad de las comunidades de anfibios y reptiles juntos y de las comunidades de reptiles por separado presentaron distribución normal (Shapiro Wilk $p > 0.05$) y homogeneidad de varianzas (Bartlett $p > 0.05$). El ANOVA aplicado para comparar los valores del índice de Shannon para la herpetofauna determinó que existen diferencias significativas entre los sitios ($F = 6.148$, $p < 0.0005$). La prueba de Tukey indicó que la diversidad de anfibios y reptiles cuantificada en los Fragmentos 2, 4 y 6 y en las áreas de referencia LE y EB fue mayor a la del Fragmento 1, mientras que los valores de diversidad del Fragmento 3 difirieron de los calculados para las áreas de referencia LE y EB ($p < 0.05$).

El ANOVA aplicado a las comunidades de reptiles encontró diferencias significativas entre los sitios ($F = 3.066$, $p = 0.011$) y la prueba de comparaciones múltiples de Tukey detectó diferencias entre el Fragmento 1 y las áreas LE y EB ($p < 0.05$). La prueba de Kruskal-Wallis aplicada a la diversidad de anfibios encontró diferencias significativas ($p = 0.0002$) y la prueba no paramétrica de comparaciones múltiples de Dunn mostró que la diversidad del Fragmento 6 y el área EB fue significativamente mayor a la encontrada en el Fragmento 1 ($p < 0.05$).

Dominancia

En el Cuadro 15 se presentan los datos de dominancia (índice de Berger-Parker) de las comunidades de anfibios y reptiles en los remanentes, considerando todos los muestreos realizados. *Anolis uniformis* fue la especie dominante en los Fragmentos 1, 2, 3, 4, 5 y el área LE, mientras que *Eleutherodactylus rhodopis* fue la especie dominante en el Fragmento 6 y en el área EB. Los Fragmentos 1 y 4 fueron los más fuertemente dominados y las áreas LE y EB junto con el Fragmento 6 los sitios que presentaron menores dominancias. En el caso de las comunidades de anfibios *E. rhodopis* fue la especie dominante en todos los sitios, excepto por el Fragmento 2 en el cual dominó *Bolitoglossa rufescens*. La comunidad de anfibios del Fragmento 1 fue la más dominada ya que *E. rhodopis* representó el 92% de los organismos encontrados, el sitio menos dominado fue LE. *A. uniformis* dominó todas las comunidades de reptiles, siendo más dominante en el Fragmento 1, con un índice de 0.946 y menos dominante en LE.

Cuadro 15. Índice de Berger-Parker en las comunidades de anfibios y reptiles de los sitios estudiados.

		Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Anfibios y reptiles	Especie dominante	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>E. rh.</i>	<i>A. un.</i>	<i>E. rh.</i>
	Berger-Parker	0.540	0.417	0.478	0.537	0.439	0.32	0.273	0.325
Anfibios	Especie dominante	<i>E. rh.</i>	<i>B. ruf.</i>	<i>E. rh.</i>	<i>E. rh.</i>	<i>E. rh.</i>	<i>E. rh.</i>	<i>E. rh.</i>	<i>E. rh.</i>
	Berger-Parker	0.928	0.435	0.879	0.789	0.907	0.5	0.364	0.509
Reptiles	Especie dominante	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>	<i>A. un.</i>
	Berger-Parker	0.946	0.8	0.889	0.83	0.809	0.726	0.613	0.722

E. rh.= *Eleutherodactylus rhodopis*, *B. ruf.*=*Bolitoglossa rufescens*, *A. un.*= *Anolis uniformis*.

Efecto del tamaño del área en la riqueza

De acuerdo con el análisis de regresión lineal, el número de especies de anfibios y reptiles que se encontró en los sitios de estudio tuvo una relación positiva significativa con el logaritmo del tamaño de las áreas ($F=10.90$, $p=0.016$, $R^2=0.644$). El modelo (ajuste de recta) explicó el 64% de la variación encontrada, evidenciando que el número de especies presente en la herpetofauna de los remanentes fue fuertemente influenciado por el tamaño de los mismos (Figura 22).

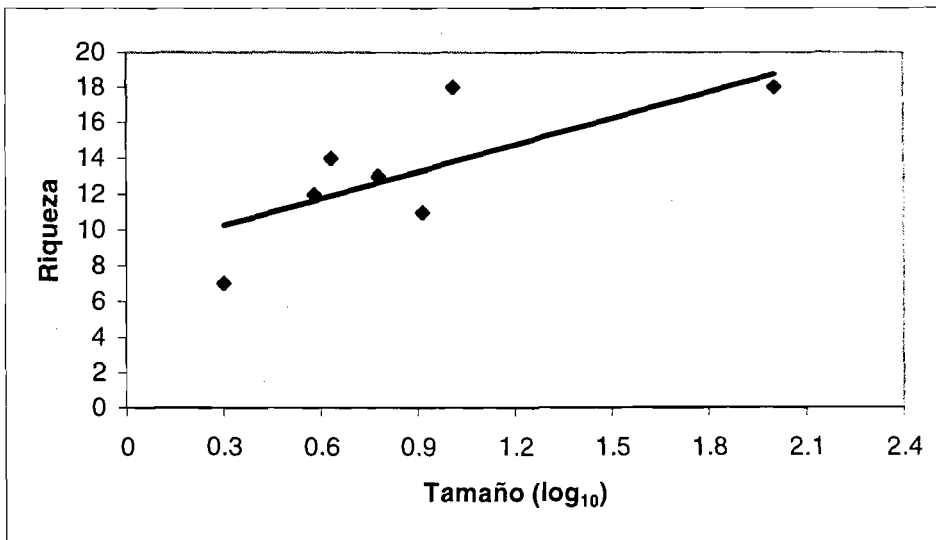


Figura 22. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la riqueza de especies de anfibios y reptiles encontrada en los ocho sitios estudiados.

Para el caso de los anfibios no se encontró relación entre el tamaño de los remanentes y el número de especies ($F=3.331$, $p=0.117$, $R^2=0.357$), sugiriendo que el tamaño del área no fue una variable determinante en el número de especies de anfibios encontrado (Figura 23). Para los reptiles la tendencia de incremento en el número de especies al aumentar el tamaño de los sitios fue significativa y la regresión lineal mostró que el tamaño del área explica el 63% de la variación en la riqueza de este grupo ($F=10.517$, $p=0.017$, $R^2=0.636$) (Figura 24).

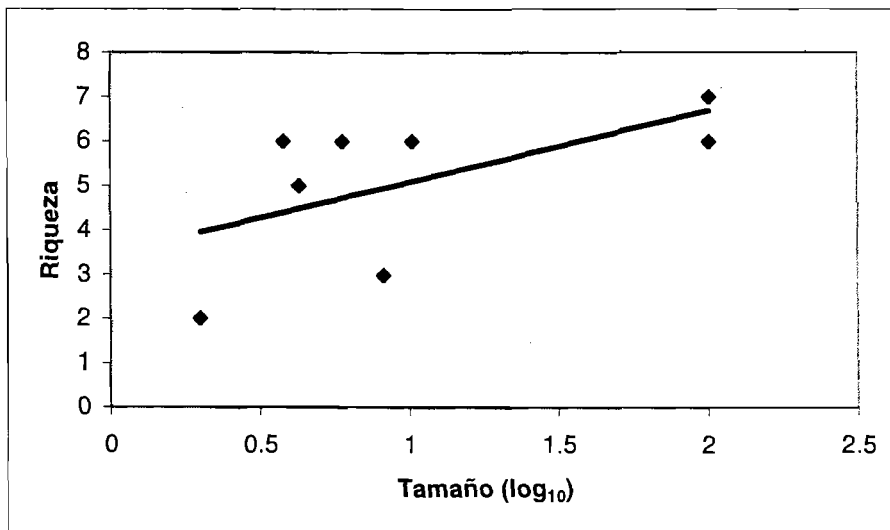


Figura 23. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la riqueza de especies de anfibios encontrada en los ocho sitios estudiados.

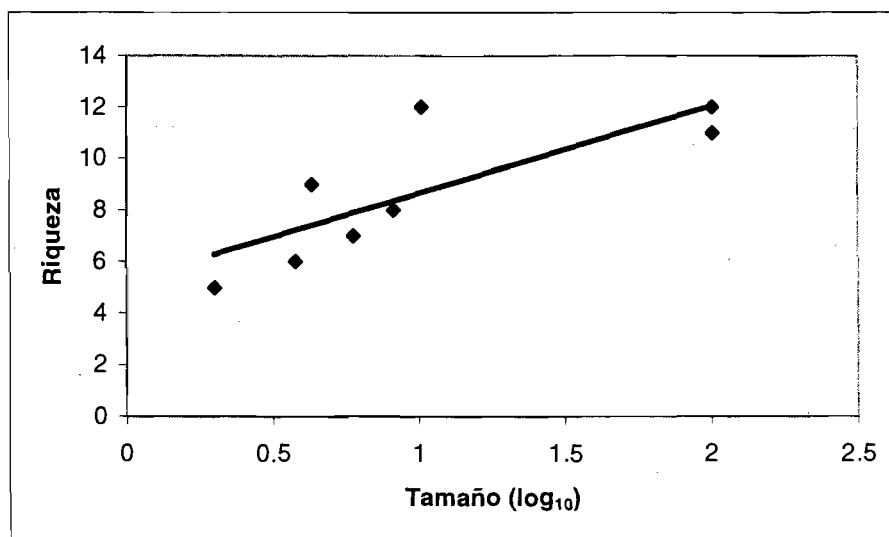


Figura 24. Relación del tamaño del área (log₁₀) con la riqueza de especies de reptiles encontrada en los ocho sitios estudiados.

Efecto del tamaño del área en la abundancia

De acuerdo con la regresión lineal los datos de abundancia total de anfibios y reptiles obtenidos en los ocho sitios no mostraron una relación positiva significativa con el logaritmo del tamaño de los mismos ($F=0.098$, $p=0.763$, $R^2=0.016$), de forma que el número de individuos encontrado no fue influenciado por el tamaño de las áreas (Figura 25).

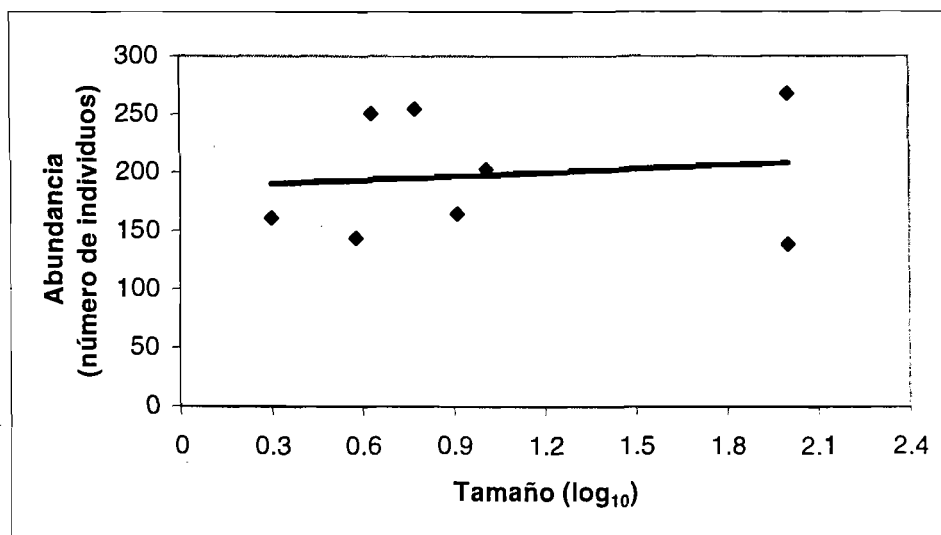


Figura 25. Relación del tamaño del área (log₁₀) con la abundancia de anfibios y reptiles encontrada en los ocho sitios estudiados.

La abundancia de anfibios no mostró relación con el tamaño de las áreas ($F=1.990$, $p=0.208$, $R^2=0.249$) y lo mismo ocurrió con el número de individuos de las especies de reptiles ($F=0.734$, $p=0.424$, $R^2=0.109$) (Figuras 26 y 27). En el caso de los reptiles, la mayor abundancia de individuos se presentó en los fragmentos de tamaño intermedio y el menor número individuos se registró en una de las áreas de referencia. De esta forma la línea de tendencia muestra un decremento en la abundancia al aumentar el tamaño de las áreas (Figura 27).

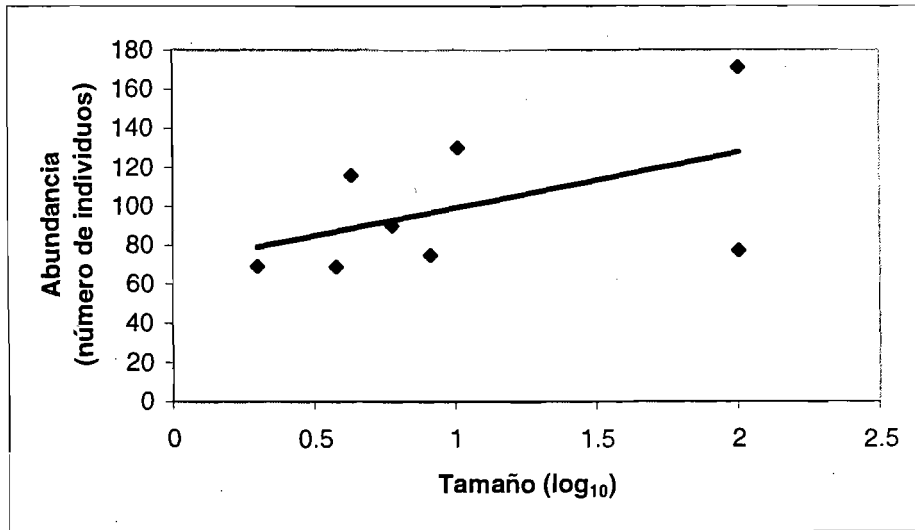


Figura 26. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la abundancia de anfibios encontrada en los ocho sitios estudiados.

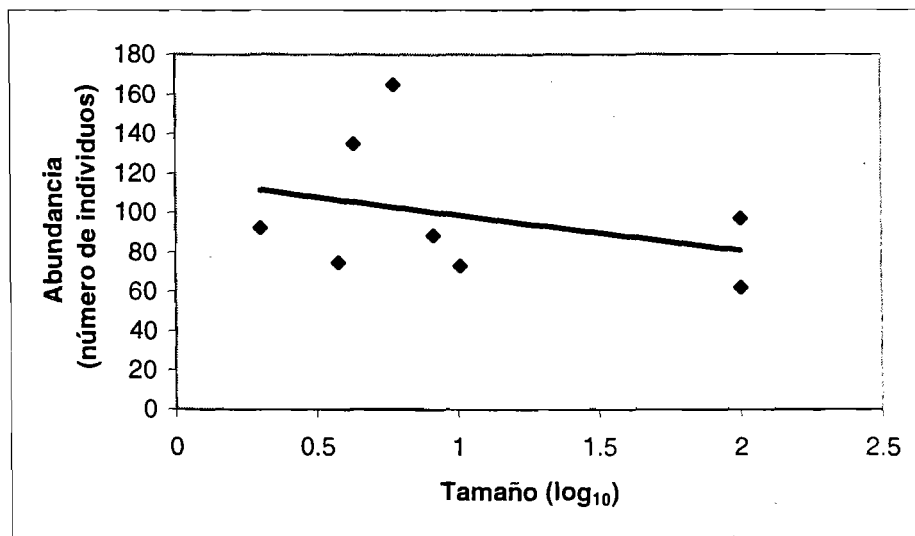


Figura 27. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la abundancia de reptiles encontrada en los ocho sitios estudiados.

Efecto del tamaño del área en la diversidad

La diversidad total de anfibios y reptiles que se encontró en los sitios tuvo una relación positiva con el logaritmo del tamaño de las áreas ($F=14.232$, $p=0.009$, $R^2=0.703$). La relación entre estas variables explicó un alto porcentaje de la variación encontrada (70%), indicando que la diversidad evaluada con el índice de Shannon depende fuertemente del área de los remanentes (Figura 28).

También se encontró una relación positiva significativa entre el tamaño de las áreas y la diversidad de anfibios y de reptiles por separado ($F=7.837$, $p=0.031$, $R^2=0.566$) y ($F=18.656$, $p=0.005$, $R^2=0.756$) respectivamente, siendo la diversidad de reptiles más fuertemente explicada por el tamaño de los sitios (Figuras 29 y 30).

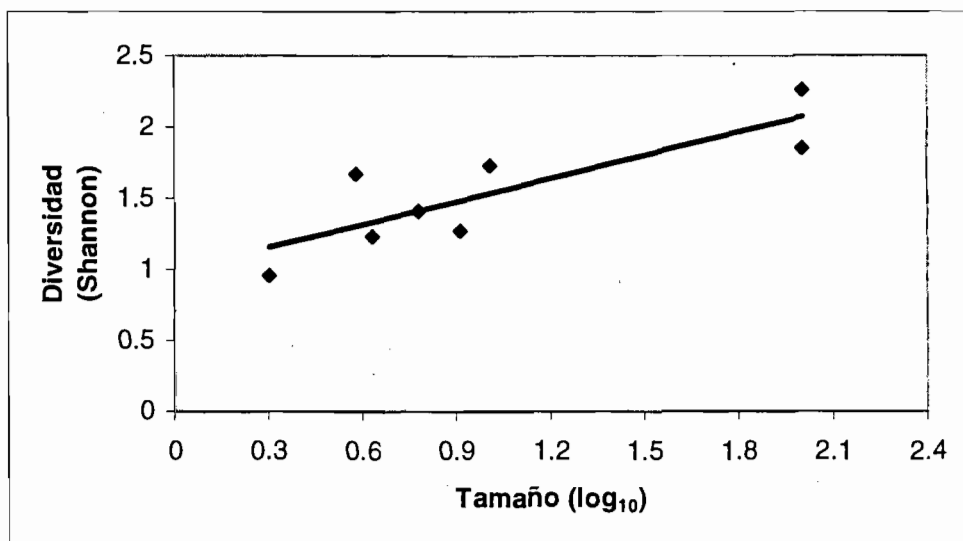


Figura 28. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la diversidad de anfibios y reptiles encontrada en los ocho sitios estudiados.

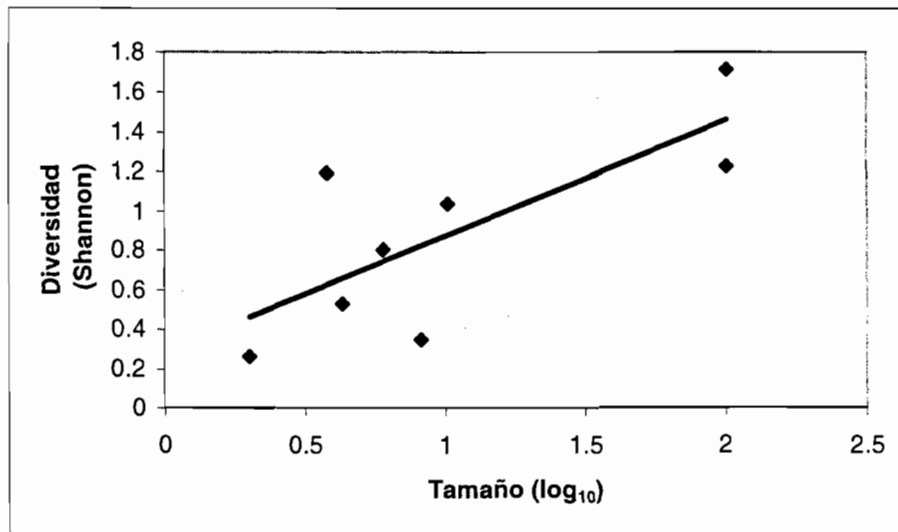


Figura 29. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la diversidad de anfibios encontrada en los ocho sitios estudiados.

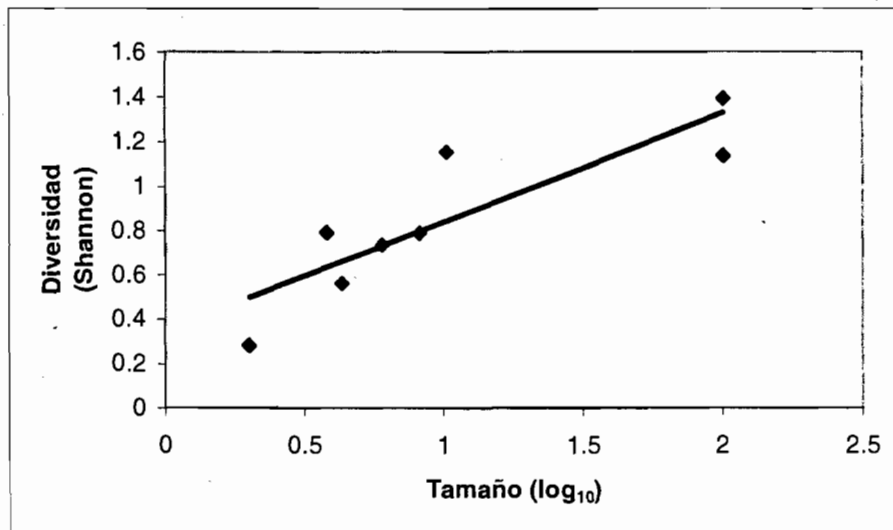


Figura 30. Relación del tamaño del área (\log_{10}) con la diversidad de reptiles encontrada en los ocho sitios estudiados.

Variación temporal en la riqueza

El número de especies de anfibios y reptiles encontrado en cada sitio varió mucho en los diferentes muestreos, siendo dos especies el número mínimo hallado en un muestreo (abril en el Fragmento 4, noviembre y marzo en el Fragmento 1) y 13 especies la riqueza máxima encontrada (junio en el área EB).

La prueba de Friedman indicó que la riqueza de anfibios y reptiles encontrada en todos los sitios tuvo diferencias significativas entre los muestreos realizados ($Fr=11.03$, $p<0.05$). La Figura 31 muestra que el número de especies registrado en el mes de enero fue claramente menor al de junio, septiembre y noviembre.

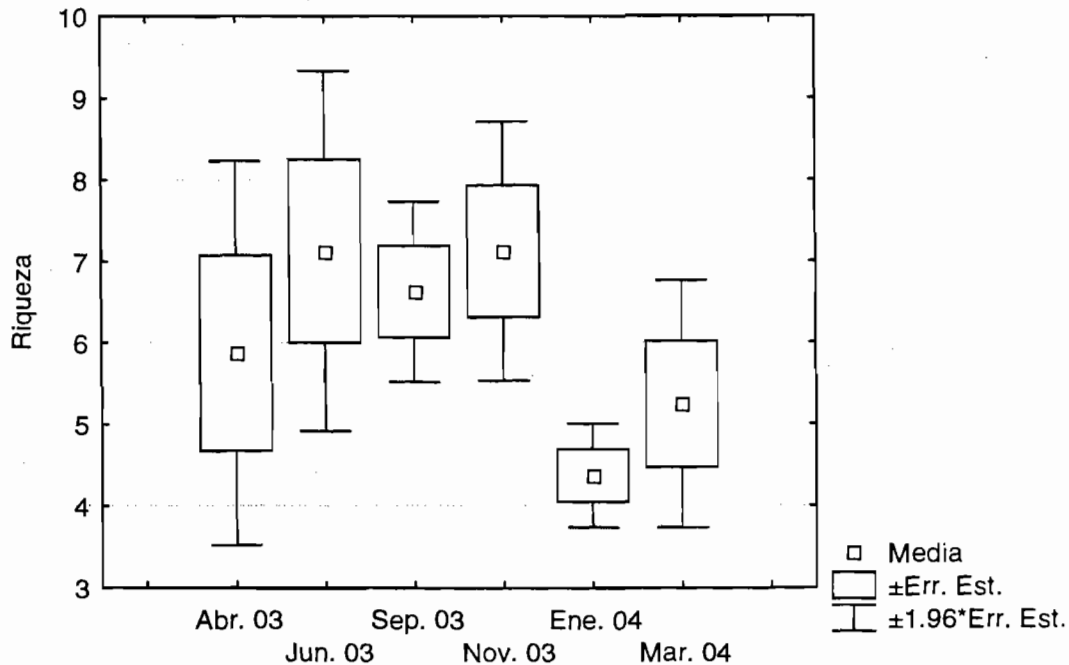


Figura 31. Variación temporal en la media y error estándar de la riqueza encontrada en las comunidades de anfibios y reptiles de los ocho sitios combinados.

Variación temporal en la abundancia

El promedio de las abundancias de anfibios y reptiles obtenidas en cada salida fue ligeramente mayor en el área EB (44.66 individuos por muestreo) y el promedio menor se registró en el área LE (23.16 individuos por muestreo). La variación en la abundancia de anfibios y reptiles a lo largo del año fue grande, siendo noviembre el mes en el que se cuantificaron menos individuos en un solo sitio (3 individuos en el Fragmento 1). El mayor número de organismos en un solo muestreo se encontró en el mes de marzo para el Fragmento 4 donde se cuantificaron 73 individuos.

La prueba de Friedman indicó que la abundancia de individuos fue significativamente diferente entre los muestreos realizados ($Fr=13.95$, $p<0.015$). Las

abundancias de anfibios y reptiles registradas en el mes de enero fueron claramente menores a las del resto de los muestreos (Figura 32).

