



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DIAGNÓSTICO DE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES
DE ANFIBIOS Y REPTILES EN LA SELVA FRAGMENTADA DE
LOS TUXTLAS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

P R E S E N T A

OSCAR MANUEL SALVATORE OLIVARES

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

MÉXICO, D.F.

MARZO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

RECONOCIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Fundación Packard por el apoyo económico otorgado a través de sus programas de becas para estudios de Maestría, registro No. 167350, dentro del cual fue realizada esta tesis.

Al Comité Tutoral integrado por:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Dr. Jorge Meave del Castillo

Dr. Luís Zambrano González

**A Jika y Lupita
con amor, siempre.**

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor, Dr. Víctor Hugo reynoso Rosales por soportar y encausar mi errático andar. Por tus platicas y experiencias compartidas tanto en el laboratorio como en la selva, gracias.

Al Dr. Luís Zambrano González y al Dr. Jorge Meave del Castillo por formar parte de mi comité tutorial. A Luís por sus comentarios y observaciones con respecto a la restauración, y a Jorge por sus imprescindibles comentarios y asesorías, gracias por tus correcciones, fue de verdad un placer el corregirlas.

A la Dra. Patricia Koleff Osorio y la M. en C. Georgina Santos Barrera por sus revisiones y comentarios. A Patricia por estar desde el comienzo del final, por su ánimo contagioso por la biología así como por las fugaces conversaciones que animaron la culminación de este trabajo y a Georgina por su incomparable ayuda, la cual me enseñó la enorme sencillez con que las cosas pueden salir si se tiene pasión.

Al pasante de Dr. José Nicolás Urbina, por toda su ayuda, las platicas y las vivencias juntos, gran parte de este trabajo es tuyo, gracias.

A mis compañeros del laboratorio sin cuya ayuda en el campo este trabajo no hubiera sido posible, sin un orden en particular: Henry Fahd, Adriana González, Omar Hernández, Wendy Machuca, Ana Lilia Mena, Arturo, Sergio Renue, Jorge Brambila, Marcela, Humberto Sala, a todos, gracias.

Finalmente y de forma muy especial a Georgina González, por tu amistad y alivio de saberse apoyado, a la Maestra Carabias por esta oportunidad y a la UNAM por hacerme querer al país.

ÍNDICE

Resumen.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
El papel de la restauración en la fauna.....	6
Estudios de diversidad en anfibios y reptiles.....	10
Comunidades en paisajes fragmentados.....	10
Respuesta de los anfibios frente a la fragmentación.....	11
ÁREA DE ESTUDIO.....	14
Potreros.....	16
Potrero alto.....	16
Potrero bajo.....	16
Acahuales.....	17
Acahual Montepío.....	17
Acahual Cárdenas.....	17
Remanentes.....	18
Remanente Montepío.....	18
Remanente Playa.....	18
Selvas.....	19
Selva Estación.....	19
Selva Ramos.....	19
MÉTODO.....	21
Trabajo de Campo.....	21
Análisis de datos.....	22
RESULTADOS.....	27
Composición de las comunidades.....	27
Composición de las comunidades por localidad.....	28
Composición de las comunidades por tipo de vegetación.....	28
Abundancia de las especies.....	29
Rarificación.....	32
Esfuerzo y éxito de registro.....	33
Parámetros de diversidad a nivel de localidad.....	34
Análisis de similitud.....	35
Parámetros de diversidad a nivel de vegetación.....	36
Herpetofauna.....	36
Anfibios.....	39
Reptiles.....	42
Análisis a nivel de paisaje.....	44
Anfibios.....	46
Reptiles.....	48
Análisis de complementariedad.....	50
DISCUSIÓN.....	52

Análisis por localidades.....	53
Análisis por vegetación.....	54
Análisis a nivel de paisaje.....	56
Índices de diversidad.....	59
Diversidad en función de las clases de abundancia.....	61
Complementariedad.....	62
Diversidad en función de la fragmentación.....	63
Capacidad de ajuste de los anfibios a la fragmentación de Los Tuxtlas.....	64
Restauración ecológica.....	66
CONCLUSIONES.....	69
REFERENCIAS.....	71
ANEXOS.....	81