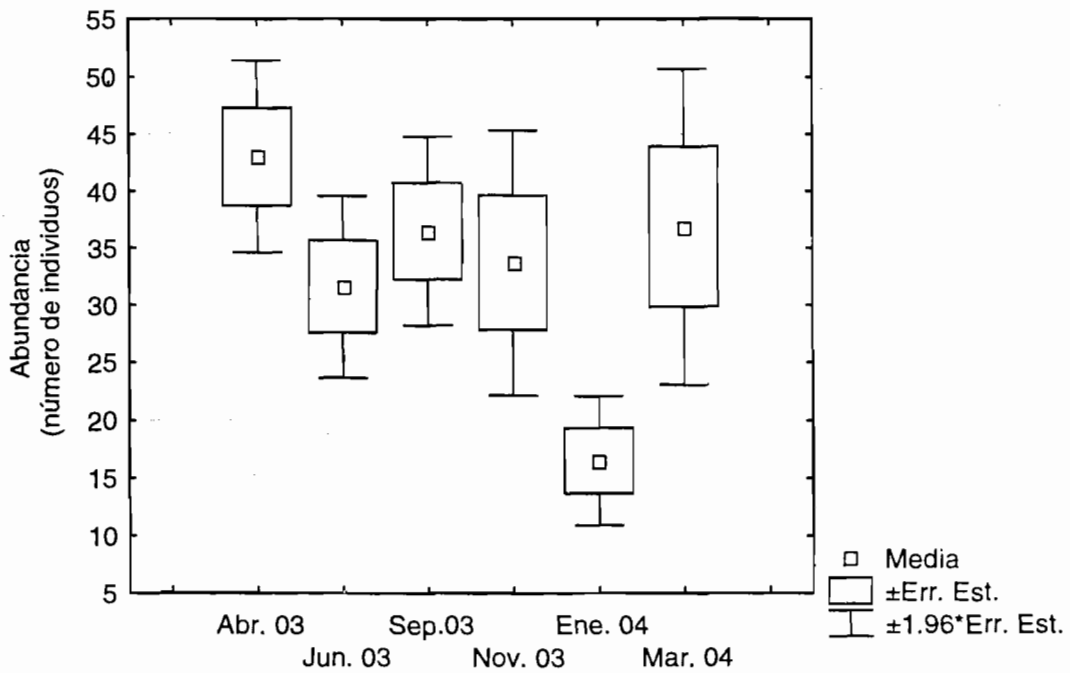


Figura 32. Variación temporal en la media y error estándar de la abundancia en las comunidades de anfibios y reptiles de los ocho sitios combinados.

Se observó también que hubo diferencias en la variación temporal de las abundancias entre el grupo de los anfibios y el de los reptiles. En los meses de abril y marzo se presentaron las mayores abundancias de anfibios en los sitios y hubo dos bajas importantes en el número de individuos encontrados en los meses de junio y enero. Para los reptiles abril fue el mes en el que se hallaron más individuos y en enero se dio una baja importante en las abundancias (Figura 33).

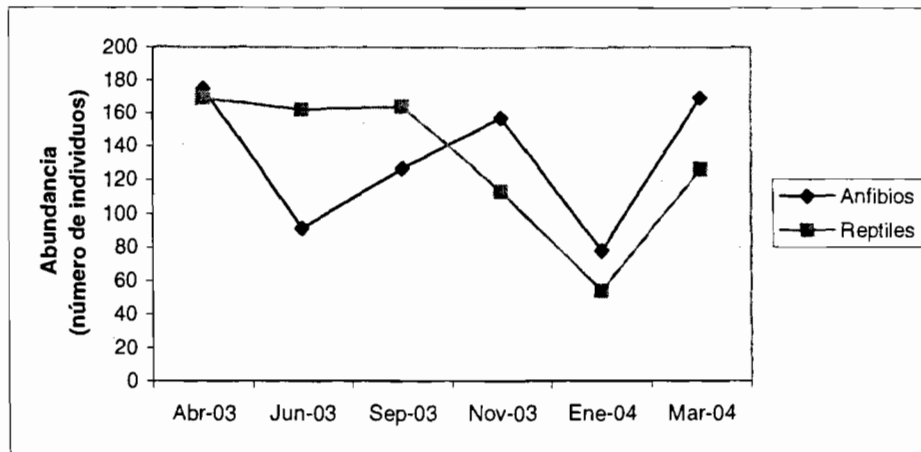


Figura 33. Variación temporal en la abundancia de anfibios y reptiles en las comunidades de los ocho sitios combinados.

Variación temporal en la diversidad

En cuanto al índice de diversidad de Shannon calculado para las comunidades de anfibios y reptiles de cada sitio en los muestreos realizados, el valor más bajo se encontró en el Fragmento 1 durante el mes de noviembre y en el Fragmento 4 en el mes de abril, ambos con un índice de 0.63. La diversidad más alta se encontró el mes de abril en el área de referencia LE con un índice de 2.03.

Los valores de diversidad no difirieron significativamente entre los muestreos ($F=7.71$, $p<0.172$). No obstante, la Figura 34 muestra que las variaciones a lo largo del año tuvieron un patrón de aumento en la diversidad durante los muestreos intermedios (septiembre y noviembre), siendo la diversidad de marzo y abril menor a la encontrada en septiembre.

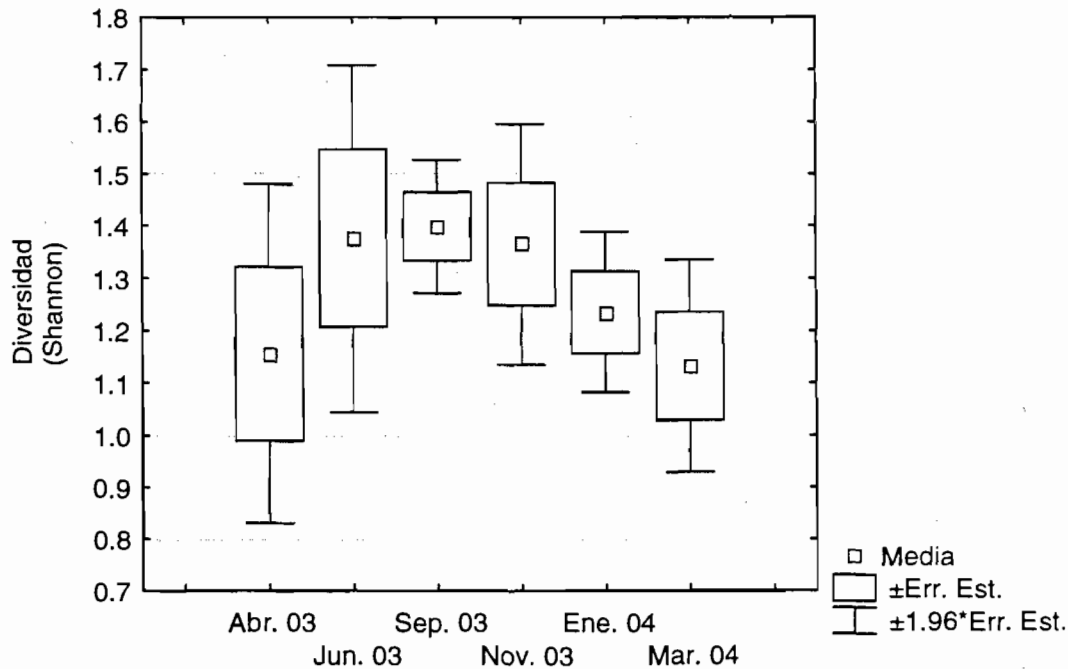


Figura 34. Variación temporal en la media y error estándar de la diversidad de las comunidades de anfibios y reptiles de los ocho sitios combinados.

Variación temporal en la dominancia

El índice de Berger-Parker considerando todas las especies de anfibios y reptiles de las comunidades indicó que la especie dominante en cada remanente varió en los diferentes muestreos; sin embargo, la lagartija *Anolis uniformis* y la rana *Eleutherodactylus rhodopis* fueron las especies que dominaron en la mayor parte de los sitios y muestreos, representando en ocasiones hasta el 70% de los organismos encontrados (Cuadro 16). Las otras especies que dominaron alguno de los muestreos fueron todas del grupo de los anfibios: la salamandra *Bolitoglossa rufescens*, dominó en el Fragmento 2 en marzo y el sapo *Bufo cavifrons* presentó alta dominancia en el Fragmento 6 en abril. Las ranas *Hyla microcephala*, *Eleutherodactylus berkenbuschi* y *Smilisca baudini* dominaron en los muestreos de noviembre y enero en el área LE y *E. berkenbuschi* fue la especie dominante en el área EB en noviembre y enero. Los individuos de estas especies de anfibios se encontraron predominantemente en estado juvenil.

Cuadro 16. Especie dominante e índice de Berger-Parker obtenido para las comunidades de anfibios y reptiles de cada sitio durante los muestreos realizados.

Muestreo	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
Abr. 03	<i>A. uniformis</i> (0.533)	<i>A. uniformis</i> (0.548)	<i>A. uniformis</i> (0.675)	<i>A. uniformis</i> (0.679)	<i>A. uniformis</i> (0.512)	<i>B. cavifrons</i> (0.561)	<i>A. uniformis</i> (0.378)	<i>E. rhodopis</i> (0.489)
Jun. 03	<i>A. uniformis</i> (0.6)	<i>A. uniformis</i> (0.538)	<i>A. uniformis</i> (0.727)	<i>A. uniformis</i> (0.588)	<i>A. uniformis</i> (0.625)	<i>A. uniformis</i> (0.355)	<i>A. uniformis</i> (0.294)	<i>A. uniformis</i> (0.327)
Sept. 03	<i>A. uniformis</i> (0.488)	<i>A. uniformis</i> (0.4)	<i>E. rhodopis</i> (0.54)	<i>A. uniformis</i> (0.51)	<i>E. rhodopis</i> (0.406)	<i>A. uniformis</i> (0.407)	<i>A. uniformis</i> (0.412)	<i>A. uniformis</i> (0.341)
Nov. 03	<i>E. rhodopis</i> (0.667)	<i>A. uniformis</i> (0.414)	<i>A. uniformis</i> (0.406)	<i>A. uniformis</i> (0.375)	<i>E. rhodopis</i> (0.553)	<i>E. rhodopis</i> , <i>A. uniformis</i> (0.364)	<i>H. microcephala</i> (0.462)	<i>E. berkenbuschi</i> (0.340)
Ener. 04	<i>A. uniformis</i> (0.696)	Ninguna (0.333)	<i>A. uniformis</i> (0.416)	<i>E. rhodopis</i> , <i>A. uniformis</i> (0.333)	<i>A. uniformis</i> (0.579)	<i>A. uniformis</i> (0.333)	<i>E. berkenbuschi</i> , <i>S. baudini</i> (0.381)	<i>E. berkenbuschi</i> (0.433)
Mar. 04	<i>E. rhodopis</i> (0.513)	<i>B. rufescens</i> (0.545)	<i>E. rhodopis</i> (0.571)	<i>A. uniformis</i> (0.534)	<i>E. rhodopis</i> (0.667)	<i>E. rhodopis</i> (0.432)	<i>E. rhodopis</i> (0.524)	<i>E. rhodopis</i> (0.345)

Variación temporal en los estados de desarrollo de las especies

Los individuos de las diferentes especies se asignaron a grupos de sexo-estado de desarrollo (hembra adulta, macho adulto, juvenil) o de estado de desarrollo para especies en las que se dificultó la diferenciación del sexo de los individuos. En el Apéndice 2 se presenta el rango de longitud hocico-cloaca (LHC) y la LHC promedio de los individuos de cada especie, así como el número de juveniles y de adultos en todos los sitios estudiados. A lo largo de los muestreos se observaron variaciones importantes en las proporciones de juveniles y adultos de las especies más abundantes en las comunidades. Hubo individuos juveniles y adultos de *Bufo cavifrons*, *Eleutherodactylus rhodopis*, *E. berkenbuschi* y *Anolis uniformis* en los seis muestreos realizados, mientras que *Bolitoglossa rufescens* no presentó individuos juveniles en septiembre y noviembre. En cada especie se dieron picos o aumentos en la abundancia de los juveniles en ciertos meses, *Bufo cavifrons* tuvo una gran cantidad de juveniles en abril (Figura 35), *E. berkenbuschi* en noviembre y enero (Figura 36), *Bolitoglossa rufescens* en marzo (Figura 38) y *Anolis uniformis* en septiembre (Figura 39). *Eleutherodactylus rhodopis* presentó tres picos de abundancia que se dieron en abril, noviembre y marzo (Figura 37).

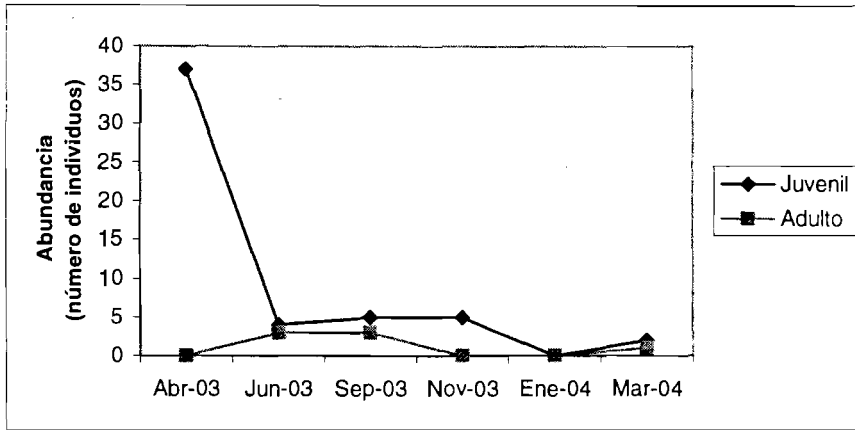


Figura 35. Variación temporal en la abundancia de juveniles y adultos de *Bufo cavifrons* en los ocho sitios combinados.

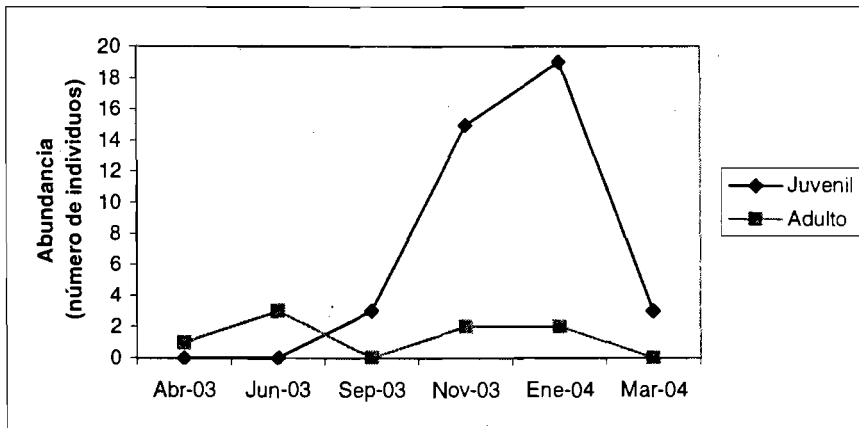


Figura 36. Variación temporal en la abundancia de juveniles y adultos de *Eleutherodactylus berkenbuschi* en los ocho sitios combinados.

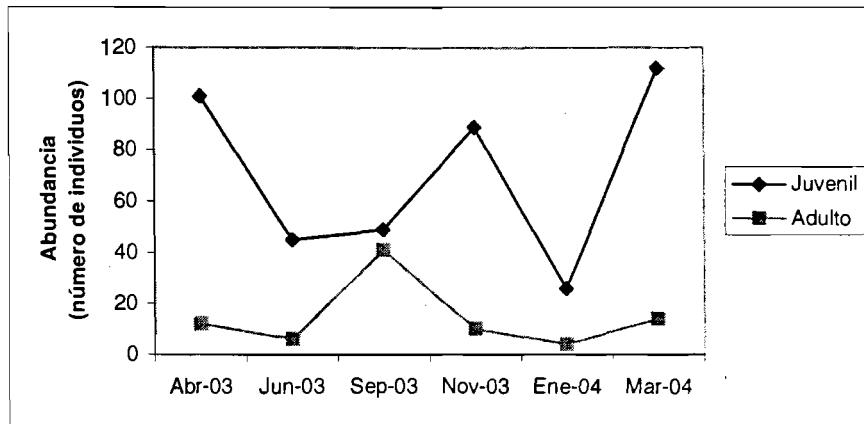


Figura 37. Variación temporal en la abundancia de juveniles y adultos de *Eleutherodactylus rhodopis* en los ocho sitios combinados.

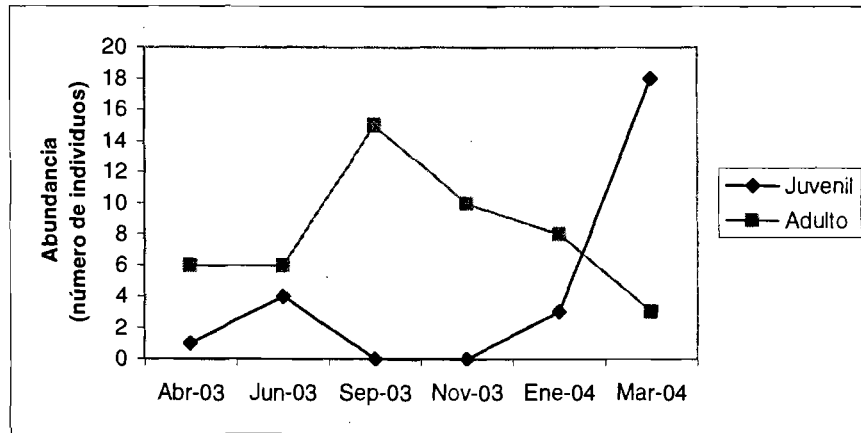


Figura 38. Variación temporal en la abundancia de juveniles y adultos de *Bolitoglossa rufescens* en los ocho sitios combinados.

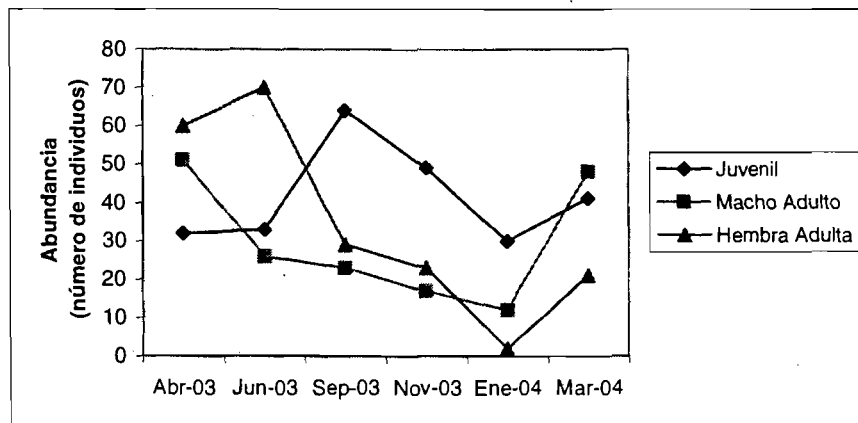


Figura 39. Variación temporal en la abundancia de juveniles, machos y hembras adultos de *Anolis uniformis* en los ocho sitios combinados.

Debido a las altas abundancias de *E. rhodopis* y *A. uniformis* en los ocho sitios de estudio fue posible analizar la variación temporal en las proporciones de juveniles y adultos en cada remanente. Se observaron algunas diferencias en la fenología respecto a los patrones generales encontrados con los individuos de todos los sitios combinados (Figuras 40 y 41).

En todos los remanentes hubo una mayor representación de juveniles de *Eleutherodactylus rhodopis* en la mayoría de los muestreos y hubo un aumento en la actividad de los adultos en el mes de septiembre, excepto en el Fragmento 2 y en el área LE donde no se detectó mayor número de adultos durante este mes. Hubo picos evidentes en la abundancia de juveniles en los remanentes, sin embargo éstos se presentaron en diferentes

momentos del año en cada sitio. En los Fragmentos 1 y 4 se observaron más juveniles los meses de marzo y abril, en los Fragmentos 2, 6 y el área EB se dieron tres picos principales de juveniles, en marzo, abril y noviembre, en el Fragmento 3 se hallaron más juveniles los meses de septiembre, noviembre y marzo, en el Fragmento 5 se registraron dos picos de juveniles los meses de abril y noviembre y en el área LE se observaron más juveniles en marzo (Figura 40).

Por otro lado la estructura de las poblaciones de *Anolis uniformis* en los diferentes sitios, mostró que las hembras fueron más abundantes en junio, excepto en el Fragmento 5 y en LE donde hubo un mayor número de hembras en abril. La mayor cantidad de machos adultos se registró en abril y marzo para los Fragmentos 1, 2, 3, 4 y el área LE; en el Fragmento 5 se observaron más machos en enero, en el Fragmento 6 el número de machos se mantuvo constante todo el año y en el área EB hubo más machos en septiembre y noviembre. Los picos de abundancia de juveniles también variaron entre sitios, el Fragmento 1 presentó dos picos de juveniles, uno en septiembre y uno en enero, los Fragmentos 2, 3, 5 y el área LE presentaron la mayor abundancia de juveniles en noviembre, el Fragmento 4 en septiembre y marzo, el Fragmento 6 en septiembre y el área EB en junio (Figura 41).

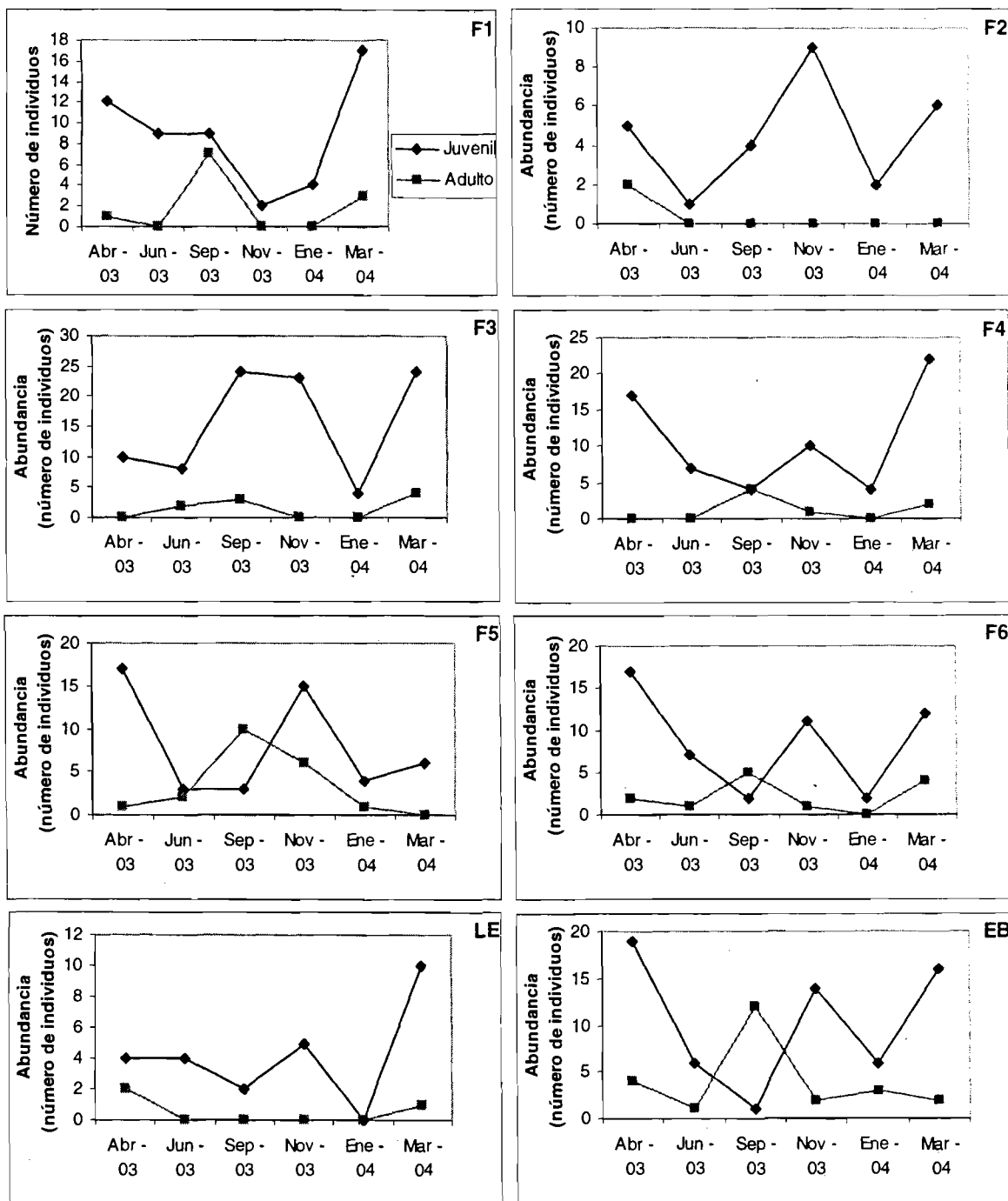


Figura 40. Variación temporal por sitio en la abundancia de juveniles y adultos de *Eleutherodactylus rhodopis* durante los muestreos realizados. F1=Fragmento 1, F2=Fragmento 2, F3=Fragmento 3, F4=Fragmento 4, F5=Fragmento 5, F6=Fragmento 6, LE=Laguna Escondida, EB=Estación de Biología.