Resumen

Al igual que otras naciones con vegetación tropical, México ya no posee grandes áreas conservadas de selva. Actualmente su estado es el de una serie de fragmentos aislados y dispersos. La selva tropical de los Tuxtlas, en la parte sur del estado de Veracruz, debe su alta diversidad biológica a su ubicación geográfica particular y a su compleja fisiografía. Actualmente la selva ha sido profundamente alterada; el 75% de la selva original se ha transformado en potrero, otro 20% sobrevive como fragmentos aislados y sólo el 5% está preservada como un área continua de vegetación. Actualmente no se conoce el estado de las comunidades de anfibios y reptiles en esta zona y su estudio permite dar un diagnóstico del estado del paisaje en su conjunto. Este trabajo consiste en conocer el estado actual de las comunidades de anfibios y reptiles en el mosaico fragmentado de vegetación tropical de Los Tuxtlas.

Se realizaron cinco salidas con seis personas a lo largo de un año muestreando anfibios y reptiles en cuatro tipos de vegetación en ocho localidades con distintos grados de perturbación (potrero, acahual, remanente y selva). Se emplearon trayectos de tiempo con censos visuales (diurnos y nocturnos) para registrar la riqueza de especies y la abundancia por especie. Se analizaron los datos con el índice de French, Shannon y Berger-Parker y se empleó el estimador de riqueza Chao 2. Se hicieron análisis de rarificación con la función Mao Tao, así como una prueba de clasificación de similitud empleando el índice de Jaccard y el algoritmo UPGMA. En cuanto al análisis de la composición y estructura de la comunidad se emplearon las pruebas no paramétricas de Cochran y Friedman, finalmente se realizó una prueba de complementariedad.

Se registraron más de 4,000 avistamientos de 59 especies, de las cuales 21 corresponden a anfibios y 38 a reptiles; esto corresponde al 70% de las especies registradas para la selva de Los Tuxtlas. Las localidades con la mayor riqueza fueron los potreros y la dominancia más alta se registró en los remanentes. Las pruebas no paramétricas muestran que no hay diferencias significativas en la composición y estructura de las comunidades entre la selva, los remanentes, los acahuales y los potreros ($p < 0.05$). El estimador Chao 2 mostró que se registraron el 98% de las especies posibles para los anfibios y 92% en el caso de los reptiles. En cuanto a la rarificación Mao Tao para los anfibios no se encontraron diferencias significativas, sin embargo, para los reptiles los potreros fueron significativamente diferentes de los otros tipos de vegetación. El análisis de complementariedad otorga a los potreros valores de irremplazables. En cinco de las ocho localidades se concentró 98% de las especies registradas en esta investigación.

Este trabajo representa el esfuerzo más grande realizado en este tipo de investigaciones usando 2,160 horas hombre. Este esfuerzo permitió encontrar patrones que sólo han sido reportados en investigaciones de varios años, como registrar especies de anfibios típicas de zonas conservadas en los potreros. Lo que pone de manifiesto la poca información que tenemos de estos grupos de animales en el actual esquema ecológico de la pérdida de hábitat por la fragmentación del ecosistema. Es muy posible que nunca lleguemos a conocer la dinámica natural de estas comunidades, ya que han sido profundamente modificadas y no tenemos datos para conocer la magnitud. Sin embargo, los datos obtenidos en este trabajo permiten monitorear en un futuro a las comunidades de anfibios y reptiles de Los Tuxtlas y saber en que condiciones se encuentran; lo que permitirá plantear posibles proyectos de restauración ecológica.

Palabras clave: comunidades, fragmentación, restauración, anfibios y reptiles.