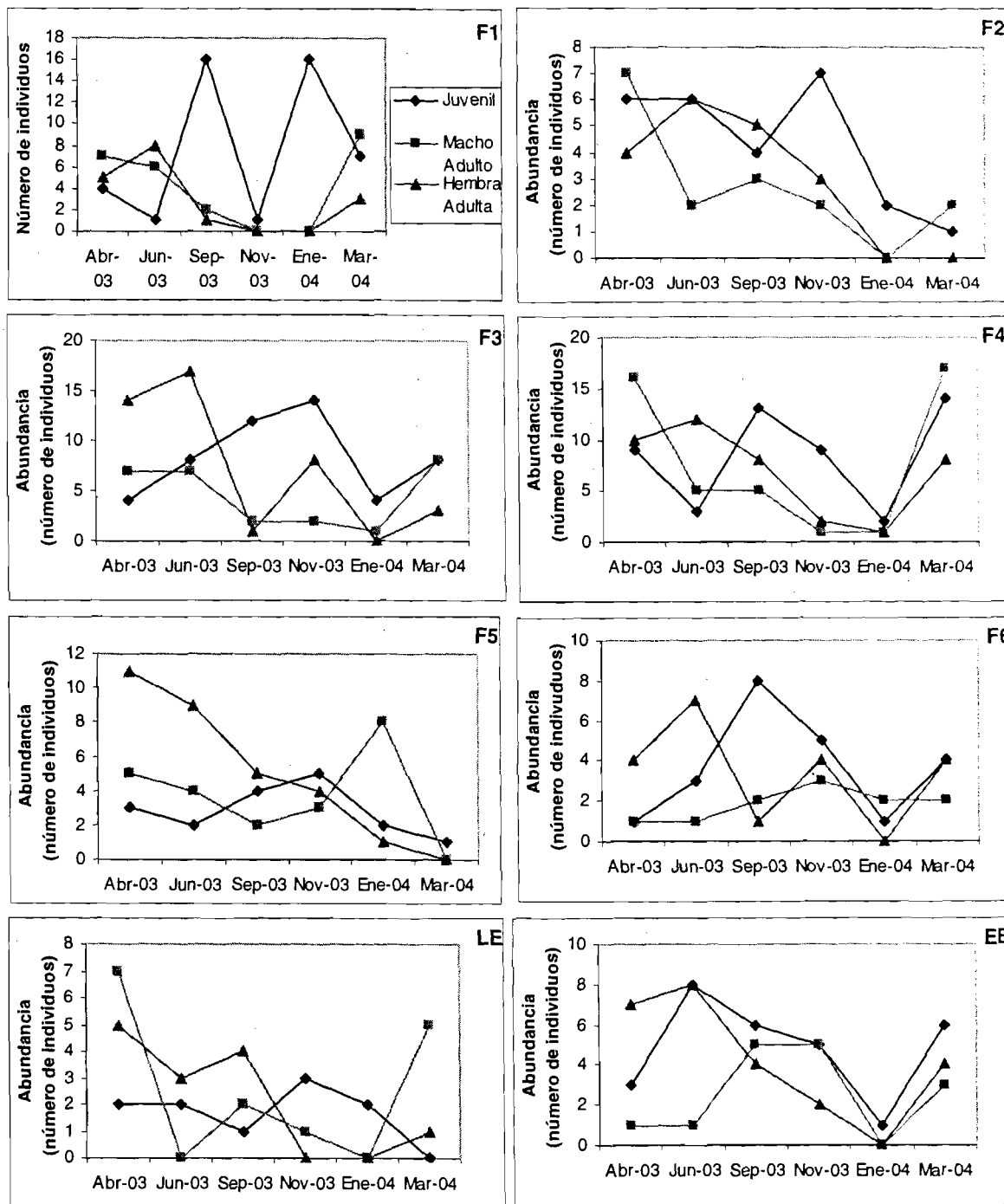


Figura 41. Variación temporal por sitio en la abundancia de juveniles, machos y hembras adultos de *Anolis uniformis* durante los muestreos realizados. F1=Fragmento 1, F2=Fragmento 2, F3=Fragmento 3, F4=Fragmento 4, F5=Fragmento 5, F6=Fragmento 6, LE=Laguna Escondida, EB=Estación de Biología.

Uso de microhábitat

De las 15 categorías de microhábitats utilizados por los anfibios y reptiles la gran mayoría correspondieron a sustratos naturales ya que en muy pocos casos se encontraron organismos en microhábitats artificiales. Se observaron mayores frecuencias de ocupación de ciertos microhábitats, predominantemente en la hojarasca y en las plantas herbáceas. En los 8 sitios estudiados los anfibios ocuparon la hojarasca, la tierra o lodo y las plantas herbáceas. Estos tres microhábitats fueron los únicos ocupados por los anfibios de los Fragmentos 1 y 3, sin embargo en el área de referencia EB los anfibios ocuparon 8 microhábitats distintos, difiriendo de manera importante del área LE en la cual sólo 4 microhábitats fueron ocupados por los anfibios.

Los microhábitats utilizados por la mayoría de los anfibios en los sitios fueron la hojarasca y las plantas que se encontraban entre los 10 y los 70 cm de altura. Un mayor número de individuos fue observado en la hojarasca de los Fragmentos 1, 3, 4, 5, 6 y el área EB, mientras que se hallaron más individuos en las plantas del Fragmento 2 y del área LE que en la hojarasca (Figura 42).

Los reptiles ocuparon una mayor variedad de microhábitats que los anfibios. En los 8 sitios de estudio se encontraron reptiles sobre árboles, hojarasca, plantas y trozos de madera, troncos o ramas en el suelo. El número de microhábitats ocupados por sitio varió de 5 en el Fragmento 2 a 9 en el Fragmento 3 y el área EB. Los microhábitats más utilizados por los reptiles también fueron la hojarasca y las plantas, un mayor número de individuos fue observado en la hojarasca de los Fragmentos 3, 5, 6 y el área EB, mientras que la mayor parte de los reptiles hallados en los Fragmentos 1, 2, 4 y el área LE se encontraron en plantas (Figura 43).

La prueba de Friedman mostró que el uso de los microhábitats por parte de los anfibios y reptiles difirió significativamente entre los sitios ($Fr=18.53$, $p<0.05$).

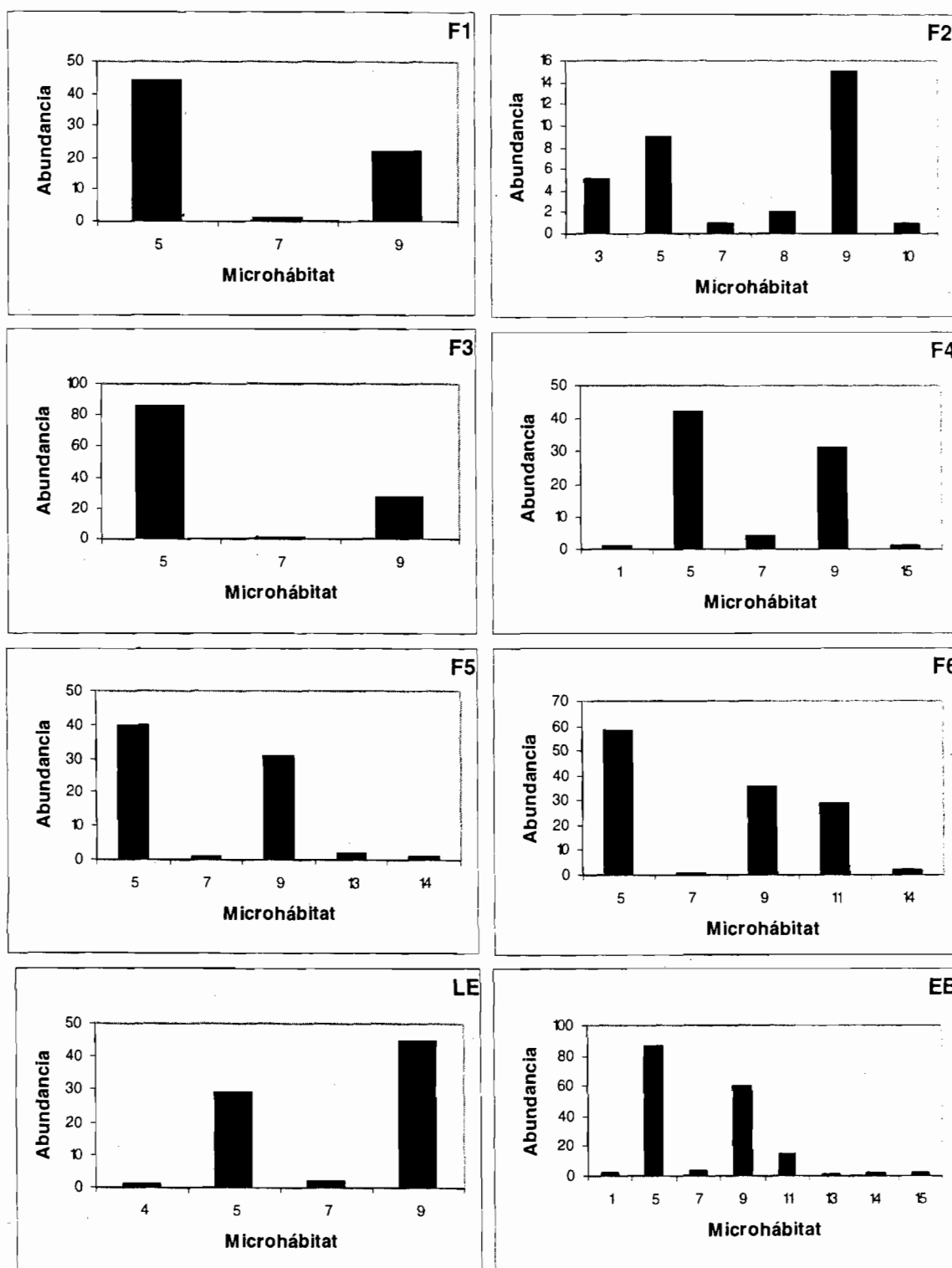


Figura 42. Frecuencia de ocupación de microhábitats utilizados por los anfibios en los sitios estudiados. 1) Árbol (tronco o follaje), 2) Árbol (corteza de tronco), 3) Bambú, 4) Cuerpo de agua, 5) Hojarasca, 6) Hoyo en tierra, 7) Lodo o tierra, 8) Pasto, 9) Planta herbácea, 10) Rocas, 11) Rocas en cuerpo de agua, 12) Tronco en descomposición, 13) Trozo de madera, tronco o rama de árbol en el suelo (debajo), 14) Trozo de madera, tronco o rama de árbol en el suelo (sobre), 15) Otros (alambre de púas, cisterna, estiércol y tubería de agua). F1=Fragmento 1, F2=Fragmento 2, F3=Fragmento 3, F4=Fragmento 4, F5=Fragmento 5, F6=Fragmento 6, LE=Laguna Escondida, EB=Estación de Biología.

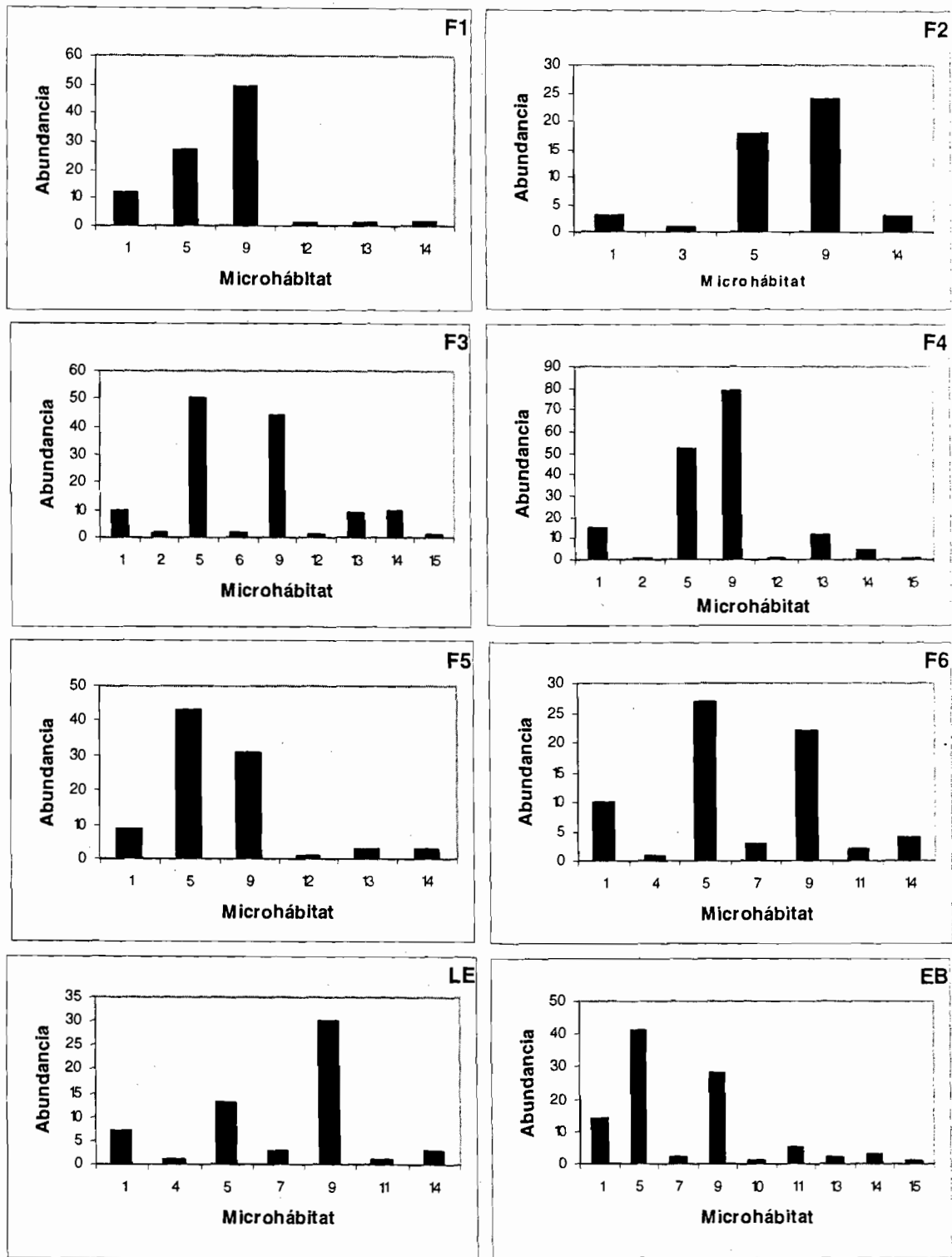


Figura 43. Frecuencia de ocupación de microhábitats utilizados por los reptiles en los sitios estudiados. 1) Árbol (tronco o follaje), 2) Árbol (corteza de tronco), 3) Bambú, 4) Cuerpo de agua, 5) Hojarasca, 6) Hoyo en tierra, 7) Lodo o tierra, 8) Pasto, 9) Planta herbácea, 10) Rocas, 11) Rocas en cuerpo de agua, 12) Tronco en descomposición, 13) Trozo de madera, Tronco o rama de árbol en el suelo (debajo), 14) Trozo de madera, tronco o rama de árbol en el suelo (sobre), 15) Otros (alambre de púas, cisterna, estiércol y tubería de agua). F1=Fragmento 1, F2=Fragmento 2, F3=Fragmento 3, F4=Fragmento 4, F5=Fragmento 5, F6=Fragmento 6, LE=Laguna Escondida, EB=Estación de Biología.

Los microhábitats utilizados por las especies de anfibios y reptiles fueron variables, siendo *Eleutherodactylus rhodopis* la especie que ocupó más microhábitats (10), aunque la mayor parte de los individuos se encontraron en la hojarasca. *Smilisca baudinii* se encontró en 6 microhábitats diferentes pero estuvo principalmente en plantas. *Bufo cavifrons* y *B. valliceps* ocuparon microhábitats muy similares, sin embargo *B. cavifrons* se encontró principalmente en rocas dentro de cuerpos de agua y *B. valliceps* en la hojarasca. Las especies de anfibios que fueron halladas exclusivamente en un microhábitat (*Hyla microcephala*, *E. alfredi* y *B. mexicana*) o en dos (*H. dendroscarta* y *Rana berlandieri*) fueron poco abundantes; sin embargo, *Bolitoglossa rufescens* que fue una especie abundante sólo se encontró en bambúes y plantas, siendo más común en estas últimas. El resto de las especies de anfibios (*S. cyanosticta* y *E. berkenbuschi*) ocuparon principalmente plantas.

En cuanto a los reptiles, *Anolis uniformis* fue la especie que ocupó un mayor número de microhábitats (11), aunque se cuantificaron más individuos en plantas y en hojarasca. El resto de las especies de reptiles se hallaron en 5 o menos microhábitats. Las especies halladas exclusivamente en uno o dos microhábitats estuvieron representadas por sólo uno o dos individuos, excepto *Anolis rodriguezi* cuyos individuos fueron hallados únicamente en plantas, *Corytophanes hernandezii* que sólo se encontró en plantas y en hojarasca, siendo mucho más frecuente en plantas y finalmente *Sphenomorphus cherrieri* y *Ameiva undulata* que sólo fueron encontradas en hojarasca y tierra.

Anolis barkeri y *Scincella gemmingeri* se hallaron en cuatro microhábitats, siendo más abundante en rocas dentro de cuerpos de agua la primera y en la hojarasca la segunda. *Lepidophyma pajapanense* y *L. tuxtlae* se hallaron en 3 y 5 microhábitats respectivamente siendo más común hallar a *L. tuxtlae* bajo trozos de madera o de troncos de árboles en el suelo. La única especie del grupo de las serpientes que presentó alta abundancia, *Imantodes cenchoa* se halló en tres microhábitats aunque la mayoría de los individuos estuvieron en plantas (Cuadro 17).

Cuadro 17. Frecuencia de ocupación de microhábitats utilizados por las especies en los sitios estudiados.

Especie	Microhábitat usado														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
AMPHIBIA															
<i>Bufo cavifrons</i>					27		2	1	2		28				
<i>Bufo valliceps</i>					23		1		5		5				
<i>Hyla dendroscarta</i>									1		1				
<i>Hyla microcephala</i>									12						
<i>S. baudini</i>	1		1		1			1	18						1
<i>Smilisca cyanosticta</i>					2				13						1
<i>Eleutherodactylus alfredi</i>									3						
<i>Eleutherodactylu berkenbuschi</i>					7		3		36		10				
<i>Eleutherodactylu rhodopis</i>	1	1		1	353		11		130		1		3	7	1
<i>Rana berlandieri</i>					1				1						
<i>Bolitoglossa mexicana</i>									2						
<i>B. rufescens</i>			8.1						91.8						
REPTILIA															
<i>Basiliscus vittatus</i>				100											
<i>Corytophanes hernandezi</i>					6				68						
<i>Sceloporus variabilis</i>					1										
<i>Anolis barkeri</i>				1					2		8			1	
<i>Anolis rodriguezi</i>									12						
<i>Anolis uniformis</i>	77		4		229	1			268	1	4	2	8	32	2
<i>Eumeces sumichrasti</i>					1										
<i>Scincella gemmingeri</i>					16								1	2	1
<i>Sphenomorphus cherriei</i>					5		1								
<i>Ameiva undulata</i>					9		1								
<i>Lepidophyma pajapanense</i>					1		1						1		
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	1	2			1	1							17		
<i>Boa constrictor</i>					1										
<i>Coniophanes fissidens</i>					1		1								
<i>Coniophanes imperialis</i>					1										
<i>Dendrophidion vinitor</i>					1										
<i>Drymarchon corais</i>					1										
<i>Ficimia publia</i>					1										
<i>Imantodes cenchoa</i>	1				1				33						
<i>Lampropeltis triangulum</i>							1								
<i>Pseustes poecilonotus</i>					1										
<i>Rhadinaea decorata</i>					1		1								
<i>Sibon sartori</i>									1						
<i>Micrurus limbatus</i>					1										
<i>Bothrops asper</i>					3		1				1				
<i>Kinosternon leucostomum</i>				1											

1) Árbol (tronco o follaje), 2) Árbol (corteza de tronco), 3) Bambú, 4) Cuerpo de agua, 5) Hojarasca, 6) Hoyo en tierra, 7) Lodo o tierra, 8) Pasto, 9) Planta herbácea, 10) Rocas, 11) Rocas en cuerpo de agua, 12) Tronco en descomposición, 13) Trozo de madera, tronco o rama de árbol en el suelo (debajo), 14) Trozo de madera, tronco o rama de árbol en el suelo (sobre), 15) Otros (alambre de púas, cisterna, estiércol y tubería de agua).

Temperatura y humedad relativa de los microhabitats

Los datos de temperatura registrados en los microhábitats usados por los organismos encontrados en cada sitio mostraron que los Fragmentos 4 y 5 tuvieron las temperaturas más altas difiriendo del resto de los remanentes. A partir del Fragmento 4 se dio un decremento en la temperatura al aumentar el tamaño de las áreas. El Fragmento 2 y las áreas de referencia LE y EB tuvieron las menores temperaturas (Figura 44). En cuanto a la humedad relativa los datos difirieron entre los sitios y se incrementaron al aumentar el área de los mismos, no obstante el Fragmento 2 salió de este patrón y tuvo registros de humedad similares a los hallados en los sitios de mayor tamaño (Fragmento 6, LE y EB). Las diferencias en la temperatura y humedad relativa del Fragmento 2 con el resto de los fragmentos pequeños parecen relacionarse con la mayora altura en la que se ubica y con la presencia de un cuerpo de agua (Figura 45).

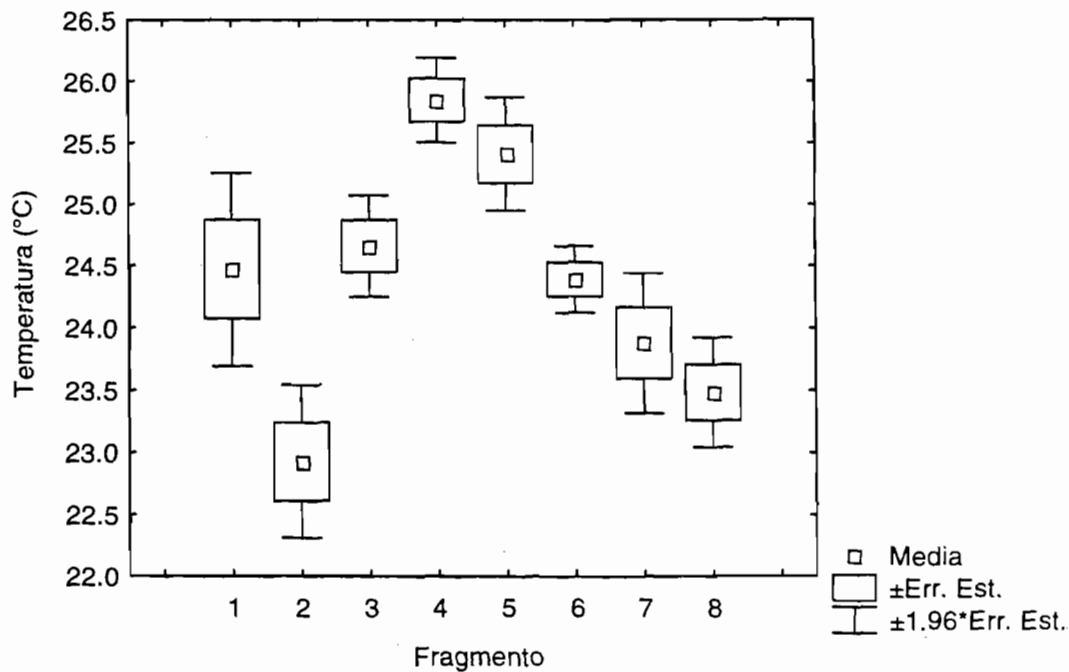


Figura 44. Media y error estándar de las temperaturas ambientales registradas en los microhábitats usados por los anfibios y reptiles de los ocho sitios estudiados.

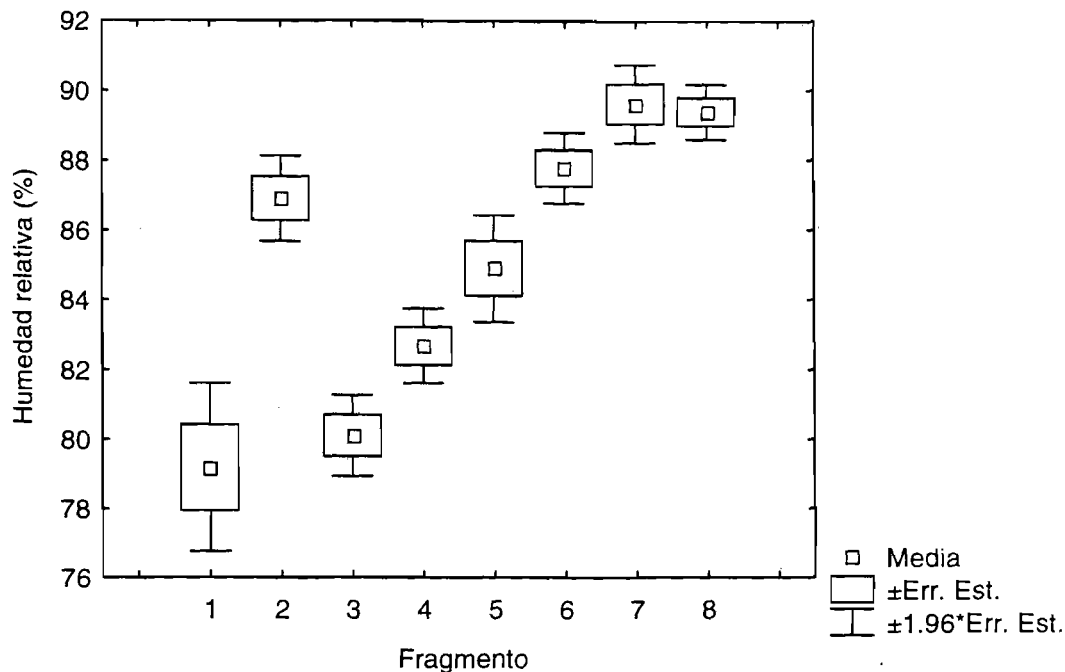


Figura 45. Media y error estándar de los datos de humedad relativa registrados en los microhábitats usados por los anfibios y reptiles de los ocho sitios estudiados.

Rangos de temperatura y humedad relativa usados por las especies

Los rangos de temperatura y humedad relativa de los microhábitats en los que fueron encontrados los individuos de las cinco especies más abundantes en los sitios estudiados fueron variables y algunas mostraron patrones claros de preferencias en los gradientes. Los individuos de *Bufo cavifrons* se encontraron entre los 22 y los 30 °C de temperatura y ocuparon un amplio rango de niveles de humedad relativa; sin embargo, la mayor parte de estos sapos estuvieron en sitios con 25 °C de temperatura y 92 a 94% de humedad (Figura 46). Para *Eleutherodactylus berkenbuschi* el rango de temperaturas ocupado estuvo entre los 17 y los 28 °C, se encontraron más individuos en los 17, 18 y 23 °C de temperatura, aunque no se observó un patrón claro de preferencias termales. En cuanto a la humedad relativa, estas ranas ocuparon sitios entre 85 y 98% presentándose mayores abundancias en sitios con humedades relativas en el rango de 93 al 98% (Figura 47). En el caso de *E. rhodopsis* se encontraron individuos en un gran rango de temperaturas que fueron desde los 16 hasta los 29 °C; sin embargo, los individuos seleccionaron principalmente microhábitats con temperaturas entre los 23 y los 28 °C. El rango de humedad relativa ocupado fue muy

amplio observándose mayores abundancias entre el 77 y el 98% (Figura 48). Los individuos de *Bolitoglossa rufescens* estuvieron activos en sitios desde los 16 a los 27 °C sin mostrar preferencias en este gradiente. Para la humedad relativa el rango fue muy amplio y hubo abundancias algo mayores en microhábitats que se encontraban entre el 88 y el 92% (Figura 49).

Los individuos de *Anolis uniformis* se hallaron en microhábitats con un amplio grado de temperaturas desde 17 hasta 32 °C, aun cuando un mayor número de individuos fue encontrado entre los 23 y los 29 °C. El rango de humedad relativa ocupado fue desde el 60 hasta el 97% detectándose preferencias entre el 80 y el 92% de humedad (Figura 50).

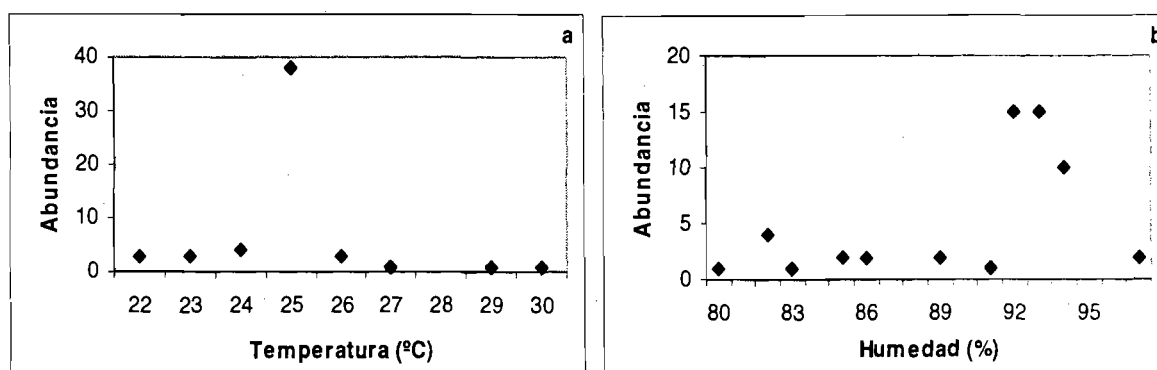


Figura 46. Rango de temperatura (a) y humedad relativa (b) en que fueron encontrados los individuos de *Bufo cavifrons* en los ocho sitios combinados.

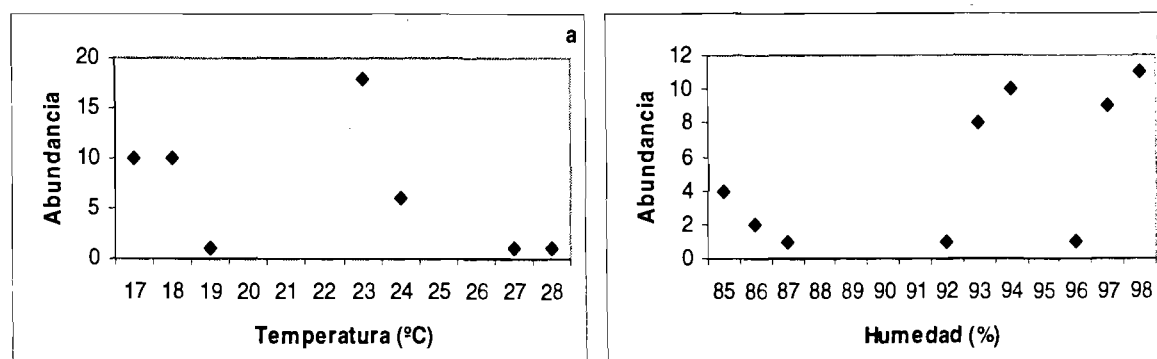


Figura 47. Rango de temperatura (a) y humedad relativa (b) en que fueron encontrados los individuos de *Eleutherodactylus berkenbuschi* en los ocho sitios combinados.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

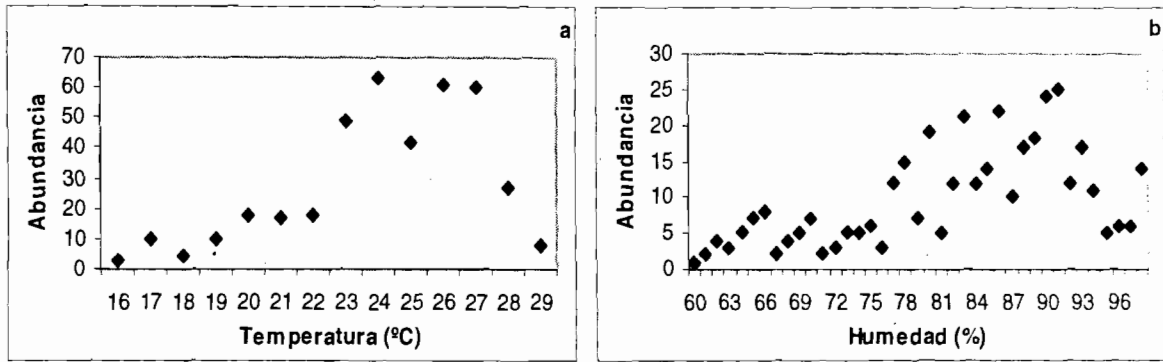


Figura 48. Rango de temperatura (a) y humedad relativa (b) en que fueron encontrados los individuos de *Eleutherodactylus rhodpis* en los ocho sitios combinados.

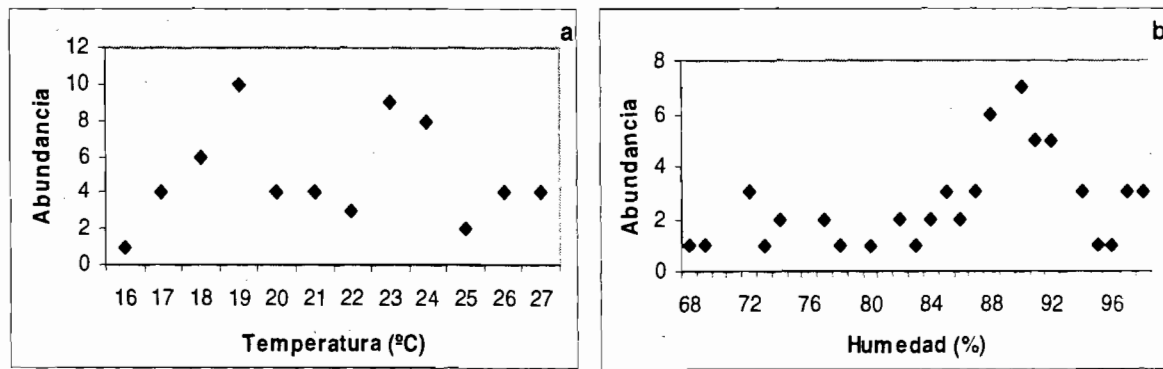


Figura 49. Rango de temperatura (a) y humedad relativa (b) en que fueron encontrados los individuos de *Bolitoglossa rufescens* en los ocho sitios combinados.

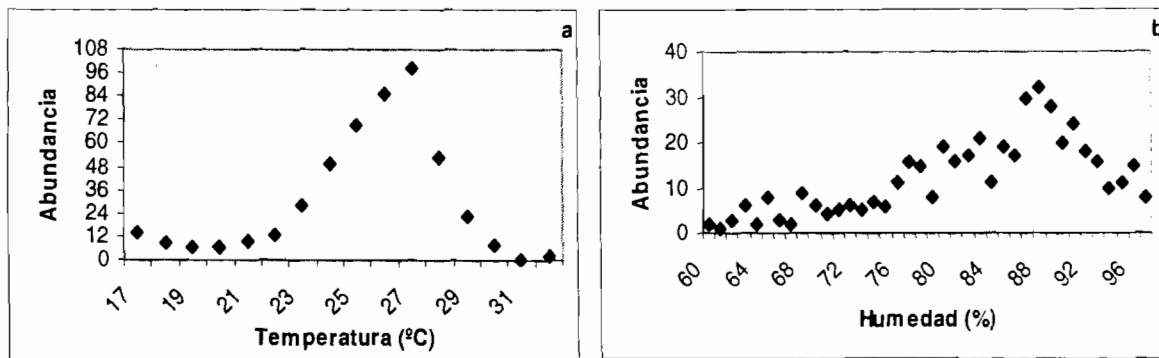


Figura 50. Rango de temperatura (a) y humedad relativa (b) en que fueron encontrados los individuos de *Anolis uniformis* en los ocho sitios combinados.

DISCUSIÓN

Riqueza y composición de las comunidades

La riqueza herpetofaunística encontrada en las áreas estudiadas (38 especies) fue baja considerando que se cuenta con un registro de 137 especies (35 de anfibios y 102 de reptiles) presentes en las zonas de bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas (Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca, 1997). Sin embargo, al considerar sólo la herpetofauna registrada previamente para el área de la Estación de Biología y las zonas bajas aledañas menores a los 600 metros sobre el nivel del mar, este número baja a 27 especies de anfibios y 59 de reptiles para un total de 86 especies (Pérez-Higareda com. pers.). La riqueza total encontrada en este estudio corresponde al 44.1% de esta última cifra; en el Fragmento 6 y en las áreas de referencia Laguna Escondida y Estación de Biología se encontró representado el 20.9 % de la herpetofauna mientras que la riqueza registrada en el Fragmento 1 incluyó sólo el 8.1 %. Cabe mencionar que los estimadores de riqueza indicaron que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para registrar la mayor parte de las especies presentes en los fragmentos más pequeños (1, 2, 3, 4, 5), pero insuficiente para encontrar el mayor número de especies (principalmente de reptiles) en las tres áreas de mayor tamaño (Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología). Es evidente que estos tres sitios albergan un mayor número de especies que las registradas debido a su extensión y complejidad, y a la presencia de muchas especies raras que requieren de un gran esfuerzo para ser detectadas. Debido a las diferencias en los hábitos y en la capturabilidad de los grupos de animales que constituyen la herpetofauna, algunos autores coinciden en señalar la necesidad de una combinación de métodos que incluyen las búsquedas activas con encuentros visuales (empleadas en este estudio) y el uso de diferentes tipos de trampas y herramientas para evaluar con mayor precisión la riqueza de anfibios y reptiles en un sitio (Reagan, 1992; Tocher *et al.*, 1997; Akani *et al.*, 1999; Kolozsvary & Swihart 1999; Vallan, 2000). No obstante, Doan (2003) indica que la complejidad de la vegetación en los bosques tropicales húmedos, la escasa disponibilidad de luz, la constante precipitación y la humedad del ambiente dificultan la aplicación y el funcionamiento de otros métodos, concluyendo que los encuentros visuales son el método más eficiente para el muestreo de la herpetofauna en estos bosques ya que producen un

mayor número de registros de especies e individuos. De esta forma, el tipo de muestreo empleado en nuestro estudio fue el más adecuado aún cuando impide cuantificar la herpetofauna subterránea y de los estratos altos de la vegetación. No obstante el tiempo invertido debe ser mayor para tener una mejor representación de la herpetofauna presente en las áreas extensas de vegetación.

Independientemente de la insuficiencia del muestreo en las tres áreas de mayor tamaño, la riqueza encontrada en las comunidades de anfibios y reptiles fue significativamente mayor en las dos áreas de referencia (Laguna Escondida y Estación de Biología) que la encontrada en el Fragmento 1, como se esperaba. Para los anfibios la riqueza de los Fragmentos 1 y 5 fue muy baja respecto a la mayor parte de los sitios y en el caso de los reptiles la riqueza hallada en el Fragmento 1 fue significativamente menor a la encontrada en Laguna Escondida.

Es evidente que un gran porcentaje de las especies de anfibios y reptiles que potencialmente podrían presentarse en los cinco fragmentos más pequeños de nuestro estudio han desaparecido de estos o son extremadamente raras. Además de las diferencias encontradas, hubo un cambio notorio en la riqueza registrada en el Fragmento 5 (11 especies en un área de 7.20 ha) y la registrada en el Fragmento 6 que mide 9.25 ha y albergó 18 especies al igual que las áreas de referencia Laguna Escondida y Estación de Biología. Estos resultados sugieren que el Fragmento 6 tiene un tamaño crítico que puede sostener un número alto de especies en relación a los remanentes pequeños. En los Tuxtlas el estudio realizado por Mena *et al.* (2004) indicó que dos remanentes de selva alta perennifolia de 25.2 y 41.6 ha son capaces de mantener riqueza y diversidad de herpetofauna similares a las encontradas en la zona conservada de la Estación de Biología, sin embargo, esto no había sido registrado para fragmentos más pequeños de vegetación. Saunders *et al.* (1991), Laurance *et al.* (1998a) y Blouin & Weatherhead (2001) indican que el daño causado por los factores ambientales externos como el viento y la lluvia sobre las comunidades de plantas en los bosques fragmentados puede ser amortiguado cuando existe una densa cobertura del dosel. Los fragmentos menores de 10 ha tienen mortalidades de árboles más altas que los de mayor tamaño, además estos remanentes son más afectados por los cambios ambientales causados por la fragmentación que los remanentes de vegetación más grandes. En nuestro estudio el Fragmento 1 presenta características que lo hacen más

vulnerable a los efectos de la fragmentación. Además de ser el remanente más pequeño, presenta una forma alargada y por ende una mayor proporción de borde y se ubica en una zona más alta y expuesta que el resto de los sitios estudiados. La vegetación de este fragmento es afectada por el fuerte viento que puede atravesar todo el sitio dada la separación que existe entre los escasos árboles grandes. Como consecuencia en este remanente hay grandes claros en el dosel y gran perturbación. Evidentemente esto ha llevado a una reducción en la riqueza de especies y a una simplificación de la estructura de las comunidades. En contraste, el Fragmento 6 y las áreas de referencia Laguna Escondida y Estación de Biología sólo son afectados por el viento en los bordes ya que en el interior la vegetación es densa y compleja, permitiendo la existencia de comunidades más ricas de anfibios y reptiles.

Muchos estudios realizados dentro del Proyecto Dinámicas Biológicas de Fragmentos de Bosque en Manaus, Brasil señalan que generalmente los remanentes que miden entre 1 y 10 ha pierden muchas especies de animales rápidamente, siendo las especies que persisten en estos las menos vulnerables a la fragmentación, pues toleran las condiciones presentes en áreas pequeñas, los efectos de borde y la composición de la matriz (Laurance *et al.*, 2002). De esta forma las especies presentes en el Fragmento 1 (*Eleutherodactylus rhodopis*, *Bolitoglossa rufescens*, *Anolis rodriguezi*, *A. uniformis*, *Lepidophyma tuxtlae*, *Ameiva undulata* e *Imantodes cenchoa*) pueden considerarse las especies menos vulnerables dentro del paisaje estudiado ya que cubren sus requerimientos básicos de espacio, refugio y alimento en este pequeño remanente de 1 ha, pese al grado de perturbación y la fuerte influencia ejercida por la matriz.

Cabe mencionar que sólo cuatro de las 38 especies registradas en este estudio se encontraron distribuidas en los ocho sitios independientemente del tamaño del remanente, la vegetación y otras características presentes en estos (la rana *Eleutherodactylus rhodopis*, la salamandra *Bolitoglossa rufescens*, la lagartija *Anolis uniformis* y la culebra *Imantodes cenchoa*). Una cantidad grande de especies (17) se registró sólo en uno de los sitios, siendo más de la mitad de estas del grupo de las serpientes. El Fragmento 6 y Laguna Escondida presentaron el mayor número de especies únicas con 4 y 5 respectivamente, no obstante en todos los fragmentos pequeños, excepto en el Fragmento 1, se encontraron especies únicas (*Hyla dendroscarta* en el Fragmento 2, *Sceloporus variabilis*, *Boa constrictor* y

Drymarchon corais en el Fragmento 3, *Bolitoglossa mexicana* en el Fragmento 4, *Micrurus limbatus* en el Fragmento 5, *Ficimia publia*, *Lampropeltis triangulum*, *Sibon sartori* y *Kinosternon leucostomum* en el Fragmento 6). Es probable que la ausencia de estas especies en las áreas de referencia sea consecuencia del esfuerzo de muestreo o de las bajas abundancias de las mismas, dado que *B. mexicana*, *B. constrictor*, *D. corais*, *M. limbatus*, *F. publia*, *L. triangulum*, *S. sartori* y *K. leucostomum* han sido registradas dentro de la selva de la Estación de Biología y zonas aledañas en estudios previos (Vogt *et al.*, 1997; Anderson & Mathis, 1999).

Cabe mencionar que en muchos trabajos sobre los efectos de la fragmentación en la herpetofauna se ha descrito el anidamiento de las comunidades, es decir un patrón de composición no azaroso en el cual las especies encontradas en los remanentes más pequeños de vegetación o en las comunidades depauperadas son una subserie predecible de las especies presentes en los parches más grandes o en las comunidades más ricas (Worthen, 1996). Kolozsvary y Swihart (1999), Vallan (2000) y Pineda y Halffer (2004) mencionan que algunas especies de anfibios son más sensibles a la fragmentación y particularmente al área y a la proporción de hábitat forestal o dosel de forma que desaparecen de los fragmentos en una secuencia predecible en relación al tamaño de los sitios, por su parte Mac Nally & Brown (2001) encontraron un patrón anidado en las comunidades de reptiles terrestres en Australia. Es muy probable que esta pérdida y distribución no azarosa de las especies en las comunidades se este presentando en el paisaje estudiado; aún cuando la presencia de especies únicas en los fragmentos pequeños podría estar reflejando una distribución heterogénea de las mismas antes de la fragmentación del paisaje.

Sceloporus variabilis es una especie de lagartija muy común en zonas perturbadas y abiertas de la región (Vogt *et al.*, 1997). Su presencia exclusiva en el Fragmento 3 puede relacionarse con la invasión ocasional al remanente desde los potreros que lo circundan y no con las características propias de este sitio. Por otra parte la presencia de *Hyla dendroscarta* en bosques de bajas elevaciones en la región se considera dudosa y se ha mencionado como una especie rara que habita de los 450 a los 900 metros sobre el nivel del mar (Vogt *et al.*, 1997; Pérez-Higareda com. pers.). Es muy probable que esta especie, encontrada únicamente en el Fragmento 2, sólo este presente en la parte más alta de la

reserva de Los Tuxtlas (que no fue abarcada por nuestros muestreos) y este ausente de las zonas muestreadas en las áreas de referencia debido a las menores altitudes que las caracterizan. Cabe recordar que la selva comprendida en la reserva de los Tuxtlas alcanza altitudes de 650 m (Dirzo *et al.* 1997), sin embargo el área muestreada de la Estación de Biología alcanzó 350 m de altitud como máximo.

Por otro lado *Bufo cavifrons*, *Smilisca cyanosticta*, *Anolis rodriguezi* y *Scincella gemmingeri* fueron registradas en dos o más fragmentos pequeños y estuvieron ausentes de las zonas grandes de vegetación. La ausencia de *B. cavifrons* y *S. gemmingeri* de las áreas de referencia parece relacionada con la altura de los sitios muestreados dado que Vogt *et al.*, (1997) y Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca (1997) indican que *B. cavifrons* habita principalmente en bosques de pino y en bosques tropicales ubicados en las zonas altas de Los Tuxtlas, mientras que *S. gemmingeri* también es considerada como una especie propia de tierras altas (Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca, 1997). Por otra parte *S. cyanosticta* y *A. rodriguezi* son especies que se distribuyen en un gran rango de altitudes dentro de la región y han sido registradas en el área de la Estación de Biología (Vogt *et al.*, 1997). No obstante, Lee (1996) menciona que *A. rodriguezi* es más común en los bordes de los bosques que en el interior lo que podría explicar su mayor frecuencia en los fragmentos pequeños.

Por su parte la rana *Eleutherodactylus berkenbuschi* y las lagartijas *Anolis barkeri* y *Sphenomorphus cherriei* fueron especies exclusivas de las dos selvas extensas (Laguna Escondida y Estación de Biología) y estuvieron ausentes en los fragmentos pequeños. Estas especies parecen tener ciertos requerimientos asociados al tamaño o las características de las áreas más continuas de vegetación. *Anolis barkeri* es una especie semiacuática fuertemente asociada con la presencia de cuerpos agua (López-González *et al.*, 1993; Birt *et al.*, 2001). López-González *et al.* (1993) y Vogt *et al.* (1997) indican que estas lagartijas son abundantes en la región y se encuentran en la selva alta perennifolia desde el nivel del mar hasta los 1100 m de altitud. Este estudio muestra que *A. barkeri* no habita remanentes de vegetación pequeños aún cuando estos presenten cuerpos de agua y características altitudinales que pueden tolerar como es el caso de los Fragmentos 2 y 6. En el caso de *Sphenomorphus cherriei*, Lazcano-Barrero *et al.* (1992) mencionan que es una especie de lagartija exclusiva de áreas con vegetación primaria y Vogt *et al.* (1997) indican que es

abundante en la región de Los Tuxtlas, habitando desde el nivel del mar hasta los 1000 m de altitud. En nuestro estudio la única especie de scincido encontrada en los fragmentos pequeños fue *Scincella gemmingeri*, lo cual sugiere que *S. cherriei* es sensible al tamaño del área y a los efectos de la fragmentación. Por otro lado Vogt *et al.* (1997) y Hernández *et al.* (2004) indican que en Los Tuxtlas *E. berkenbuschi* es abundante y está restringida al bosque tropical que circunda la Estación de Biología a altitudes bajas. Esta información es confirmada por nuestro estudio.

Todas las especies exclusivas para la selva de Laguna Escondida (*Hyla microcephala*, *Rana berlandieri*, *Basiliscus vittatus*, *Eumeces sumichrasti* y *Pseustes poecilonotus*) y para el bosque de la Estación de Biología (*Coniophanes imperialis* y *Dendrophidion vinitor*) tuvieron abundancias muy bajas y probablemente han desaparecido de los fragmentos pequeños de bosque tropical. La única especie relativamente abundante de éstas, *Hyla microcephala*, parece estar restringida por la altitud de los sitios ya que es común en áreas perturbadas menores a los 500 metros sobre el nivel del mar y rara vez se encuentran a mayores altitudes (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992; Lee, 1996; Vogt *et al.*, 1997).

Finalmente *Bufo valliceps*, *Smilisca baudini*, *Eleutherodactylus alfredi*, *Corytophanes hernandesi*, *Ameiva undulata*, *Lepidophyma pajapanense*, *L. tuxtlae*, *Coniophanes fissidens*, *Rhadinaea decorata* y *Bothrops asper* se presentaron tanto en fragmentos chicos como en las áreas de referencia (Laguna Escondida y Estación de Biología) mostrando poca sensibilidad a las diferentes condiciones de los sitios. La mayor parte de estas especies son comunes en la región y se encuentran en varios tipos de vegetación (Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca, 1997).