INTRODUCCIÓN

En Latinoamérica está surgiendo rápidamente la conciencia de que la biodiversidad es parte fundamental de nuestro patrimonio natural, que nuestros ecosistemas han modelado tanto el modo de ser de pueblos y regiones como la tradición y la herencia cultural. Latinoamérica es considerada como una de las reservas más importantes de biodiversidad. Sin embargo, la CEPAL (2002) ha calculado que casi la mitad de todas las especies de América Latina desaparecerán durante el presente siglo.

La crisis de la biodiversidad representa uno de los mayores retos que la humanidad haya enfrentado (Young, 2000). La dramática tasa de extinción causada por factores económicos, sociales, culturales, institucionales y tecnológicos, pone en riesgo la funcionalidad y la estabilidad de todos los ecosistemas del planeta (Ehrlich y Ehrlich, 1981).

Varios estudios han puesto de manifiesto que a mayor número de especies que existan en un ecosistema, mayor es el número de interacciones interespecíficas, lo que determina la funcionalidad del ecosistema. Con base en esta idea se argumenta que mientras mayor sea el número de especies en un ecosistema, éste será más resistente a los disturbios, ya que existen más alternativas para el flujo de energía y el ciclo interno de nutrientes (Tilman, 1997). Naeem *et al.* (1994) demostraron experimentalmente que la pérdida de diversidad repercute en la pérdida de diversos factores como recursos genéticos, productividad, resiliencia del ecosistema frente a disturbios ecológicos, valor comercial y estético de diversos recursos, e incluso altera o diezma los servicios ambientales que el ecosistema proporciona.

El cambio físico más obvio a raíz de una alteración del paisaje es una reducción del área total de la vegetación original al momento de dicha alteración. La deforestación producida por las actividades humanas casi siempre resulta en la fragmentación del ecosistema original y produce parches aislados de hábitat embebidos en una matriz modificada. La riqueza de especies y el tamaño de las poblaciones tanto de plantas como de animales se reducen como resultado de la pérdida del hábitat y su fragmentación (Estrada *et al.*, 1997, 1998; Tocher *et al.*,

1997). La fragmentación del hábitat tiene dos componentes principales: la pérdida de hábitat y el aislamiento de las poblaciones. Ambos contribuyen a la declinación en la diversidad biológica (Wilcox y Murphy, 1985). De persistir la fragmentación se perderán poblaciones reproductivas incluso en fragmentos de buen tamaño, al igual que un gran número de especies. Estos efectos indeseables sucederán a menos que se tome cuidado en asegurar que los fragmentos contengan una adecuada mezcla de macro y microhábitats, ya que incluso una reserva fragmentada experimenta períodos de bajas tasas de crecimiento más frecuentemente que una reserva no fragmentada (Zimmerman y Simberloff, 1996).

Los hábitats fragmentados sufren una significativa alteración microclimática a consecuencia del efecto de borde, el cual se manifiesta principalmente como un incremento en la temperatura y la reducción de la humedad (Zimmerman y Bierregaard, 1986). Sin embargo, los efectos de la fragmentación aún no se han estudiado del todo (Kjoss y Litvaitis, 2001). Entre estos efectos resulta prioritario contar con un mejor entendimiento de la biología de las especies animales amenazadas y de sus respuestas a la fragmentación de su hábitat (Viana, 1995). Una de las formas de estudiar a la fauna es a nivel de comunidades. Los estudios a nivel de comunidades faunísticas nos proporcionan mayores datos de su estado en conjunto; con esta información podemos saber el estado de su entorno *grosso modo*. Cuando comparamos diferentes entornos en función de las comunidades de animales (anfibios y reptiles, en el caso de este estudio), podemos conocer la intensidad de las perturbaciones en cada lugar, así como la tendencia total del sistema que estamos estudiando.