Es importante considerar que existe un cambio abrupto en las condiciones ambientales entre la pastura forrajada por el ganado y las áreas de bosque tropical (Murcia, 1995; Estrada *et al.*, 2002), no obstante la composición específica de las áreas estudiadas muestra una combinación de especies de anfibios y reptiles de zonas conservadas y otras que son más comunes en áreas perturbadas y cuya presencia es frecuente en los potreros. Las lagartijas *Sceloporus variabilis*, *Ameiva undulata* y *Basiliscus vittatus* que típicamente se asocian con zonas abiertas y perturbadas (Ramírez-Bautista, 1977; Lazcano-Barrero *et al.*, 1992; Vogt *et al.*, 1997; Urbina *et al.*, 2004;

Reynoso-Rosales *et al.*, *en prensa*) entran ocasionalmente al bosque y fueron encontradas principalmente cerca de los bordes de las selvas extensas y de los fragmentos. Salvatore y Reynoso (2004) indican que los potreros de Los Tuxtlas son habitados por una variedad importante de especies de anfibios y reptiles, algunas de las cuales son exclusivas de estos sitios mientras que otras también habitan o invaden ocasionalmente los fragmentos de vegetación original. Janzen (1986), Malcom (1991), Tocher *et al.* (1997) y Gascon *et al.* (1999) mencionan que la matriz puede permitir los movimientos de ciertas especies a través del paisaje y puede ejercer una fuerte influencia en las dinámicas de las comunidades alterando la composición de especies dentro de los remanentes. En el caso de los anuros se ha citado que ciertas especies pueden preferir áreas abiertas o la vegetación de la matriz para vivir y no áreas de bosque (Guerry & Hunter 2002; Vallan, 2000); sin embargo, Reaser (2000) encontró que el ganado tiene un impacto negativo en poblaciones de *Rana* ya que existen cambios en la calidad del agua, química y temperatura causados por el pastoreo que pueden ser acumulativos por largo tiempo y cambiar los ambientes acuáticos en fragmentos circundados por pasturas para la ganadería.

En el paisaje estudiado es posible que algunos anfibios con ciclo indirecto como *Smilisca baudini* que es común en potreros y en áreas perturbadas (Lazcano-Barrero *et al.* 1992; Lee, 1996) no solo se estén reproduciendo en los fragmentos de bosque sino que estén también utilizando algunos estanques artificiales para el ganado que se encuentran dentro de los potreros. De esta forma ciertas especies de anuros tolerantes que presentan estado larval pueden ser beneficiadas por los estanques artificiales que comúnmente se encuentran en la matriz (Fahrig, 2003) y la fragmentación no impide su persistencia en los remanentes pequeños.

Considerando lo anterior, se puede afirmar que la composición específica encontrada en los sitios de estudio está determinada principalmente por los diferentes grados de sensibilidad que manifiestan las especies ante los cambios provocados por la fragmentación, por la influencia de la matriz adyacente a los remanentes de bosque y por la distribución diferencial de algunas especies en el gradiente altitudinal. No obstante la mayor parte de las especies que habitan en los fragmentos más pequeños han sido registradas en las áreas de referencia, reflejando así el anidamiento de las comunidades.

Similitud y Complementariedad

En general la composición de las especies presentes en las comunidades fue más similar entre áreas de tamaño semejante y cercanas entre sí. Las dos selvas extensas (Laguna Escondida y Estación de Biología) compartieron un mayor número de especies entre sí que con los fragmentos pequeños y entre estos últimos se presentaron los valores más altos de similitud. La similitud se relacionó principalmente con el tamaño de los sitios, no obstante el Fragmento 5 se comportó de una manera distinta ya que su composición de especies de anfibios fue más similar a la del Fragmento 1 y difirió de la hallada en el resto de los fragmentos. Por el contrario, su composición de especies de reptiles se asemejó a la hallada en las dos áreas de referencia. La baja riqueza y la composición de especies en las comunidades de anfibios del Fragmento 5 pueden ser explicadas por la presencia de zonas muy inclinadas y expuestas al viento en este sitio que se encuentra ubicado sobre un cerro. Al parecer estas zonas son poco adecuadas para los anfibios pues la precipitación suele descubrir la tierra de hojarasca al caer sobre las pendientes dificultando la acumulación de agua y el mantenimiento de los niveles de humedad en la mayor parte del remanente.

Por otro lado, el área de Laguna Escondida tuvo una composición de especies muy diferente a la hallada en los fragmentos pequeños debido a que muchas de las especies encontradas en esta selva o en ambas áreas de referencia no están presentes en los fragmentos. Estas diferencias provocaron altos valores de complementariedad entre el área de Laguna Escondida y los Fragmentos 3 y 6 principalmente. La complementariedad entre la mayor parte de los fragmentos pequeños fue baja, sin embargo, algunos de los cinco fragmentos menores tuvieron alta complementariedad con el Fragmento 6. Este último sitio aporta un número considerable de especies a la riqueza total encontrada en esta investigación ya que su composición fue diferente a la hallada en las áreas de referencia. Juntos el Fragmento 6 y el área Laguna Escondida albergaron 29 especies diferentes lo que representa el 76.3% de la riqueza total encontrada. Este par de sitios registró el mayor número de especies seguido por los pares formados por el Fragmento 6 y el área Estación de Biología y por el Fragmento 3 y el área Laguna Escondida los cuales contienen el 71% de la herpetofauna encontrada. Al considerar las tres áreas más grandes (Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología) se tiene representado el 84.2% de las especies y sólo combinando las especies presentes en éstos tres sitios y en los Fragmentos 2, 3, 4 y 5

se registra el 100% de las especies encontradas. En el caso particular de los anfibios, las especies del área de Laguna Escondida sumadas a las del Fragmento 2, el Fragmento 4 o el Fragmento 6 constituyen el 83.3% del total, mientras que para los reptiles los pares de sitios que sumaron la mayor riqueza están conformados por el Fragmento 6 y la selva de Laguna Escondida y por el mismo fragmento y el área Estación de Biología representando el 73% de las especies encontradas.

Cabe mencionar que la riqueza encontrada en los seis fragmentos pequeños superó el número de especies encontrado en las dos áreas de referencia juntas. Los seis sitios pequeños incluyeron 28 especies en total mientras que la riqueza combinada de las áreas Laguna Escondida y Estación de Biología totalizó 24 especies.

La alta diversidad beta encontrada a través de los sitios, parece reflejar las similitudes y las diferencias en el tamaño, la altura, la perturbación y la heterogeneidad ambiental presente en las áreas de referencia y en los fragmentos pequeños de vegetación. Cabe mencionar que el factor más comúnmente asociado con la diversidad beta es la heterogeneidad ambiental (variación en la proporción, condiciones y patrón de hábitat desde el punto de vista del organismo) dado que en un paisaje heterogéneo las especies con diferentes rangos de tolerancia tienden a tener patrones diferenciales de distribución (Malason & Cramer, 1999; Balvanera *et al.* 2002). En el paisaje estudiado hay una gran heterogeneidad en las condiciones y la complejidad de las diferentes zonas. Al interior de los remanentes esta heterogeneidad es mucho menor en los fragmentos más pequeños de vegetación que han sido modificados substancialmente por la pérdida de hábitat y los cambios provocados por la fragmentación de forma que la composición de especies en estos difiere de la hallada en los sitios más heterogéneos. Pineda & Halffter (2004) encontraron alta complementariedad entre las comunidades de anuros de fragmentos de bosque mesófilo, plantaciones y pasturas de Xalapa, Veracruz indicando que la variación en la composición de especies entre los sitios estuvo asociada con las diferencias en la altitud y con el decremento en la cobertura del dosel.

Abundancia, diversidad y dominancia

Tanto en las comunidades de anfibios y reptiles como en las comunidades de ambos grupos separados el número total de individuos encontrado no difirió significativamente entre los

sitios estudiados, sin embargo hubo diferencias importantes en la diversidad y en la dominancia de los diferentes grupos y especies. Cabe recordar que el éxito de recaptura fue prácticamente nulo de forma que los datos no fueron empleados para realizar estimaciones de abundancia. Aunque algunos autores como Ovaska (1991), McCoy & Mushinsky (1999), Birt *et al.* (2001), Glor *et al.* (2001) y Funk & Mills (2003) han aplicado métodos de marcaje-recaptura con éxito para anfibios y reptiles, otros trabajos han registrado tasas de recaptura muy bajas para anfibios tropicales y serpientes (Vallan, 2000; Taylor & Fox, 2001; Kjos & Litvaitis, 2001). Los resultados de estas investigaciones parecen relacionados con el tipo y la extensión del hábitat que utilizan las especies bajo estudio y con la frecuencia de los muestreos que se realizan. En nuestro estudio, las bajas tasas de recaptura pudieron deberse a la complejidad de la vegetación en la mayor parte de los sitios estudiados, a la gran cantidad de individuos presentes en los mismos y a la mortalidad de organismos a lo largo del estudio. Otra posibilidad es que algunos individuos se hallan movido fuera de los sitios y no sean residentes permanentes de las áreas como indican Andreassen *et al.* (1998) y James & M'Closkey (2002).

Como grupo las lagartijas fueron las más abundantes en los cinco fragmentos más pequeños de vegetación, mientras que la abundancia de los anuros fue mayor en el Fragmento 6 y en las dos áreas de referencia, Laguna Escondida y Estación de Biología. Aparentemente los anuros son más abundantes en los sitios de mayor extensión, más heterogéneos y con dosel más complejo y pueden considerarse más sensibles a las condiciones presentes en los remanentes pequeños. Marsh & Pearman (1997) y Primack (2000) consideraron que los anfibios terrestres pueden ser particularmente sensibles a los cambios como la exposición al viento y al sol debido a que sus huevos no están protegidos y pueden depender de los regímenes de humedad que son alterados por la fragmentación. Los sitios de mayor tamaño y con dosel complejo puedan amortiguar las fluctuaciones en los niveles de humedad y mantener un ambiente más adecuado para el desarrollo de los anfibios. Las lagartijas, a diferencia de los anuros, parecen menos sensibles a las condiciones que prevalecen en los remanentes pequeños.

Por otro lado, la gran mayoría de las especies encontradas en las comunidades de los fragmentos pequeños se pueden clasificar como raras o muy abundantes ya que en estos sitios prácticamente no hubo especies con abundancias intermedias. En las selvas de

Laguna Escondida y la Estación de Biología se encontró una distribución de abundancias más equitativa de las especies que componen las comunidades. La distribución del número de individuos aunada a la alta sensibilidad del índice de Morisita-Horn a la abundancia de la especie dominante (Magurran, 2004) resultaron en una alta similitud cuantitativa entre los sitios, particularmente entre los fragmentos más pequeños.

Considerando el número total de organismos cuantificado en cada sitio, la rana *Eleutherodactylus rhodopis* y la lagartija *Anolis uniformis* dominaron todas las áreas estudiadas ya que son muy abundantes tanto en las áreas extensas y conservadas de vegetación como en los fragmentos más pequeños. *A. uniformis* fue la especie dominante en la mayor parte de los sitios, excepto en el Fragmento 6 y en el área de la Estación de Biología en los que dominó *Eleutherodactylus rhodopis*. La dominancia ejercida por estas especies en las comunidades difirió de manera importante, siendo los Fragmentos 1 y 4 los más fuertemente dominados y las áreas de mayor tamaño (Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología) las que presentaron menores dominancias. Dentro de las comunidades de anfibios *E. rhodopis* fue la especie dominante en todos los sitios, excepto en el Fragmento 2 el cual fue dominado por *Bolitoglossa rufescens*, por su parte *A. uniformis* dominó todas las comunidades de reptiles. Tanto en las comunidades de anfibios de los remanentes más dominados (Fragmentos 1 y 5) como en las de reptiles (Fragmentos 1 y 3) las dominancias alcanzaron el 90%.

Es evidente que en el Fragmento 1 hubo una representación extremadamente baja de individuos que no pertenecen a las especies dominantes. Tilman (2000) indica que en muchas comunidades la abundancia de dos o más especies competidoras que se encuentran en el mismo nivel trófico cavaría negativamente. Dado que las diferentes especies en una comunidad responden independientemente a la variabilidad ambiental, al declinar una de las especies la otra u otras están libres de competencia y su abundancia puede aumentar. En el caso de los fragmentos de vegetación Laurance *et al.* (2002) han encontrado que la abundancia de algunas especies puede incrementarse dramáticamente debido a la ausencia de especies competidoras y depredadoras, causando una reducción en la diversidad total de las comunidades. De esta forma, la diversidad de anfibios y reptiles del Fragmento 1 fue significativamente menor a la hallada en la mayor parte de los sitios incluyendo las tres áreas de mayor tamaño, al tiempo que la diversidad del Fragmento 3 fue menor a la de

Laguna Escondida y la Estación de Biología. En el caso de los anfibios la diversidad del Fragmento 1 fue menor a la encontrada en el Fragmento 6 y en el área de la Estación de Biología y para los reptiles la diversidad en el Fragmento 1 fue menor a la hallada en ambas áreas de referencia.

Como se ha discutido, en el sistema estudiado las especies que son raras en las dos áreas de selva más continuas y cuyas poblaciones están constituidas de muy pocos individuos han desaparecido por completo de los remanentes más pequeños de vegetación (especialmente del Fragmento 1) o son aún más raras que en las selvas grandes. Esto ha causado que las especies dominantes, *E. rhodopis* y *A. uniformis*, que parecen no ser afectadas por los cambios provocados por la fragmentación y por el resto de las características de los remanentes, eleven más su dominancia en los pequeños fragmentos. De esta forma aunque *E. rhodopis* y *A. uniformis* son comunes en las selvas de mayor tamaño (Laguna Escondida, Estación de Biología y Fragmento 6) y son las especies dominantes en la mayor parte de los componentes del paisaje de Los Tuxtlas, incluyendo zonas conservadas altas y bajas de bosque tropical, remanentes de vegetación, corredores biológicos y acahuales (Villarreal & Heras, 1997; Hernández *et al.*, 2004; Mena *et al.*, 2004; Urbina *et al.*, 2004; Villar & Reynoso, 2004), su abundancia relativa no es tan grande en las áreas de mayor tamaño y ambas especies son más comunes en los parches pequeños. Esto es particularmente notorio en el caso de *A. uniformis* ya que su alta dominancia en los cinco fragmentos más pequeños ha provocado un cambio en el grupo dominante de las comunidades, influyendo de manera importante en la alta representación de las lagartijas en estos sitios a diferencia de las tres áreas mayores donde los anuros (representados principalmente por *E. rhodopis*) son el grupo dominante.

Si las especies *E. rhodopis* y *A. uniformis* fueran excluidas de los conteos de individuos y de los análisis realizados en todos los sitios, la importancia numérica de los grupos cambiaría dentro de las comunidades y la estructura de estas se modificaría de manera notoria. Bajo este supuesto las salamandras serían el grupo dominante en los Fragmentos 1 y 2, los anuros y las lagartijas dominarían el Fragmento 3, las lagartijas el Fragmento 4, las culebras el Fragmento 5 y los anuros los sitios de mayor área (Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología).

Por otra parte, la dominancia de la salamandra *B. rufescens* en el Fragmento 2 indica que esta especie es poco sensible al tamaño y a los cambios resultantes de la fragmentación y encuentra en este sitio un ambiente propicio para el mantenimiento de poblaciones grandes. La presencia de un cuerpo de agua en este pequeño remanente parece ser el factor principal que influye en las altas abundancias de estas salamandras ya que este puede ayudar al mantenimiento de altos niveles de humedad. Este hallazgo contradice la afirmación de Welsh & Droege (2001) quienes mencionan que las salamandras, principalmente los pletodóntidos, son muy sensibles a las características del ambiente y son buenos indicadores del estado del hábitat pues no sobreviven fácilmente en áreas perturbadas.

La dominancia de *E. rhodopis* sobre el resto de las especies de anuros puede deberse a una combinación de características relacionadas con su tolerancia a condiciones ambientales muy distintas y a su éxito reproductivo. En Los Tuxtlas los individuos de esta especie liberan sus puestas en la hojarasca y bajo troncos húmedos (Hernández, 1989) y estos tienen desarrollo directo pues no pasan por el estado larval (Duellman, 1992; Townsend & Stewart, 1994). Esta estrategia reproductiva es muy exitosa en los bosques tropicales ya que los altos niveles de humedad reducen el riesgo de deshidratación de los huevos (Duellman, 1992) y permiten a especies como *E. rhodopis* reproducirse continuamente y tener poblaciones grandes independientemente de la presencia de cuerpos de agua. Cabe señalar que las salamandras del género *Bolitoglossa* tienen el mismo tipo de reproducción que *E. rhodopis* (Green *et al.*, 2001).

Por otra parte, la existencia de altas densidades poblacionales en algunas especies de lagartijas del género *Anolis* es común en los bosques donde habitan. Reagan (1992) indica que la alta abundancia de *Anolis stratulus* en el bosque húmedo de las Montañas Luquillo en Puerto Rico se debe a que se da una repartición y explotación óptima de los recursos disponibles en el hábitat tridimensional, ya sea entre los individuos de la misma especie o con otras especies del mismo género. Una repartición de recursos similar puede estar ocurriendo entre los individuos de *A. uniformis* en el sistema estudiado.

Resulta difícil realizar comparaciones confiables de los resultados aquí presentados con los obtenidos en otros estudios ya que se han realizado usando diferentes tipos de muestreos que pueden incluir el substrato sobre el suelo y los animales arbóreos y usar diferentes métodos que incluyen la remoción total y las trampas (Rodda & Dean-Bradley,

2002), no obstante en la mayor parte de los estudios sólo se considera el substrato sobre el suelo. López-González *et al.* (1993) encontraron que la comunidad de lagartijas de la selva alta perennifolia en la Sierra de Santa Marta de Los Tuxtlas estuvo compuesta por 14 especies (*Lepidophyma pajapanensis*, *L. tuxtlae*, *Scincella gemmingeri*, *Eumeces sumichrasti*, *Sceloporus variabilis*, *S. internasalis*, *Anolis barkeri*, *A. duellmani*, *A. sericeus*, *A. tropidonotus*, *Anolis* sp. 1, *Anolis* sp. 2, *Xenosaurus grandis* y *Ameiva undulata*). Las especies más abundantes en esta área fueron *Lepidophyma tuxtlae*, *Sceloporus variabilis* y *S. internasalis*. Es posible que características particulares de este sitio como la altitud (900 m), la vegetación y su grado de perturbación influyan mucho en el sistema y determinen una comunidad muy distinta a la hallada en las áreas estudiadas. Por otro lado y coincidiendo con el presente estudio, Luna (1997) encontró que las especies de los géneros *Eleutherodactylus* y *Anolis* fueron dominantes en zonas de diferentes tipos de vegetación del área de la reserva del Triunfo, Chiapas, mientras que Schlaepfer & Gavin (2001) indicaron que las especies de los géneros *Eleutherodactylus* y *Norops* (= *Anolis*) dominan la herpetofauna de la hojarasca de los fragmentos de bosque tropical húmedo de Fila Cruces, Costa Rica.

Efecto del tamaño del área en la riqueza, abundancia y diversidad

Como se esperaba, la riqueza de las comunidades de anfibios y reptiles de los remanentes de vegetación estudiados disminuyó con el decremento en el tamaño del área ocupada por los mismos, encontrándose una relación positiva significativa entre el número de especies y el tamaño de los sitios (expresado en logaritmo). La riqueza de reptiles también mostró esta relación, sin embargo el número de especies de anfibios resultó independiente del área de los remanentes.

Aunque la relación especie-área, en la cual la riqueza se incrementa con el aumento en el tamaño del área es uno de los patrones más comunes en las comunidades (Worthen, 1996) y la riqueza de muchos grupos de animales de bosques tropicales está positivamente relacionada con el tamaño de los fragmentos de vegetación (Powell & Powell, 1987; Klein, 1989; Rylands & Keuroghlian, 1988; Laurance *et al.* 2002), en el presente estudio la riqueza de anfibios parece estar relacionada con otro tipo de variables. Cabe recordar que el número de especies de anfibios hallado en el Fragmento 2 que ocupa 2.80 ha fue tan alto

como el encontrado en el área de referencia Estación de Biología (>100 ha) y la riqueza del Fragmento 5 fue tan baja como la encontrada en el Fragmento 1, aún cuando el primero mide 7.20 ha y el segundo solo 1 ha. Es probable que los factores ambientales y microambientales particulares de cada sitio tengan una mayor influencia en estas comunidades que en las de reptiles.

Por otro lado, la diversidad de anfibios y reptiles en conjunto y de ambos grupos por separado mostró una relación positiva con el tamaño de los sitios estudiados, confirmando que la equidad en las abundancias está relacionada con el área de los sitios. La relación entre el tamaño del área con la riqueza y la diversidad de anfibios fue encontrada por Gibbs (1998), Kolozsvary & Swihart (1999), Vallan (2000) y Pineda & Halffter (2004) quienes detectaron una reducción de la riqueza de especies como una función del tamaño del área en comunidades de anfibios que habitan fragmentos de bosque en localidades de Estados Unidos, Madagascar y México respectivamente. Para los reptiles Luiselli & Capizzi (1997) encontraron un efecto del área de bosque en la presencia de algunas especies de serpientes en fragmentos de Italia, al tiempo que Mac Nally & Brown (2001) hallaron una reducción en la riqueza de reptiles terrestres con el tamaño de los remanentes de vegetación en Australia. Sin embargo, Gascon (1993), Tocher *et al.* (1997) y Gascon & Lovejoy (1998) encontraron que en algunos fragmentos de Manaus, Brasil hay un incremento en la riqueza de especies de anuros en comparación con la riqueza antes del aislamiento debido a invasiones de especies asociadas a la matriz. Esto no parece ocurrir en los sitios estudiados dado que las especies presentes en los fragmentos son típicas del bosque tropical perennifolio, sin embargo algunas de estas como *Smilisca baudini* son tolerantes a la perturbación, como se ha mencionado.

La abundancia de organismos no mostró relación positiva con el tamaño de los remanentes de vegetación. Contrariamente, se observó que la abundancia de reptiles tuvo una tendencia negativa al aumentar el tamaño de los sitios debido al alto número de individuos de *Anolis uniformis* en los fragmentos más pequeños.

Variación temporal en las comunidades

La estructura de las comunidades de los sitios estudiados no sólo varió con respecto al tamaño y a sus características particulares. Hubo una variación significativa en las riquezas.

abundancias y dominancias de las especies que fue provocada por las diferencias en la actividad de los individuos a lo largo de los meses de muestreo. La actividad se vio modificada principalmente por los factores climáticos que se presentaron durante el estudio, particularmente por el norte que se presentó en la región el mes de enero. Este fenómeno causó una baja importante tanto en el número de especies observadas como en la abundancia total de individuos presentes en los sitios. Evidentemente las bajas temperaturas registradas en el ambiente y en los microhábitats aunadas a la fuerte precipitación restringieron la actividad en la superficie de la mayor parte de los anfibios y reptiles, muchos de los cuales permanecieron escondidos en sus refugios o madrigueras suspendiendo por completo su actividad. El resto de los meses de muestreo las riquezas y abundancias encontradas no fueron tan bajas.

Cabe recordar que la precipitación y la temperatura tienen variaciones estacionales en la región de Los Tuxtlas (Vogt & Guzmán, 1988), aún cuando la precipitación mensual varía mucho a lo largo de los años (Coates com. pers.). Estas variaciones influyen en la abundancia y riqueza de la herpetofauna ya que durante algunos de los meses lluviosos, junio, septiembre y noviembre (Soto & Gama, 1997), se registraron las mayores riquezas, mientras que en abril, uno de los meses más calurosos y con menor precipitación (Soto & Gama, 1997) las abundancias fueron mayores. Los anfibios fueron más abundantes los meses de abril y marzo y además del decline en las abundancias que se dio en enero, hubo una segunda baja en la actividad de los individuos que se presentó en el mes de junio. Para los reptiles abril fue el mes en que se hallaron más individuos y en enero bajaron drásticamente las abundancias.

Lieberman (1986) señaló que el número de especies y de individuos en la herpetofauna de la hojarasca que habita la Estación Biológica La Selva de Costa Rica, sigue un marcado patrón estacional y los valores máximos de abundancia están relacionados con las mayores abundancias en las poblaciones de artrópodos y con la profundidad de la capa de hojarasca. Es probable que las variaciones encontradas en nuestro estudio respondan también a este tipo de relaciones, sin embargo es necesario realizar estudios más detallados al respecto.

Por otro lado, la alta actividad de ciertas especies de anfibios en momentos particulares del año causó una variación temporal importante en la dominancia de algunos sitios. En ciertos muestreos algunas especies superaron la abundancia de la lagartija *Anolis*

uniformis y de la rana *Eleutherodactylus rhodopis*, este fue el caso de los individuos juveniles de la salamandra *Bolitoglossa rufescens*, el sapo *Bufo cavifrons* y las ranas *Hyla microcephala*, *Eleutherodactylus berkenbuschi* y *Smilisca baudini*. Fitzgerald *et al.* (1999) indicaron que las fenologías de las especies pueden jugar un papel importante en la estructura de las comunidades de lagartijas del Chaco, Argentina ya que estas varían a través del tiempo porque la actividad de los individuos y la riqueza de especies son más altas durante la estación reproductiva y declinan en los meses fríos del mes. En el sistema estudiado las variaciones en los patrones de actividad estacional y la cronología reproductiva producen comunidades con riqueza, composición y abundancias de especies diferentes entre los meses del año. Aunado a esto, los eventos reproductivos de las especies no estuvieron determinados únicamente por el clima, ya que estos no se dieron de manera sincrónica en todos los sitios, indicando que los factores locales son importantes en la variación temporal de las comunidades.

De esta forma la variación de las comunidades a lo largo del año parece estar determinada por diferentes factores climáticos, por la fenología de las especies, por las características particulares de cada parche y por la disponibilidad de alimento.

Variación temporal en los estados de desarrollo de las especies

Aunque fue difícil realizar la diferenciación de sexos para los individuos de las especies más abundantes de anuros, se analizó su fenología a través del tiempo, clasificándolos como juveniles y como adultos. En las cinco especies más abundantes de las comunidades (*Bufo cavifrons*, *Eleutherodactylus berkenbuschi*, *E. rhodopis*, *Bolitoglossa rufescens* y *Anolis uniformis*) se detectaron individuos en estado adulto y en estado juvenil durante la mayor parte de los muestreos, lo cual es un patrón típico de las especies que presentan reproducción continua (Donnelly, 1999), sin embargo, a lo largo del año se detectaron variaciones importantes en las proporciones de cada estado de desarrollo para las especies, encontrándose muy pocos o ningún individuo juvenil en algunos muestreos lo que sugiere un patrón de reproducción estacional (Birt *et al.*, 2001).

Las medidas encontradas para los adultos de *Bufo cavifrons* (50 a 80 mm) fueron menores a las reportadas por Porter (1964) quien indica que estos sapos pueden alcanzar 95 mm de LHC. Esta especie presentó un gran pico de abundancia de juveniles en abril, aunque esto

sólo ocurrió en el Fragmento 6, que presenta un cuerpo de agua grande y permanente. En el resto de los fragmentos donde se registró la especie no se observaron eventos reproductivos importantes en el año. Es probable que estos sapos se reproduzcan en los cuerpos de agua temporales que se forman con las lluvias y solo en el Fragmento 6 la reproducción ocurra principalmente en la época seca y calida de la año que va de marzo a mayo (Soto & Gama, 1997).

En el caso de *Eleutherodactylus rhodopis* Lynch (1964) detectó que los individuos presentan dimorfismo sexual en tamaño siendo las hembras más grandes y siendo el tímpano de los machos usualmente más grande y circular. Esta característica no pudo observarse a detalle en todos los individuos hallados en el campo. Lee (1996) encontró que los machos de *E. rhodopis* alcanzan una LHC de 30 mm y las hembras alcanzan más de 40 mm. En nuestro estudio los individuos de mayor tamaño (que alcanzaron más de 40 mm) también correspondieron a hembras, muchas de las cuales presentaban huevos visibles a través de la pared abdominal. No obstante una cantidad importante de individuos de esta especie fueron encontrados en estado juvenil la mayor parte del año en todos los sitios estudiados. Este patrón sugiere que *E. rhodopis* presenta reproducción continua a lo largo del año y una alta tasa reproductiva, sin embargo, en muchos de los sitios el predominio de juveniles fue poco notorio o desapareció en el mes de septiembre cuando se dieron las mayores abundancias de adultos. Los patrones que se observaron en cada remanente, así como el patrón general que se encontró con los sitios combinados sugieren que la reproducción de *E. rhodopis* se intensifica en septiembre y probablemente en octubre, cuando hay mayor actividad por parte de los adultos y particularmente de las hembras grávidas. A partir de noviembre eclosionan muchos juveniles y continúa la reproducción, de tal forma que en los meses posteriores como marzo y abril los juveniles predominan en las poblaciones, aún cuando su actividad se interrumpió en enero por las temperaturas extremadamente bajas y la fuerte precipitación. La reproducción de la mayor parte de los individuos parece relacionada con las lluvias ya que septiembre suele ser el mes que registra mayor precipitación en esta área (Soto & Gama, 1997).

En el caso de *Eleutherodactylus berkenbuschi* los adultos fueron muy raros en las poblaciones. Durante abril y junio no se encontraron individuos juveniles, posteriormente se dio un pico importante de éstos en noviembre y enero, que corresponden a los meses

fríos del año de acuerdo con Soto & Gama (1997). Aparentemente la reproducción inicia con el comienzo de la época de lluvias (junio) y hay una gran representación de juveniles los meses posteriores.

Donnelly (1999) indicó que la reproducción en el género *Eleutherodactylus* tiene patrones muy diversos y, varía de estacional a continua. En este estudio la fenología de *E. berkenbuschi* y *E. rhodopis* fue muy diferente. La estacionalidad en la reproducción fue más marcada para *E. berkenbuschi* y los juveniles de esta especie fueron poco observados en abril y marzo, mientras que en estos meses hubo una gran actividad de juveniles de *E. rhodopis* en todos los sitios. No obstante ambas especies presentaron un alto número de juveniles en noviembre, al final del período de lluvias. Urbina-Cardona & Pérez-Torres (2002) mencionan que la cantidad de hojarasca y la humedad en el suelo aumenten cuando comienzan las lluvias y generen microhábitats óptimos para la postura de huevos de las ranas del género *Eleutherodactylus*. Esto parece ocurrir en los sitios estudiados ya que la reproducción de ambas especies se da principalmente durante las lluvias.

Para *Bolitoglossa rufescens*, Anderson y Mathis (1999) encontraron una LHC promedio de 27.7 mm en las salamandras adultas de la Estación de Biología de Los Tuxtlas. Los individuos adultos encontrados en las áreas estudiadas fueron ligeramente mayores al promedio registrado. La abundancia de juveniles de estas salamandras se incrementó en marzo, principalmente en el Fragmento 2 y en menor grado en el Fragmento 6. Este incremento muestra que la reproducción se da principalmente durante los meses secos y calidos de la año, de enero a mayo (Soto & Gama, 1997). Es importante notar que ambos sitios presentan un cuerpo de agua que puede ayudar a mantener altos niveles de humedad en la hojarasca y en el ambiente, proporcionando microhábitats adecuados para la reproducción, independientemente de la época de lluvias.

Para *A. uniformis* el dimorfismo sexual es marcado ya que los machos adultos se distinguen fácilmente por la presencia de un abanico gular bien desarrollado. Campbell *et al.* (1989) y Villareal & Heras (1997) indicaron que en la región de Los Tuxtlas las hembras de *A. uniformis* alcanzan la madurez o edad reproductiva con 30 mm y tienen un promedio de 36 mm, mientras que los machos promedian 37 mm. Los datos obtenidos en nuestro trabajo coinciden con estos estudios (Apéndice 2).

El número de hembras grávidas fue más alto en junio en la mayoría de los sitios y se observaron picos de abundancias de juveniles en septiembre o en noviembre principalmente, mientras que los machos tuvieron mayores abundancias en abril y marzo. El Fragmento 1 tuvo una fenología muy diferente al patrón general y fue notorio que en este sitio prácticamente no hubo individuos activos en noviembre. No obstante los datos de todos los sitios confirman las afirmaciones de Campbell *et al.* (1989) y Villarreal y Heras (1997). Los primeros realizaron un estudio del ciclo reproductivo de *Anolis uniformis* (*Norops uniformis*) recolectados entre 1962 y 1973 en parches de bosque tropical alrededor de los poblados de Sontecomapan y Juan Díaz Covarrubias (región de Los Tuxtlas) y encontraron que la reproducción es continua a través del año aunque está asociada con los ciclos de precipitación pues se intensifica justo antes del inicio de la estación húmeda y decrece durante los meses secos del año o bajo condiciones extremadamente húmedas, como ocurrió en los sitios estudiados. Villarreal y Heras (1997) mencionan que el período reproductivo dura ocho meses, hay patrones demográficos muy variados y los individuos se mantienen activos durante casi todo el año excepto cuando se dan descensos drásticos de temperatura, lluvias, vientos fuertes y descenso de la intensidad de luz por nubosidad.

La fenología de las especies no fue igual entre los sitios y esto pudo observarse más claramente en *Eleutherodactylus rhodopis* y en *Anolis uniformis* debido a su abundancia. Las diferencias encontradas sugieren que las características particulares de cada sitio son tan importantes para las poblaciones como el clima en el que se encuentran, aunque suele asumirse que las poblaciones fluctúan en respuesta a cambios ambientales regionales (Adler, 1994)

Las diferencias en la demografía de poblaciones animales entre fragmentos de vegetación han sido observadas en varias especies de animales y éstas se han mencionado como otro de los efectos importantes de la fragmentación. Semlitsch (1983) encontró diferencias en la proporción sexual, frecuencia de tamaños corporales, producción de juveniles y dinámica poblacional de *Ambystoma tigrinum* entre cuerpos de agua dentro de fragmentos de bosque en Carolina del Sur, Estados Unidos. Adler (1994) estudio ocho poblaciones aisladas de la rata *Proechimys semispinosus* en un paisaje fragmentado de Gatun Lake (Panamá) encontrando variaciones en las fluctuaciones de densidad, actividad reproductiva, estructura de edades y proporción sexual entre poblaciones. Este autor atribuyó dicha asincronía a las

diferencias en la disponibilidad de recursos estacionales que pueden existir entre fragmentos aislados. Hokit & Branch (2003) mencionaron que la demografía de algunas lagartijas también se ve influenciada por el tamaño y otras características de los sitios y Funk & Mills (2003) atribuyeron el decline de la rana terrestre *Colostethus stephani* en remanentes de bosque de Manaus, Brasil a los reducidos tamaños de puesta que resultan del decremento de las longitudes hocico-cloaca de las hembras en sitios pequeños.

Aunque este fenómeno de asincronía ocurre con *Anolis uniformis* y otras especies en el paisaje fragmentado de Los Tuxtlas, se requiere de estudios poblacionales más detallados para evaluar las causas y consecuencias de estos cambios.

Uso de microhábitat

El microhábitat, el tipo de alimento y el tiempo estacional son las categorías de recursos más importantes utilizadas por los anfibios y reptiles (Toft, 1985). En este estudio, el tamaño del parche tuvo efectos sobre las comunidades estudiadas y también fue evidente que al disminuir el área de los sitios hay una gran pérdida de microhábitats que tiene consecuencias importantes para la persistencia y la diversidad de los anfibios y reptiles. Los anfibios ocuparon un menor número de microhábitats que los reptiles, lo cual probablemente este relacionado con las diferencias en su tipo de forrajeo, su alimento y sus requerimientos de humedad. El uso de los microhábitats difirió de manera significativa entre los sitios y tanto los anfibios como los reptiles ocuparon un mayor número de microhábitats en la selva de Laguna Escondida. Esto sugiere que muchos de los microhábitats disponibles en esta área presentan ciertas características requeridas por los organismos. Se sabe que factores como la cobertura arbórea, el tipo de vegetación, la cantidad y cobertura de troncos caídos, la cercanía a un cuerpo de agua, la rocosidad, la humedad y la temperatura pueden influir en la selección de microhábitat por parte de los animales que componen la herpetofauna (Navas, 1996; Hager, 2001; Hodgkison, 2001; James & M'Closkey, 2002; Brito, 2003; Rutherford & Gregory, 2003; Smith *et al.*, 2003). Entre los sitios estudiados algunos microhábitats son equivalentes pero el número, la densidad total y las condiciones particulares de cada uno difieren de manera importante. Aunque la hojarasca y las plantas fueron los microhábitats más utilizados tanto por los anfibios como por los reptiles en las ocho áreas estudiadas, las dos especies más abundantes

de las comunidades, *Eleutherodactylus rhodopis* y *Anolis uniformis*, ocuparon la mayor parte de los microhábitats disponibles, comportándose como especies generalistas, aunque *E. rhodopis* mostró preferencia por la hojarasca y *A. uniformis* por las plantas y por la hojarasca. La flexibilidad mostrada por estas dos especies en la selección de microhábitats les permite usar una mayor variedad de sitios como refugios diurnos o nocturnos, lugares de forrajeo y sitios de reproducción. *E. rhodopis* también parece ser generalista en cuanto a sus horas de actividad pues de todas las especies de anfibios está fue la única que tuvo alta actividad tanto de día como de noche, aunque los individuos se hallaron con más frecuencia en el día (Apéndice 3). Este patrón de actividad difiere de lo encontrado por Woolbright (1985) y Ovaska (1991) para *Eleutherodactylus coqui* y *E. johnstonei* en sitios de Puerto Rico y Barbados dado que *E. coqui* se mueve de refugios diurnos dentro de la hojarasca a zonas nocturnas de forrajeo entre la vegetación, mientras que *E. johnstonei* se refugia durante el día bajo objetos cubiertos en la tierra y en bromeliáceas que retienen humedad. En los sitios estudiados los individuos de *E. rhodopis* parecen tener actividad continua a lo largo del día, sin embargo, durante las horas de luz estos anuros son encontrados principalmente en la hojarasca y durante la noche se localizan generalmente sobre las plantas. Existe la posibilidad de que los individuos se comporten como las especies mencionadas manteniéndose escondidos durante el día pero son observados debido a que reaccionan al movimiento sobre la hojarasca causado por las pisadas durante los muestreos. Por su parte *A. uniformis*, también fue hallada tanto en los muestreos diurnos como en los nocturnos aunque durante la noche la gran mayoría de los individuos se encontraron inactivos durmiendo sobre las hojas de las plantas.

A diferencia de las especies de *Eleutherodactylus*, se puede suponer que la presencia de especies de anuros con ciclo de vida indirecto, como es el caso de *Bufo*, *Smilisca* y *Rana* está asociada con la presencia de cuerpos de agua permanentes en las áreas estudiadas, asumiendo que el agua es un factor limitante para la reproducción de estos anuros. A pesar de esto, tanto *Smilisca baudini* como *S. cyanosticta* están presentes en fragmentos pequeños sin cuerpos de agua permanentes. Vogt (1997c) indicó que *S. baudini* usa lagunas y también charcos estacionales para reproducirse, mientras que *S. cyanosticta* generalmente usa charcos pequeños en huecos de troncos de árboles que se encuentran en el interior de la selva, así como ojos de agua alrededor de los arroyos (Vogt, 1997d). En los

fragmentos de Los Tuxtlas la frecuente precipitación permite la formación de cuerpos de agua temporales los cuales ayudan a la persistencia de estos y de otros anuros así los cuerpos de agua permanentes como arroyos, ríos o cascadas presentes en los Fragmentos 2 y 6 y en las áreas Laguna Escondida y Estación de Biología no son determinantes en su distribución.

Un alto porcentaje de las especies usaron una proporción muy baja del total de los microhábitats disponibles, presentando cierta especificidad por uno o dos microhábitats determinados. De estas, la lagartija *Anolis barkeri* fue una de las especies que mostró alta preferencia por substratos ubicados dentro o adyacentes a cuerpos de agua permanentes como había sido registrado previamente por López González *et al.* (1993) y Birt *et al.* (2001). Otras lagartijas como *Lepidophyma tuxtlae* y *L. pajapanense* usaron principalmente objetos de madera como pedazos de troncos en la tierra, troncos en descomposición y la corteza de árboles como refugios. En el caso de los anfibios Ovaska (1991) menciona que la disponibilidad de sitios de refugio que conserven un buen nivel de humedad es esencial para los anuros terrestres. Por su parte las salamandras pleodontidas requieren de madrigueras y objetos como rocas, troncos grandes con corteza exfoliada y cavidades internas que proveen protección diurna contra la desecación y los depredadores para persistir en un sitio (Davis, 2002).

Autores como Brown (2001), Mac Nally & Brown (2001) y Jellinek *et al.* (2004) han encontrado que las variables ambientales y la estructura de la vegetación pueden jugar un papel muy importante sobre la estructura de las comunidades de reptiles en fragmentos de vegetación debido a que muchas especies requieren microhábitats específicos para sobrevivir y reproducirse. En general estos autores indican que las especies generalistas tienen una mayor habilidad de persistir en remanentes más pequeños y perturbados que las especialistas, las cuales parecen particularmente susceptibles a la fragmentación.

Heyer & Berven (1973) encontraron que la mayor diversidad de especies de anuros en una selva de Ecuador comparada con una de Tailandia se relacionó con la mayor complejidad del hábitat y el mayor número de microhábitats en la primera; Van Apeldoorn *et al.* (1992) encontraron que la calidad del hábitat afectó el número de individuos del roedor *Clethrionomys glareolus* presente en fragmentos de bosque templado de Holanda; Akani *et al.* (1999) concluyeron que la mayor cantidad de nichos potencialmente

disponibles para los reptiles en una zona boscosa de Nigeria aumento la riqueza y la diversidad de las comunidades de serpientes; Glor *et al.* (2001) encontraron una relación entre la ausencia de ciertos microhábitats y la ausencia de especies de lagartijas que se especializaban en estos en la República Dominicana; Maisonneuve y Rioux (2001) señalaron que la abundancia de mamíferos pequeños y de la herpetofauna se incrementó con la complejidad de la estructura de la vegetación en un paisaje de Quebec, Canada; Horvath *et al.* (2001) indicaron que la riqueza de las comunidades de roedores estuvo correlacionada con la heterogeneidad y complejidad del hábitat en Montebello Chiapas; Taylor y Fox (2001) hallaron una relación significativa entre la abundancia de scincidos y la densidad de la hojarasca de algunos bosques perturbados australianos; y Jellinek *et al.* (2004) encontraron que la estructura de la vegetación, las variables ambientales y la heterogeneidad del hábitat en general influyeron más que el tamaño del área en la riqueza, composición y abundancia de lagartijas en fragmentos de hábitat de Tasmania, Australia. Estos estudios sugieren que un alto nivel de complejidad y heterogeneidad en un sitio promueven una alta diversidad de especies por la gran cantidad de nichos ecológicos potenciales distribuidos vertical y horizontalmente. Un fragmento de bosque tropical más grande tiene mayor probabilidad de contener un mayor número de microhábitats (Vallan, 2000). De esta forma, las semejanzas observadas entre la riqueza y la diversidad de las áreas de referencia Laguna Escondida y Estación de Biología y el Fragmento 6 pueden explicarse por un efecto positivo de la heterogeneidad ambiental, la complejidad de la vegetación y del terreno de este fragmento en relación al resto de los remanentes pequeños. Dentro del Fragmento 6 se presenta una variación importante en altura, inclinación, diversidad de árboles, estratos de vegetación, cobertura del dosel y cantidad de hojarasca, además de la presencia de cuerpos de agua. Aunque estas observaciones fueron cualitativas, las condiciones y los microhábitats de este fragmento son más similares a las encontradas en las selvas altas perennifolias más conservadas, que a las encontradas en los fragmentos pequeños, de forma que la disponibilidad de microhábitats, perchas y presas en este sitio es alta y comparable a la de las áreas de referencia. Por otro lado, la baja cantidad de árboles en el Fragmento 1 implica que haya una menor cantidad de troncos, ramas tiradas y hojarasca que trae como consecuencia una baja disponibilidad de microhábitats para los animales que se encuentran en este sitio.

Algunos autores que han usado métodos similares a los nuestros han explicado que la reducción en la riqueza y diversidad de especies de anfibios en fragmentos de vegetación en relación a remanentes más grandes se debe a la heterogeneidad ambiental dentro de las áreas. Vallan (2000) encontró que las especies con poblaciones pequeñas en las zonas de vegetación extensas de la reserva de Ambohitantely, Madagascar, son las más probables a desaparecer de pequeños fragmentos y que la persistencia de los anfibios está principalmente asociada a ciertas condiciones microclimáticas o lugares de desove. Por su parte, Pineda & Halffter (2004) concluyeron que las especies de ranas de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz responden diferencialmente al decremento en la cobertura del dosel y al área del parche de acuerdo con su modo reproductivo y con sus hábitos debido al decremento de la heterogeneidad ambiental, principalmente a nivel del suelo.

De esta forma la falta de heterogeneidad y la baja disponibilidad de microhábitats parecen ser algunos de los mecanismos principales que hacen imposible mantener altas riquezas y diversidades en los fragmentos pequeños y han llevado a la reducción en el número de especies que pueden habitar estos sitios.

Es importante mencionar que la mayor parte de las especies de anuros y lagartijas que componen las comunidades de los sitios estudiados se alimentan de diferentes tipos de insectos y arácnidos, mientras que la dieta de las serpientes se basa en vertebrados de diferentes tipos (Apéndice 4). Es de esperarse que las especies que requieren un tipo específico de presa sean más vulnerables a la fragmentación (Bierregaard & Stouffer, 1997; Laurance *et al.*, 2002) mientras que las especies de anfibios y reptiles generalistas que se alimentan de muchas clases de invertebrados, incluyendo insectos, arañas y moluscos tienen mayores posibilidades de subsistir en los sitios pequeños. *Imantodes cenchoa* y *Bothrops asper* fueron las únicas especies de serpientes que se encontraron tanto en los fragmentos como en las áreas de referencia. *I. cenchoa* es una especie nocturna que se alimenta de ranas y lagartijas y en la región suele depredar especies del género *Anolis* como *A. uniformis* (Villareal, 1997; Villareal & Heras, 1997) que se encuentra con facilidad en todos los remanentes. Por otra parte, las nauyacac (*B. asper*) se consideran serpientes generalistas ya que incluyen una gran variedad de animales en su dieta (invertebrados y vertebrados) y pueden encontrarse en diferentes tipos de vegetación en la región (Lee.

1996; Buttenhoff y Vogt 1997; Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca. 1997). Los hábitos de estas especies les permiten habitar, permanecer y sobrevivir en los remanentes pequeños, no obstante las especies que dependen totalmente de presas mayores como mamíferos o tienen requerimientos particulares de microhábitat difícilmente pueden residir en los fragmentos más pequeños dada la menor disponibilidad de presas y de refugios.

Temperatura y humedad relativa de los microhábitats

De manera general las diferencias y el patrón de variación en los datos de temperatura y humedad relativa registrados en los microhábitats de los sitios estudiados mostraron que se da un incremento en la temperatura y un decremento en la humedad al disminuir el área de los remanentes. Saunders *et al.* (1991) y Murcia (1995) atribuyen los cambios en la temperatura y la humedad a la remoción del dosel, a los efectos de borde y al aislamiento que se presentan en los fragmentos de vegetación. Sin embargo, en nuestro estudio los datos de humedad relativa más altos y los valores más bajos de temperatura no sólo se presentaron en las áreas de mayor tamaño (Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología) sino también en el Fragmento 2. En este último sitio el cuerpo de agua presente parece determinar los altos niveles de humedad relativa encontrados y regular la temperatura, de forma que amortigua los cambios ambientales esperados en un remanente tan pequeño.

Como se ha discutido, las diferencias locales en los niveles de temperatura y humedad relativa entre cada remanente son importantes y pueden tener efectos sobre la estructura de las comunidades y de las poblaciones, aún cuando el clima en el cual se encuentren sea el mismo a nivel regional. La influencia de las condiciones del Fragmento 2 sobre la riqueza y abundancia de anfibios fue muy clara ya que el número de especies encontrado en este remanente fue mucho mayor al encontrado en el Fragmento 1 y fue igual al hallado en el Fragmento 6 y en el área de la Estación de Biología. Además este fue el único sitio dominado por la salamandra *Bolitoglossa rufescens*. Por otro lado la baja riqueza de anfibios hallada en el Fragmento 5 parece estar relacionada con la exposición de las laderas en el cerro donde se encuentra ya que la perturbación causada por el viento provoca que la mayor parte del remanente tenga baja humedad. Esto confirma que las variables ambientales (especialmente la humedad) son particularmente importantes para los anfibios debido a que

su respiración pulmocutánea, su reproducción y otros requerimientos fisiológicos dependen de está (Ovaska, 1991, McDiarmid, 1994; Vargas & Bolaños, 1999; Pough *et al.*, 2001). La temperatura también influye en el desarrollo de los anfibios, en su crecimiento y en sus ciclos reproductivos (Duellman, 1992; Heyer *et al.* 1994), además estos tienen una limitada capacidad de termorregulación por la relación negativa entre su temperatura corporal y su balance de agua mientras que las lagartijas pueden termorregularse conductualmente (Navas, 1996).

De esta forma las variaciones en la temperatura, la radiación solar y la humedad relativa pueden ser determinantes en la distribución y abundancia de los anfibios en diferentes ambientes (Cromer *et al.*, 2002) y muchas especies adaptadas a gradientes particulares dentro de estas variables pueden desaparecer de los fragmentos de bosque debido a los cambios provocados por la fragmentación (Marsh & Pearman, 1997; Primack, 2000). Es probable que las diferencias en la fenología de las especies entre los sitios estudiados también se relacionen con los valores de temperatura y humedad de los mismos. Por otro lado, no se observaron preferencias claras por parte de los individuos de las especies más abundantes en cuanto a sus rangos de preferencia o tolerancia en los gradientes de temperatura y humedad relativa, sin embargo *Bufo cavifrons*, *Eleutherodactylus rhodopis* y *Bolitoglossa rufescens* fueron más abundantes en microhábitats con altos niveles de humedad.

E. rhodopis y *A. uniformis* tuvieron tolerancias de temperatura y humedad similares entre sí y mayores a las observadas en el resto de las especies, ocupando un rango muy amplio de valores en ambas variables, no obstante, ambas especies tuvieron un patrón de distribución preferencial en los gradientes. La mayor parte de los individuos de *E. rhodopis* se encontraron en microhábitats con temperaturas entre los 23 y los 28 °C y humedad relativa desde el 77 al 98%. Por otro lado *A. uniformis* mostró preferencias termales entre los 23 y los 29 °C y en humedades relativas del 80 al 92%. Estas preferencias coinciden con lo mencionado por Villarreal y Heras (1997) para *A. uniformis* en Los Tuxtlas quienes indican que estas lagartijas se localizan en sitios sombreados con humedad relativa de 60 al 90% y con una temperatura media de 25 a 28°C.

Conservación

La relación especie-área y las predicciones de la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) respecto a que las áreas más pequeñas y más aisladas de bosque soportan menos especies que las grandes parecen cumplirse para las comunidades herpetofaunísticas de nuestro estudio, particularmente para el grupo de los reptiles. La deforestación a gran escala que se ha dado en Los Tuxtlas, el alto grado de fragmentación del paisaje y los cambios ambientales locales que han resultado de esta han afectado a las comunidades de anfibios y reptiles, principalmente a las que se encuentran en los fragmentos de vegetación más pequeños, donde se ha perdido una gran proporción de las especies registradas para el bosque tropical perennifolio de la región. Esto sugiere que muchas especies de anfibios y reptiles que habitan en las zonas conservadas de vegetación son sensibles al tamaño del área y están ausentes de los fragmentos pequeños de bosque ya que requieren de zonas extensas y de ciertas condiciones para sobrevivir.

La relación especie-área ha tenido una fuerte influencia en el campo de la conservación, principalmente en áreas tropicales (Heywood *et al.*, 1994). Esta relación ha sido el principal argumento que apoya la creación de grandes reservas naturales en lugar de varias reservas pequeñas para proteger un mayor número de especies (debate conocido como Single Large or Several Small en inglés), no obstante algunos estudios han encontrado valores acumulativos de riqueza más altos en varias áreas pequeñas (Burkey, 1988; Worthen, 1996) como sucedió al sumar la riqueza encontrada en los seis fragmentos pequeños que se estudiaron. Dentro de esta controversia muchos autores mencionan que el número de especies no debe considerarse la medida principal del valor de un área para su conservación, argumentando que la composición de especies es fundamental y se debe evaluar que área contiene más especies raras que podrían estar condenadas a la extinción en la ausencia del área o refugio determinado (Diamond, 1976; Hubbell & Wright, 1983; Burkey, 1988; Worthen, 1996). Bajo este esquema, las áreas de referencia Laguna Escondida y Estación de Biología son sin duda muy importantes para la conservación de la herpetofauna de esta región ya que ambas tienen una gran cantidad especies registradas (Vogt *et al.*, 1997; Ramírez-Bautista & Nieto-Montes de Oca, 1997) además de las que fueron encontradas en este estudio y evidentemente su composición es diferente a la hallada en los remanentes pequeños.

La importancia de las áreas más continuas de bosque para esta región es muy clara, sin embargo, la presencia de fragmentos de vegetación en Los Tuxtlas ha permitido la persistencia de muchas poblaciones y comunidades de aves, murciélagos, anfibios y reptiles (Estrada *et al.*, 2000; Graham & Blake, 2001; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Mena *et al.*, 2004) y el paisaje aún mantiene una gran diversidad biológica a pesar de la avanzada deforestación y la grave fragmentación (Laborde, 2004). Aunque algunos autores consideran que la alta diversidad de muchos bosques tropicales se puede conservar manteniendo un mosaico de hábitats que incluyan grandes áreas de bosque primario, fragmentos de vegetación e incluso áreas de vegetación secundaria (Lawton *et al.*, 1998) es evidente que no todos los componentes del paisaje pueden mantener alta diversidad de especies. No obstante muchas poblaciones animales que probablemente habrían desaparecido en un paisaje completamente deforestado, responden con cierta flexibilidad a la desaparición y perturbación del bosque tropical continuo y pueden habitar en los fragmentos de bosque de la región (Graham & Blake, 2001; Estrada & Coates-Estrada, 2002) que cumplan con sus requerimientos.

Los datos obtenidos en nuestro estudio sugieren que los fragmentos de selva con un tamaño aproximado de 9 ha que son heterogéneos, están localizados en terrenos con pendientes pronunciadas y presentan cuerpos de agua, pueden tener el tamaño y las condiciones necesarias para la conservación y protección de la herpetofauna de la selva alta perennifolia de la región. El Fragmento 6, que presenta estas características es el único remanente pequeño que alberga y mantiene comunidades de anfibios y reptiles diversas. En este sitio subsisten muchas especies nativas, incluyendo especies raras de serpientes y anuros propios de los bosques conservados. Contrastantemente los fragmentos menores albergan comunidades de baja riqueza, baja diversidad y su composición de especies muestra un alto grado de anidamiento ya que la mayoría de ellas pueden encontrarse en las selvas de mayor extensión (excepto especies con distribución altitudinal limitada a las tierras altas como *Hyla dendroscarta*).

La “calidad” de las especies presentes en el Fragmento 6 (especies raras o restringidas al bosque tropical), la diversidad de sus comunidades y la gama de microhábitats que mantiene lo convierten en un remanente que debe ser protegido. Estas características sugieren que los remanentes forestales más grandes, menos aislados y mejor conservados,

que en Los Tuxtlas se ubican principalmente en las zonas elevadas y/o sobre pendientes pronunciadas (Castillo-Campos & Laborde, 2004), son importantes en la conservación de comunidades herpetofaunísticas diversas en la región. Estos remanentes deben ser tan prioritarios para la conservación como las grandes áreas de bosque tropical como afirman Turner & Corlett (1996).

CONCLUSIONES

El esfuerzo de muestreo realizado en este trabajo fue insuficiente para representar la riqueza de las comunidades de anfibios y reptiles en las tres áreas de mayor tamaño (Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología), sin embargo, las áreas de referencia (Laguna Escondida y Estación de Biología) mantuvieron valores de riqueza y diversidad de especies significativamente mayores a los hallados en el remanente más pequeño y perturbado que se estudio (Fragmento 1). En este fragmento las comunidades son depauperadas en términos de riqueza y su estructura se ha simplificado notoriamente de forma que las especies de bosque tropical que fueron registradas en este sitio (*Eleutherodactylus rhodopis*, *Bolitoglossa rufescens*, *Anolis rodriguezi*, *A. uniformis*, *Lepidophyma tuxtlae* e *Imantodes cenchoa*) pueden considerarse tolerantes a los cambios producidos por la fragmentación. Estas especies están presentes en las tres áreas de mayor tamaño, lo cual refleja un patrón de anidamiento en las comunidades.

La composición de la herpetofauna en los sitios muestra una combinación de especies restringidas al bosque tropical y algunas asociadas a zonas abiertas y perturbadas, no obstante en las selvas del Fragmento 6, Laguna Escondida y Estación de Biología la mayor parte de las especies son propias del bosque tropical perennifolio conservado.

Por otro lado las semejanzas encontradas entre la riqueza y la diversidad de las áreas de referencia (>100 ha) y el Fragmento 6 (9.25 ha), indicaron que hay un efecto positivo del tamaño y la heterogeneidad de este último remanente en relación al resto de los fragmentos pequeños y sugieren un tamaño crítico de área para el mantenimiento de una alta riqueza y diversidad de anfibios y reptiles.

Las especies *Anolis uniformis* y *Eleutherodactylus rhodopis* fueron dominantes en la mayor parte de los sitios, siendo los fragmentos más pequeños los más fuertemente dominados. Sin embargo, *Bolitoglossa rufescens* fue la especie dominante en las comunidades de anfibios del Fragmento 2, lo cual parece relacionado con la presencia de un cuerpo de agua en este remanente. Ambas especies de anfibios dominantes presentan desarrollo directo, indicando que esta es una estrategia reproductiva muy exitosa en el ambiente húmedo de la selva alta perennifolia de la región.

La lagartija *Anolis uniformis* ha sido particularmente beneficiada por las condiciones presentes en los pequeños fragmentos de vegetación ya que esta fue la especie dominante en los cinco fragmentos menores. La alta abundancia de *A. uniformis* ha causado que las lagartijas sean el grupo más abundante en estos sitios, a diferencia del Fragmento 6 y las áreas de referencia, donde la abundancia de anuros (altamente influenciada por *E. rhodopis*) fue mayor.

Tanto la riqueza como la similitud en la composición de especies y la diversidad de las comunidades de reptiles dependieron fuertemente del tamaño del área, a diferencia de los anfibios donde la riqueza y la composición no tuvieron relación con el área de los sitios. De esta forma las características particulares de los remanentes como la presencia de cuerpos de agua, la temperatura, la humedad o la exposición al viento parecen tener mayor influencia en las comunidades de anfibios que el tamaño de las áreas.

Por otro lado la variación en la riqueza, abundancia, diversidad y dominancia en las comunidades a lo largo del año fue fuertemente influenciada por la presencia de un norte que provocó bajas importantes en la riqueza y abundancia de los anfibios y reptiles durante el mes de enero y estuvo también determinada por la fenología de las especies de anfibios. La mayor parte de las especies de anfibios y reptiles abundantes mostraron patrones de reproducción estacional, solo *Eleutherodactylus rhodopis* y *Anolis uniformis* tuvieron alta actividad reproductiva la mayor parte del año aún cuando mantuvieron una tendencia estacional. La fenología de las poblaciones fue influenciada por las condiciones ambientales locales de cada remanente ya que hubo diferencias en los picos reproductivos de las especies entre los sitios.

En cuanto al uso de microhábitat, en todos los casos los reptiles ocuparon una mayor variedad de microhábitats que los anfibios, siendo la hojarasca y las plantas pequeñas los microhábitats más utilizados por los anfibios y reptiles en los ocho sitios estudiados. Sin embargo, el uso, la disponibilidad y las condiciones ambientales de los microhábitat fueron diferentes entre los sitios estudiados. Sólo *Eleutherodactylus rhodopis* y *Anolis uniformis* fueron generalistas en su ocupación de microhábitats y en los rangos de temperatura y humedad relativa en los que se encontraron. Estas últimas variables fueron afectadas por el tamaño de los remanentes ya que la humedad se incremento al aumentar el

área de los sitios mientras que la temperatura disminuyó. No obstante, el Fragmento 2 salió de este patrón debido a la presencia de un cuerpo de agua.

Los resultados encontrados sugieren que los fragmentos más pequeños de vegetación (<10 ha) del paisajes estudiado han sido fuertemente impactados por la pérdida del hábitat y el aislamiento producidos por la fragmentación dado que han sufrido cambios importantes en las condiciones ambientales que presentan y en la estructura de su vegetación. Como consecuencia, muchas especies de las comunidades de anfibios y reptiles se han perdido y éstas son altamente dominadas por *Anolis uniformis* y *Eleutherodactylus rhodopis*, especies abundantes en selvas extensas poco perturbadas, que se reproducen constantemente, son tolerantes a los cambios ambientales causados por la fragmentación y pueden ocupar muchos microhábitats. Contrariamente, la presencia de remanentes de vegetación mayores a 10 ha y que presentan gran heterogeneidad ambiental resulta importante para el mantenimiento de comunidades diversas de anfibios y reptiles ya que albergan muchas especies del bosque tropical y tienen una distribución más equitativa en las abundancias de sus especies.

Es necesario estudiar el efecto de otros factores que han probado tener influencia importante sobre la estructura de las comunidades animales en fragmentos de vegetación como las interacciones entre especies (Klein, 1989; Stoner *et al.*, 2002; Estrada *et al.* 2002), los movimientos de individuos entre fragmentos (Fahrig, 2001), la estructura de la vegetación (Laurance *et al.* 2002), el efecto de borde (Schlaepfer & Gavin, 2001; Toral *et al.*, 2002) y el aislamiento de los sitios (Vos & Stumpel, 1995; Marsh & Pearman, 1997) debido a la alta complejidad de los procesos ecológicos que se dan en una comunidad (Drake, 1990) y la dificultad para distinguir cuales son los principales factores bióticos y abióticos que determinan la presencia y abundancia de las diferentes especies en los sitios (además del tamaño y la heterogeneidad microambiental de las áreas). Estos estudios permitiran tener un mayor entendimiento de cuales son los factores determinantes en la estructura de las comunidades herpetofunísticas en la región de Los Tuxtlas.

APÉNDICES

Apéndice 1. Abundancia de las especies de anfibios y reptiles registradas para cada sitio de estudio.

	Frag. 1	Frag. 2	Frag. 3	Frag. 4	Frag. 5	Frag. 6	LE	EB
AMPHIBIA								
ANURA								
Bufonidae								
<i>Bufo cavifrons</i>		4	3	2		51		
<i>Bufo valliceps</i>						1	4	29
Hylidae								
<i>Hyla dendroscarta</i>		2						
<i>Hyla microcephala</i>							12	
<i>Smilisca baudini</i>		3	2	1	1		12	4
<i>Smilisca cyanosticta</i>		1	6	8		1		
Leptodactylidae								
<i>Eleutherodactylus alfredi</i>						1		2
<i>Eleutherodactylus berkenbuschi</i>							10	45
<i>Eleutherodactylus rhodopis</i>	64	29	102	71	68	65	28	87
Ranidae								
<i>Rana berlandieri</i>							2	
CAUDATA								
Plethodontidae								
<i>Bolitoglossa mexicana</i>				2				
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	5	30	3	6	6	11	9	4
REPTILIA								
LACERTILIA								
Corytophanidae								
<i>Basiliscos vittatus</i>							1	
<i>Corytophanes hernandezi</i>		1		3	2		1	1
Phrynosomatidae								
<i>Sceloporus variabilis</i>			1					
Polychrotidae								
<i>Anolis barkeri</i>							10	2
<i>Anolis rodriguezi</i>	1	5	2	4		1		
<i>Anolis uniformis</i>	87	60	120	137	72	53	38	70
Scincidae								
<i>Eumeces sumichrasti</i>							1	
<i>Scincella gemmingeri</i>		4	2	3	3	7		
<i>Sphenomorphus cherriei</i>							2	4
Teiidae								
<i>Ameiva undulata</i>	1	1		4			2	2
Xantusidae								
<i>Lepidophyma pajapanense</i>			1			1		1
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	1		5	11	1	1		2

SERPENTES								
Boidae								
<i>Boa constrictor</i>			1					
Colubridae								
<i>Coniophanes fissidens</i>					1			1
<i>Coniophanes imperialis</i>								1
<i>Dendrophidion vinitor</i>								1
<i>Drymarchon corais</i>			1					
<i>Ficimia publia</i>						1		
<i>Imantodes cenchoa</i>	2	4	2	3	8	3	4	11
<i>Lampropeltis triangulum</i>						1		
<i>Pseustes poecilonotus</i>							1	
<i>Rhadinaea decorata</i>						1	1	
<i>Sibon sartori</i>						1		
Elapidae								
<i>Micrurus limbatus</i>					1			
Viperidae								
<i>Bothrops asper</i>					1	2	1	1
TESTUDINES								
Kinosternidae								
<i>Kinosternon leucostomum</i>						1		
Riqueza total	7	12	14	13	11	18	18	18
Abundancia total	161	144	251	255	164	203	139	268

Apéndice 2. Longitud hocico-cloaca LHC (mm) de los individuos adultos y juveniles encontrados de cada especie considerando todos los sitios estudiados. n= Número de individuos que pudieron ser asignados a algún estado de desarrollo.

Especie	n total	Rango de LHC	LHC promedio	Machos n (LHC promedio)	Hembras n (LHC promedio)	Juveniles n (LHC promedio)
Adultos						
ANURA						
Bufonidae						
<i>Bufo cavifrons</i>	59	7-80	21.9	6(6.08)		53(1.75)
<i>Bufo valliceps</i>	33	18-69	36.72	9(6.2)		24(2.72)
Hylidae						
<i>Hyla dendroscarta</i>	2	31-32	31.5	2(31.5)	-	-
<i>Hyla microcephala</i>	12	12-18	15	-	-	12(15)
<i>Smilisca baudini</i>	19	18-65	36.52	4 (52)	3 (56)	12(26)
<i>Smilisca cyanosticta</i>	15	19-63	41.6	3(52.6)	3(50)	9(35)
Leptodactylidae						
<i>Eleutherodactylus alfredi</i>	3	21-34	26	1(34)		2(22)
<i>Eleutherodactylus berkenbuschi</i>	54	9-82	29.0	8(63.1)		46(23)
<i>Eleutherodactylus rhodopis</i>	495	8-46	19.9	50(29.4)		406(17.3)
Ranidae						
<i>Rana berlandieri</i>	2	45-46	45.5	-	-	2(45.5)
CAUDATA						
Plethodontidae						
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	2	60-62	61	2(61)		-
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	72	10-45	25.8	46(31.2)		26(16.2)
REPTILIA						
LACERTILIA						
Corytophanidae						
<i>Basiliscus vittatus</i>	1	76	-	-	-	1(76)
<i>Corytophanes hernandezi</i>	8	31-92	46.8	1(92)		7(40.4)
Phrynosomatidae						
<i>Sceloporus variabilis</i>	1	65	-	1(65)	-	-
Polychrotidae						
<i>Anolis barkeri</i>	12	32-67	51.4	3(63)	2(60)	7(43)
<i>Anolis rodriguezii</i>	12	28-45	37.7	5(38.2)	6(39)	1(28)
<i>Anolis uniformis</i>	539	12-45	31	152(36.7)	163(36.5)	224(23.0)
Scincidae						
<i>Eumeces sumichrasti</i>	1	-	-	-	1	-
<i>Scincella gemmingeri</i>	19	-	-	6		13

<i>Sphenomorphus cherriei</i>	6	-	-	4	2
Teiidae					
<i>Ameiva undulata</i>	8	-	-	8	-
Xantusidae					
<i>Lepidophyma pajapanense</i>	3	60-71	65	3(65)	
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	15	38-80	59.6	11(66.8)	4(39.7)
SERPENTES					
Boidae					
<i>Boa constrictor</i>	1	1670	-	1(1670)	
Colubridae					
<i>Coniophanes fissidens</i>	2	125-245	185	1(245)	1(125)
<i>Coniophanes imperialis</i>	1	340	-	1(340)	
<i>Dendrophidion vinitor</i>	1	300	-	1(300)	
<i>Drymarchon corais</i>	1	1001	-	1(1001)	
<i>Ficimia publia</i>	1	118	-		1(118)
<i>Imantodes cenchoa</i>	34	205-680	436.7	19(405-680)	14(205-390)
<i>Lampropeltis triangulum</i>	1	850	-	1(900)	
<i>Pseustes poecilonotus</i>	1	1270	-	1(1270)	
<i>Rhadinaea decorata</i>	2	120-290	205	1(290)	1(120)
<i>Sibon sartori</i>	1	380	-	1(380)	
Elapidae					
<i>Micrurus limbatus</i>	1	350	-	1(350)	
Viperidae					
<i>Bothrops asper</i>	5	180-1300	81.6-130	4 (975)	1(180)
TESTUDINES					
Kinosternidae					
<i>Kinosternon leucostomum</i>	1	15	-	1(15)	

Apéndice 3. Actividad y frecuencia de ocupación de hábitats de los anfibios y reptiles, encontrados considerando todos los sitios estudiados. Día: 10:00-15:00 hrs., Noche: 18:00-23:00 hrs.

Especie	Hora de actividad (%)		Hábitat (%)			
	Día	Noche	Terrestre	Acuático	Arbustivo (plantas y arbustos)	Arbóreo
AMPHIBIA						
<i>Bufo cavifrons</i>	93.2	6.77	48.3	48.3	3.4	0
<i>Bufo valliceps</i>	64.70	35.29	70.58	14.70	14.70	0
<i>Hyla dendroscarta</i>	0	100	0	50	50	0
<i>Hyla microcephala</i>	0	100	0	0	100	0
<i>Smilisca baudini</i>	4.34	95.65	13.63	0	81.81	4.54
<i>Smilisca cyanosticta</i>	12.51	87.50	25	0	75	0
<i>Eleutherodactylus alfredi</i>	0	100	0	0	100	0
<i>Eleutherodactylus berkenbuschi</i>	0	100	16.36	18.18	65.45	0
<i>Eleutherodactylus rhodopis</i>	61.59	38.40	73.23	0.41	26.14	0.20
<i>Rana berlandieri</i>	50	50	50	0	50	0
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	0	100	0	0	100	0
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	0	100	0	0	100	0
REPTILIA						
<i>Basiliscus vittatus</i>	100	0	0	100	0	0
<i>Corytophanes hernandezi</i>	0	100	12.5	0	87.5	0
<i>Sceloporus variabilis</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Anolis barkeri</i>	50	50	0	83.33	16.66	0
<i>Anolis rodriguezi</i>	33.33	66.67	0	0	100	0
<i>Anolis uniformis</i>	84.15	15.84	44.53	0.66	42.05	12.74
<i>Eumeces sumichrasti</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Scincella gemmingeri</i>	95	5	95	0	0	5
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Ameiva undulata</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Lepidophyma pajapanense</i>	33.33	66.67	66.66	0	0	33.33
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	84.21	15.78	86.36	0	0	13.63
<i>Boa constrictor</i>	0	100	100	0	0	0
<i>Coniophanes fissidens</i>	50	50	100	0	0	0
<i>Coniophanes imperialis</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Dendrophidion vinitor</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Drymarchon corais</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Ficimia publia</i>	0	100	100	0	0	0
<i>Imantodes cenchoa</i>	0	100	2.85	0	94.28	2.85
<i>Lampropeltis triangulum</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Pseustes poecilonotus</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Rhadinaea decorata</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Sibon sartori</i>	0	100	0	0	100	0
<i>Micrurus limbatus</i>	100	0	100	0	0	0
<i>Bothrops asper</i>	40	60	100	0	0	0
<i>Kinosternon leucostomum</i>	0	100	0	100	0	0

Apéndice 4. Características ecológicas de algunas especies encontradas en este estudio.

Especie	Sitio de estudio	Hábitat/hábitos	Actividad	Alimentación	Cita
<i>Eleutherodactylus rhodopis</i>	Región de Los Tuxtlas	Suelo, entre la hojarasca de la selva	Nocturna y diurna	Pequeños coleópteros y dípteros	Hernández, 1989
<i>Smilisca baudini</i>	Los Tuxtlas	Arborícola		Insectos	Vogt, 1997c
<i>S. cyanosticta</i>	Los Tuxtlas	Arborícola		Insectos	Vogt, 1997d
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas	Superficie de hojas, en tallos de plantas y en los troncos de árboles	Nocturna	Hormigas (Formicidae), coleópteros, himenópteros no formicidos y ortópteros	Anderson & Mathis, 1999
<i>B. rufescens</i>	Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas	Superficie de hojas, en tallos de plantas y en los troncos de árboles	Nocturna	Hormigas (Formicidae), colémbolos, arácnidos y coleópteros	Anderson & Mathis, 1999
<i>Corytophanes hernandezi</i>	Región de Los Tuxtlas	Arborícola, en lugares empalizados		Ortópteros, dípteros, etc.	Hernández, 1989
<i>Anolis barkeri</i>	Arroyo Río Frio, que conecta Laguna Azul y Laguna Escondida (2 km al noroeste de la Estación de Biología Los Tuxtlas)	Semiacuática		Principalmente insectos o arañas (Araneae). Larvas de lepidópteros, hormigas (Formicidae), libélulas (Odonata) y grillos (Orthoptera)	Birt <i>et al.</i> , 2001
<i>A. uniformis</i>	Los Tuxtlas	Sotobosque: contrafuertes de árboles, arbustos, plántulas y palmas	Diurna		Villarreal & Heras, 1997
<i>Lepidophyma pajapanense</i>	Los Tuxtlas	Bajo la corteza y entre contrafuertes de árboles	Nocturna		Vogt <i>et al.</i> , 1997
<i>L. tuxtlae</i>	Sierra de Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz.	Principalmente debajo de troncos	Diurna	Principalmente Coleoptera seguidos de Hymenoptera (Formicidae), materia orgánica vegetal y animal variada. Ocasionalmente Amphipoda y Gastropoda	Castillo-Cerón & López-González, 1990
<i>Sceloporus variabilis</i>	Los Tuxtlas	Sobre rocas o troncos en áreas abiertas o claros	Diurna	Insectos	Benabib, 1997
<i>Kinosternon leucostomum</i>	Región de Los Tuxtlas. Laguna el Zacatal y Laguna Escondida	Cuerpos de agua temporales y permanentes. (ríos, lagunas, charcos, estanques, etc.)	Diurna y nocturna	Omnívora generalista (insectos, semillas, frutos crustáceos, peces, moluscos, renacuajos, hojas y tallos)	Vogt & Guzmán, 1988; Morales-Verdeja & Vogt, 1997

<i>Basiliscus vittatus</i>	Los Tuxtlas	Cerca de cuerpos de agua y sobre el suelo del bosque secundario			Vogt <i>et al.</i> , 1997
<i>Imantodes cenchoa</i>	Los Tuxtlas	Árboles	Nocturna	Ranas y lagartijas, principalmente del género <i>Anolis</i>	Villareal & Heras, 1997; Villareal, 1997
<i>Bothrops asper</i>	Los Tuxtlas	Achuales, suelo de la selva, arbustos, contrafuertes de árboles grandes	Nocturnas	Los juveniles comen ranas, lagartijas, serpientes, pequeños mamíferos e invertebrados. Los adultos principalmente mamíferos	Buttenhoff & Vogt, 1997

LITERATURA CITADA

Ackerman B. A. 1987. Las Gramíneas de México. Tomo II. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México. 344 pp.

Adler G. 1994. Tropical forest fragmentation and isolation promote asynchrony among populations of a frugivorous rodent. *Journal of Animal Ecology* 63: 903-911.

Akani G. C., Barieene I. F., Capizzi D. & Luiselli L. 1999. Snake communities of moist rainforest and derived savanna sites of Nigeria: biodiversity patterns and conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 8: 629-642.

Anderson M. T. & Mathis A. 1999. Diets of Two Sympatric Neotropical Salamanders, *Bolitoglossa mexicana* and *B. rufescens*, with Notes on Reproduction for *B. rufescens*. *Journal of Herpetology* 33(4): 601-607.

Andreassen H. P., Hertzberg K. & Ims R. A. 1998. Space-use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecology* 79(4): 1223-1235.

Ås S. 1999. Invasion of matrix species in small habitat patches. *Conservation Ecology* online 3(1): 1. <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art1>.

Atauri J. A. & de Lucio J. V. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159.

Baltanás A. 1992. On the use of some methods for the estimation of species richness. *Oikos* 65: 484-492.

Balvanera P., Lott E., Segura G., Siebe C. & Islas A. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.

Barbosa O. & Marquet P. A. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile.

Benabib M. 1997. *Sceloporus variabilis* in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

Bierregaard R. O. Jr. & Lovejoy T. E. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *BioScience* 42(11): 859-866.

Bierregaard R. O. Jr. & Stouffer P. C. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforest in Laurance W. F. & Bierregaard R. O. Jr. Eds. *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago, USA. 616 pp.

- Birt R. A., Powell R. & Greene B. D. 2001. Natural History of *Anolis barkeri*: A Semiaquatic Lizard from Southern Mexico. *Journal of Herpetology* 35(1): 161-166.
- Blouin D. G. & Weatherhead P. J. 2001. Habitat use by black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in fragmented forest. *Ecology* 82(10): 2882-2896.
- Brito J. C. 2003. Seasonal Variation in Movements, Home range, and Habitat use by male *Vipera latastei* in Northern Portugal. *Journal of Herpetology* 37(1): 155-160.
- Brown G. W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a box-ironbark eucalypt forest of southeastern Australia. *Biodiversity and Conservation* 10: 161-176.
- Brown K. S. Jr. & Hutchings R. W. 1997. Disturbance, fragmentation and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies in Laurance W. F. & Bierregard R. O. Jr. Eds. *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago, USA. 616 pp.
- Brower J. E. & Zar J. H. 1977. *Field and laboratory methods for General Ecology*. Wm. C. Brown Company Publishers. 194 pp.
- Burkey T. B. 1988. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55(1): 75-81.
- Campbell J. A. & Lamar W. W. 1989. *The Venomous Reptiles of Latin America*. Comstock Publishing Associates. 425 pp.
- Campbell J. A., Formanowicz D. R. Jr. & Medley P. B. 1989. El ciclo reproductivo de *Norops uniformis* (Sauria: Iguanidae) en Veracruz, México. *Biotropica* 21: 237-243.
- Castillo-Campos G. & Laborde D. J. 2004. La Vegetación in Guevara S. S., Laborde D. J., Sánchez-Ríos G. Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C. 287 pp.
- Castillo-Cerón J. M. & López-González C. A. 1990. Notes on the biology and status of a population of *Lepidophyma tuxtlae* (Sauria: Xantusidae) in the Sierra de Santa Martha, Veracruz, México. *Bulletin Maryland Herpetological Society*. 26(4): 153-158.
- Carvalho K. S. & Vasconcelos H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91: 151-157.
- Colwell R. K. 2004. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Versión 7.00 (Software and User's Guide).
- Colwell R. K., Mao Ch. X. & Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*. 85(10): 2717-1727.
- Colwell R. K. & Coddington J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*. 345: 101-118.

Crisci J. V. & López A. M. F. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington D. C. 132 pp.

Cromer R. B., Lanham J. D. & Hanlin H. H. 2002. Herpetofaunal Response to Gap and Skidder-Rut Wetland Creation in a Southern Bottomland Hardwood Forest. *Forest Science* 48(2): 407-413.

Davis T. M. 2002. Microhabitat Use and Movements of the Wandering Salamander, *Aneides vagrans*, on Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Journal of Herpetology* 36(4): 699-703.

Debinski D. M. & Holt R. D. 2000. A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology* 14(2): 342-355.

Dirzo R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 17(97): 33-45.

Dirzo R. & García M. C. 1992. Rates of Deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical Area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6(1): 84-90.

Dirzo R., González S. E. & Vogt R. C. 1997. Introducción general *in* González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

Dirzo R. 2004. Las selvas tropicales: Epítome de la crisis de la biodiversidad. *Biodiversitas* 56: 12-15.

Doan T. M. 2003. Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna?. *Journal of Herpetology* 37: 72-81.

Donnelly M. A. 1999. Reproductive Phenology of *Eleutherodactylus bransfordii* in Northeastern Costa Rica. *Journal of Herpetology* 33(4): 624-631.

Donovan T. M., Lamberson R. H., Kimber A., Thompson F. R. & Faaborg J. 1995. Modeling the effects of habitat fragmentation on source and sink demography of Neotropical migrant birds. *Conservation Biology* 9: 1396-1407.

Drake J. 1990. Communities as Assembled Structures: Do Rules govern pattern? *Trends on Ecology and Evolution* 5(5): 159-164.

Duellman W. E. 1992. Estrategias reproductoras de las ranas. *Investigación y Ciencia*. Septiembre: 54-61.

Duellman W. E. 2001. *The Hylid Frogs of Middle America*. Vol 1. Society for the study of amphibians and reptiles. 694 pp.

- Estrada A., Coates-Estrada R., Meritt D., Montiel S. & Curiel D. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in agricultural habitat at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107-108: 245-257.
- Estrada A., Coates-Estrada R. & Meritt D. 1994. Non flying mammals and landscape changes in tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17: 229-241.
- Estrada A., Cammarano P. & Coates-Estrada R. 2000. Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9: 1399-1416.
- Estrada A. & Coates-Estrada R. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24: 94-102.
- Estrada A. & Coates-Estrada R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Estrada A., Rivera A. & Coates-Estrada R. 2002. Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 106: 199-209.
- Fahrig L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology & Systematics*. 34(1): 487-515.
- Fitzgerald L. A., Cruz F. B. & Perotti G. 1999. Phenology of a Lizard Assemblage in the Dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology* 33(4): 526-535.
- Flores-Villela O., Pérez H. G., Vogt R. C. & Palma M. M. 1987. Claves para los géneros y las especies de anfibios y reptiles de la región de los Tuxtlas. Instituto de Biología, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 26 pp.
- Flores-Villela O. 1998. Herpetofauna de México: Distribución y Endemismo *in* Ramamoorthy T. P., Bye R., Lot A. & Fa J. Eds. *Biodiversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 792 pp.
- Flores-Villela O. & Canseco-Márquez L. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la Herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20(2): 115-144.
- Funk C. W. & Mills S. L. 2003. Potential causes of population declines in forest fragments in an Amazonian frog. *Biological Conservation* 111: 205-214.
- Gascon C. 1993. Breeding habitat use by Amazonian Primary Forest frog species at the forest edge. *Biodiversity and Conservation* 2: 428-444.

Gascon C. & Lovejoy T. E. 1998. Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. *Zoology* 101(4): 273-280.

Gascon C., Lovejoy T. E., Bierregaard R. O. Jr., Malcom J. R., Stouffer P. C., Vasconcelos H. L., Laurance W. F., Zimmerman B., Tocher M. & Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.

Gibbs J. P. 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* 13: 263-268.

Glor R. E., Flecker A. S., Benard M. F. & Power A. G. 2001. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 10: 711-723.

Gotelli J. N. & Colwell R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.

Graham C. H. & Blake J. G. 2001. Influence of patch and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Applications* 11(6): 1709-1721.

Green D. M.; Carroll R. L. & Reynoso V. H. 2001. Patrones de extinción en anfibios: pasado y presente *in*: Hernández H. M., García-Aldrete A. N., Álvarez F. & Ulloa M. Eds. Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 433 pp.

Guerry A. D. & Hunter M. L. 2002. Amphibian Distributions in a Landscape of Forests and Agriculture: an Examination of Landscape Composition and Configuration. *Conservation Biology* 16(3): 745-754.

Guevara S., Laborde J., Liesenfeld D. & Barrera O. 1997. Potrereros y ganadería *in* González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. Historia Natural de los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

Hager H. A. 1998. Area-sensitivity of reptiles and amphibians: Are there indicator species for habitat fragmentation?. *Ecoscience* 5(2): 139-147.

Hager S. B. 2001. Microhabitat Use and Activity Patterns of *Holbrookia maculata* and *Sceloporus undulatus* at White Sands National Monument, New Mexico. *Journal of Herpetology* 35(2): 326-330.

Haila Y., Hanski I. K. & Raivio S. 1993. Turnover of breeding birds in small forest fragments: the "sampling" colonization hypothesis corroborated. *Ecology* 74: 714-725.

Henle K. 1996. Survival of lizards in habitat islands in central Europe -Introduction and summary conclusions- *in* Settele J., Margules C., Poschlod P. & Henle K. Eds. Species Survival in Fragmented Landscapes. Kluwer Academic Publishers. 381 pp.

- Hernández P. H. R. 1989. Contribución al conocimiento de la composición de anfibios y reptiles que habitan el Acuyal: un área en las elevaciones de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. 90 pp.
- Hernández G. M. 1996. Comparación entre la diversidad herpetológica del interior y borde de una selva alta perennifolia de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. 54 pp.
- Hernández H. F. & Gutiérrez M. G. 2002. Diversidad de anfibios y reptiles de los bosques templados (bosque conservado y bosque fragmentado) en el municipio de Zacatlán, Puebla. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología. Guanajuato, México. 119 pp.
- Hernández O. O., Mena C. A. L. & Reynoso R. V. H. 2004. Comparación de la comunidad de anfibios y reptiles entre zonas altas y bajas dentro de la Reserva de la Estación de Biología, UNAM, los Tuxtlas, Veracruz. Resúmenes de la VIII Reunión Nacional de Herpetología. Villahermosa Tabasco, México. 187 pp.
- Heyer W. R. & Berven K. A. 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54(3): 642-645.
- Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. C. & Foster M. S. Eds. 1994. *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians.* Smithsonian Institution Press. Washington and London. 364 pp.
- Heywood V. H., Mace G. M., May R. M. & Stuart S. N. 1994. Uncertainties in extinction rates. *Nature* 368: 105.
- Hodgkison S. 2001. Daily Behavior and Microhabitat Use of the Waterfall Frog, *Litoria nannotis* in Tully Gorge, Eastern Australia. *Journal of Herpetology* 35(1): 116-120.
- Hokit D. G. & Branch C. L. 2003. Habitat Patch Size Affects Demographics of the Florida Scrub Lizard (*Sceloporus woodi*). *Journal of Herpetology* 37(2): 257-265.
- Hubbell S. P. & Wright S. J. 1983. Stochastic extinction and reserve size: A focal species approach. *Oikos* 41:466-476.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. & Núñez-Farfán J. 1997. La vegetación in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas.* Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- James S. E. & M'Closkey T. 2002. Patterns of microhabitat use in a sympatric lizard assemblage. *Canadian Journal of Zoology* 80: 2226-2234.
- Jandel Corp. 1992. Sigma Stat. Versión 3.0. para Windows.

- Jellinek S., Driscoll D. A. & Kirkpatrick J. B. 2004. Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. *Austral Ecology* 29: 294-304.
- Kjoss V. A. & Litvaitis J. A. 2001. Community structure of snakes in a human dominated landscape. *Biological Conservation* 98: 285-292.
- Klein B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.
- Knutson M. G., Sauer J. R., Olsen D. A., Mossman M. J., Hemesath L. M. & Lannoo M. J. 1999. Effects of Landscape Composition and Wetland Fragmentation on Frog and Toad Abundance and Species Richness in Iowa and Wisconsin, U.S.A. *Conservation Biology* 13(6): 1437-1446
- Kolozsvary M. B. & Swihart R. K. 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1288-1299.
- Krebs Ch. J. 1989. *Ecological Methodology*. University of British Columbia. Harper & Row Publishers, New York. 654 pp.
- Laborde D. J. 2004. La Reserva de la Biosfera *in* Guevara S. S., Laborde D. J., Sánchez-Ríos G. Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A. C. 287 pp.
- Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Laurance W. F., Ferreira L. V., Rankin de Merona J. M. & Laurance S. G. 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian Tree Communities. *Ecology* 79(6): 2032-2040.
- Laurance W. F., Ferreira L. V., Rankin de Merona J. M., Laurance S. G., Hutchings R. W. & Lovejoy T. E. 1998b. Effects of Forest Fragmentation on Recruitment Patterns in Amazonian Tree Communities. *Conservation Biology* 12(2): 460-464.
- Laurance W. F., Lovejoy T. E., Vasconcelos H. L., Bruna E. M., Didham R. K., Stouffer P. C., Gascon C., Bierregaard R. O., Laurance S. G. & Sampaio E. 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* 16(3): 605-618.
- Lawton J. H., Bignell D. E., Bolton B., Bloemers G. F., Eggleton P., Hammond P. M., Hodda M., Holt R. D., Larsen T. B., Mawdsley N. A., Stork N. E., Srivastava D. S. & Watt A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 39: 72-76.

- Lazcano-Barrero M. A., Góngora A. E. & Vogt R. C. 1992. Anfibios y reptiles de la Selva Lacandona in Vásquez-Sánchez M. A. & Ramos M. A. Eds. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Publicaciones Especiales Ecosfera 1:145-171.
- Lee J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Ithaca. Comstock. 500 pp.
- Lieberman S.S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. Acta Zoologica Mexicana (ns)15:1:72.
- López-González C. A., González-Romero A. & Castillo-Ceron J. M. 1993. Organización espacial y temporal de una comunidad de saurios en la Sierra de Santa Martha, Veracruz. Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología. 3(1): 65-73.
- Lord J. M. & Norton D. A. 1990. Scale and the Spatial Concept of Fragmentation. Conservation Biology 4(5): 197-202.
- Luiselli L. & Capizzi D. 1997. Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. Biodiversity and Conservation 6: 1339-1351.
- Luna R. R. 1997. Distribución de la herpetofauna por tipos de vegetación en el polígono de la reserva "El Triunfo", Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 144 pp.
- Lynch J. D. 1964. A review of the frogs of the *mexicanus* and *rhodopis* groups (genus *Eleutherodactylus*) and the evolution of the genus in northern Central America. A. B. University of Illinois. Urbana Illinois. 150 pp.
- MacArthur R. H. & Wilson E. O. 1967. The theory of Insular Biogeography. Evolution 17: 373-387.
- Mac Nally R. & Brown G. W. 2001. Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forest of central Victoria, Australia: predictions, compositional change and faunal nestedness. Oecologia 128: 116-125.
- Magurran A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing. USA. 256 pp.
- Maisonneuve C. & Rioux S. 2001. Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscapes of southern Quebec. Agriculture Ecosystems & Environment 83: 165-175.
- Malason G. & Cramer B. 1999. Landscape heterogeneity, connectivity and critical landscapes for conservation. Diversity and Distribution 5: 27-39.

- Malcom, J. R. 1991. The small mammals of Amazonian forest fragments: pattern and process. Ph. D. dissertation, University of Florida, Gainesville *in* Gascon C., Lovejoy T. E., Bierregaard R. O. Jr., Malcom J. R., Stouffer P. C., Vasconcelos H. L., Laurance W. F., Zimmerman B., Tocher M. & Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Marsh D. M. & Pearman P. B. 1997. Effects of Habitat Fragmentation on the Abundance of two Species of Leptodactylid Frogs in an Andean Montane Forest. *Conservation Biology*, 11(6): 1323-1328.
- McAleece N. 1997. BioDiversity Professional. Versión 2 para Windows. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science.
- McCoy E. D. & Mushinsky H. R. 1999. Habitat fragmentation and the abundance of vertebrates in Florida the scrub. *Ecology* 80(8): 2526-2538.
- McDiarmid R. W. 1994. Amphibian Diversity and Natural History: An Overview *in* Heyer R. W., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. C. & Foster M. S. Eds. *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 364 pp.
- Mena C. A. L., Hernández O. O. & Reynoso R. V. H. 2004. Evaluación de la comunidad herpetofaunística en dos remanentes de selva medianamente alterados, cercanos a la Estación de Biología de los Tuxtlas, Veracruz. Resúmenes de la VIII Reunión Nacional de Herpetología. Villahermosa Tabasco, México. 187 pp.
- Morales-Verdeja S. A. & Vogt R. C. 1997. *Kinosternon leucostomum* *in* González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Moreno E. C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Manuales & Tesis. SEA. CYTED, ORCYT-UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa. 83 pp.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends on Ecology and evolution* 10: 58-62.
- Navas C. A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia* 108: 617-626.
- Rohlf, 1998. NTSYSpc. Versión 2.02c. Numerical Taxonomy System for Windows.
- Nuzzo V. A. & Mierzwa K. S. 2000. The Effect of Forest Structure on Amphibian Abundante and Diversity in the Chicago Region.
- Ochoa G. S. 2001. Traditional Land-Use Systems and Patterns of Forest Fragmentation in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 27(4): 571-586.

Ovaska K. 1991. Reproductive Phenology, Population Structure and Habitat Use of the Frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. *Journal of Herpetology* 25(4): 424-430.

Palmer M. W. 1991. Estimating species richness: the second order jackknife reconsidered. *Ecology* 72: 1512-1513.

Pérez H. G. 1991. Ofidiofauna de Veracruz. Análisis taxonómico y zoogeográfico. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. México. 122 pp.

Pérez-Torres J. 2004. Dinámica del ensamblaje de murciélagos en respuesta a la fragmentación en bosques nublados: un modelo de ecuaciones estructurales. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 291 pp.

Pineda E. & Halffter G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499-508.

Pough H., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Stavitzky A. H. & Wells K. D. 2001. *Herpetology*. 2nd Edition. Upper Saddle River, New Jersey. Prentice Hall. 612 pp.

Powell A. H. & Powell G. V. N. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.

Porter K. R. 1964. Distribution and taxonomic status of seven species of Mexican *Bufo*. *Herpetologica* 19(4): 229-247.

Primack R. B. 2000. *A Primer of Conservation Biology*. Second Edition. Sinauer Associates. 319 pp.

Ramírez-Bautista A. 1977. Algunos anfibios y reptiles de la región de "Los Tuxtlas" Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. 170 pp.

Ramírez-Bautista A. & Nieto-Montes de Oca A. 1997. Ecogeografía de Anfibios y Reptiles in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

Reaser J. K. 2000. Demographic analysis of the Columbia spotted frog (*Rana luteiventris*): case study in spatiotemporal variation. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1158-1167.

Reagan D. 1992. Congeneric Species Distribution and Abundance in Three-Dimensional Habitat: The Rain Forest *Anolis* of Puerto Rico. *Copeia* 1992 (2): 392-403

Reynoso-Rosales V. H., Mendoza-Quijano F., Valdespino-Torres C. S. & Sánchez H. X. *en prensa*. Anfibios y Reptiles. Cap. 11 in Bueno J. Álvarez F. & Silva S. Eds. *Biodiversidad del Estado de Tabasco*. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para la Biodiversidad. 326 pp.

- Ricklefs R. E. & Miller G. L. 1999. Chapter 26. The Concept of Community *in* Ricklefs R. E. & Miller G. L. Eds. Ecology. Fourth Edition. Freeman and Compay. New York. 822 pp.
- Rodda G. H. & Dean-Bradley K. 2002. Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages. *Journal of Biogeography* 29: 623-632.
- Rutherford P. L. & Gregory P. T. 2003. Habitat use and movement patterns of Northern Alligator Lizards (*Elgaria coerulea*) and Western Skinks (*Eumeces skiltonianus*) in Southeastern British Columbia. *Journal of Herpetology* 37(1): 98-106.
- Rylands A. B. & Keuroghlian A. 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in central Amazonia. *Acta Amazonica* 18: 291-307.
- Salvatore O. O. & Reynoso R. V. H. 2004. Diagnóstico de las comunidades de anfibios y reptiles en la selva fragmentada de los Tuxtlas. Resúmenes de la VIII Reunión Nacional de Herpetología. Villahermosa Tabasco, México. 187 pp.
- Saunders D. A., Hobbs R. J. & Margules C. R. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Schlaepfer M. A. & Gavin T. A. 2001. Edge Effects on Lizards and Frogs in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology* 15(4): 1079-1090.
- Semlitsch R. D. 1983. Structure and Dynamics of Two Breeding Populations of Eastern Tiger Salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 1983(3): 608-616.
- Siegel S. & Castellan N. J. Jr. 1988. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. McGraw-Hill Internacional Editions. Statistics Series. Second Edition. 399 pp.
- Skelly D. K. 1996. Pond Drying, Predators, and the Distribution of *Pseudacris* Tadpoles. *Copeia* 1996(3): 599-605.
- Skelly D. K., Werner E. E. & Cortwright S. A. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80(7): 2326-2337.
- Smith G. T., Arnold G. W., Sarre S., Abensperg-Traun M. & Steven D. E. 1996. The effect of habitat fragmentation and livestock grazing on animal communities in remnants and of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheabelt. II. Lizards. *Journal of Applied Ecology* 33: 1302-1310.
- Smith G. R., Todd A., Rettig J. E. & Nelson F. 2003. Microhabitat selection by Northern Cricket frog (*Acris crepitans*) along a West-Central Missouri Creek: Field and Experimental Observations. *Journal of Herpetology* 37(2): 383-385.
- Soto M. & Gama L. 1997. Climas *in* González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. Historia Natural de los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.

- Soulé M. E., Alberts A. C. & Bolger D. T. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *OIKOS* 63: 39-47.
- Stat Soft, Inc. 2001. STATISTICA. Versión 6 para Windows (data análisis software system).
- Stoner E. K., Quesada M., Rosas-Guerrero V & Lobo J. 2002. Effects of Forest Fragmentation on the Colima Long-nosed Bat (*Musonycteris harrisoni*) Foraging in Tropical Dry Forest of Jalisco, México. *Biotropica* 34(3): 462-467.
- Tewksbury J. J., Levey D. J., Haddad N. M., Sargent S., Orrock J. L., Weldon A., Denielson B. J., Brinkerhoff J., Damschen E. I. & Townsend P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 99(20): 12923-12926.
- Tilman D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211.
- Tocher M. D., Gascon C. & Zimmerman B. L. 1997. Fragmentation Effects on a Central Amazonian Frog Community: A ten year study *in* Laurance W. F. & Bierregard R. O. Jr. Eds. *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago, USA. 616 pp.
- Toft C. A. 1985. Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia* 1985(1): 1-20.
- Toral E. C., Feinsinger P. & Crump M. L. 2002. Frogs and a Cloud-Forest Edge in Ecuador. *Conservation Biology* 16(3): 735-744.
- Townsend D. S. & Stewart M. M. 1994. Reproductive Ecology of the Puerto Rican Frog *Eleutherodactylus coqui* *Journal of Herpetology* 28(1): 34-40.
- Tscharntke T. 1992. Fragmentation of Phragmites Habitats, Minimum Viable Population Size, Habitat Suitability and local Extinction of Moths, Midges, Flies, Aphids, and Birds. *Conservation Biology* 6(4): 530-536.
- Turner I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- Turner I. M. & Corlett R. T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends on Ecology and evolution* 11(8): 330-332.
- Urbina-Cardona J. N. & Pérez-Torres J. 2002. Dinámica y preferencias de microhábitat en dos especies del género *Eleuhterodactylus* (Anura: Leptodactylidae) de bosque andino. *Memorias del Congreso Mundial de Páramos*. Colombia. Tomo I: 278-288.
- Urbina C. J. N., Olivares P. M. & Reynoso R. V. H. 2004. Estructura y composición de la comunidad de anfibios y reptiles en áreas de pastizal, borde de bosque e interior de la selva alta perennifolia de los Tuxtlas (Veracruz, México). *Resúmenes de la VIII Reunión Nacional de Herpetología*. Villahermosa Tabasco, México. 187 pp.

- Vallan D. 2000. Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation* 96: 31-43.
- Van Apeldoorn R. C., Oostenbrink W. T., Van Winden A. & Van der Zee F. F. 1992. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. *OIKOS* 65: 265-274.
- Vargas S. F. & Bolaños L. M. E. 1999. Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el bajo Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 23: 499-511.
- Villar R. M. & Reynoso. 2004. Diversidad y composición de anfibios y reptiles en corredores biológicos en los Tuxtlas, Veracruz. Resúmenes de la VIII Reunión Nacional de Herpetología. Villahermosa Tabasco, México. 187 pp.
- Villarreal B. J. L. & Heras L. L. 1997. Historia natural de las especies. *Anolis uniformis* in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Villarreal B. J. L. 1997. Historia Natural del género *Anolis* in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Vogt R. C. 1997a. Las ranas de la laguna el Zacatal in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Vogt R. C. 1997b. Comunidades de serpientes in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Vogt R. C. 1997c. *Smilisca baudini* in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Vogt R. C. 1997d. *Smilisca cyanosticta* in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Vogt R. C. & Guzmán G. S. 1988. Food partitioning in a Neotropical Freshwater Turtle Community. *Copeia* 1988(1): 37-47.
- Vogt R. C., Villarreal B. J. L. & Pérez-Higareda G. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles in González S. E., Dirzo R. & Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 pp.
- Vos C. C. & Chardon J. P. 1998. Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology* 35: 44-56.

- Vos C. C. & Stumpel H. P. 1995. Comparison of habitat-isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hyla arborea*). *Landscape Ecology* 11(4): 203-214.
- Walther B. A. & Morand S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116: 395-405.
- Walther B. A. & Martin J. L. 2001. Species richness estimation of bird communities: how to control for sampling effort? *Ibis* 143: 413-419.
- Welsh H. H. & Droege S. 2001. A case for Using Plethodontid Salamanders for Monitoring Biodiversity and Ecosystem Integrity of North American Forest. *Conservation Biology* 15(3): 558-569.
- Wilcove D. S., McLellan C. H. & Dobson A. P. 1986. Habitat Fragmentation in the temperate zone in Soule M. E. Ed. *Conservation Biology*. University of Michigan. 584 pp.
- Woolbright L. L. 1985. Patterns of nocturnal movement and calling by the tropical frog *Eleutherodactylus caqui*. *Herpetologica* 41: 1-9.
- Worthen W. D. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76: 417-426.
- Zar J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. 662 pp.
- Zug G. R., Vitt L. J. & Caldwell J. P. 2001. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press. 629 pp.