Una comunidad consiste en todos los organismos que viven juntos en un lugar particular, y que su composición de especies es regulada por factores ambientales, la capacidad de dispersión de las especies y la interacción entre las mismas (Vargas y Bolaños, 1999). Sin embargo, es esencial realizar estudios de larga duración de comunidades para su manejo y conservación (Kenneth y Charest, 1988; Duellman, 1989). De igual forma, se requieren experimentos de manipulación para aclarar los mecanismos que existen entre la estructura de la selva y la proximidad de zonas deforestadas con respecto a la diversidad de

anfibios y reptiles (Pearman, 1997). La documentación de los cambios en la distribución y abundancia de las especies es un paso fundamental para llegar a conocer las consecuencias de acciones pasadas y para la formulación de estrategias de manejo (Skelly *et al.*, 2003). Por ello, muchas de las preguntas actuales en ecología giran alrededor de responder cómo el cambio en el patrón del uso del suelo afecta la distribución y la abundancia de los organismos (Fahrig, 2003). En particular, es importante entender cómo es que las actividades humanas modelan los entornos naturales, alterando su tamaño, forma y arreglo espacial, y modificando sus diferentes hábitats. Estos procesos son los que determinan la estructura de las comunidades biológicas (Gibbs, 1998). Aunque algunas especies puedan existir como poblaciones de pocos organismos, las poblaciones pequeñas son a menudo muy susceptibles a fluctuaciones demográficas estocásticas que pueden en gran medida incrementar su probabilidad de extinción y contribuir a la pérdida de variabilidad genética (Laurance y Bierregaard, 1997). La fragmentación actual de los ecosistemas resulta por lo general en una menor riqueza de especies y puede reducir el éxito reproductivo de algunas especies que persisten en los fragmentos (Tocher *et al.*, 1997). Laurance *et al.* (2002) encontraron en la región del Amazonas que los grupos zoológicos empleados reaccionaron de forma diversa frente a la fragmentación, lo que hace necesario la búsqueda de información para diferentes grupos, dado que diversas especies usan diferentes tipos de hábitats.

De la fauna de nuestro país, los anfibios y los reptiles son un recurso biológico más de la economía de las sociedades humanas (Robinson y Redford, 1997).

México ocupa uno de los primeros lugares en cuanto a su riqueza de especies. En el territorio nacional se encuentran representados aproximadamente 10% de todos los anfibios y reptiles del mundo, además de que cuenta con una gran riqueza de herpetofauna endémica, es decir, con distribución restringida. Así, 61% de los anfibios y 60% de los reptiles reportados para nuestro país son endémicos (Flores-Villela, 1993; McNeely, 1990). No obstante, se estima que entre 5 y 10% de los anfibios en Norteamérica y Centroamérica no han sido descubiertos (Campbell,

1999). Entre los grupos de vertebrados menos estudiados, los anfibios y los reptiles figuran entre los primeros puestos (Young, 2000), pero más importante aún es que se conoce muy poco acerca de los efectos de la fragmentación en comunidades de anfibios y reptiles (Tocher *et al.*, 1997)

No hay duda de que hubo numerosas reducciones y pérdidas de poblaciones de anfibios en todo el mundo como consecuencia de impactos humanos, incluyendo la destrucción y alteración del hábitat (Young *et al.*, 2001). Los anfibios y los reptiles, debido a su condición ectotérmica, baja movilidad, fidelidad de percha, permeabilidad de la piel en algunas especies, ámbito hogareño pequeño y requerimientos ecológicos específicos, son dependientes de las condiciones ambientales y por lo tanto sensibles a cambios en su hábitat. Por ello, son utilizadas para cuantificar el deterioro ambiental y representan bioindicadores de las actividades humanas (Pechmann y Wilbur, 1994; Vargas y Bolaños, 1999). En algunos hábitats, los anfibios contribuyen considerablemente a la biomasa, por lo que la reducción de sus poblaciones puede traer importantes consecuencias para el ecosistema, ya que son tanto presas como depredadores importantes (Vallan, 2002). Sin embargo, aun especies del mismo género se adaptan de diferente manera frente a la fragmentación, y se debe tener cuidado de no generalizar (Marsh y Pearman, 1997).

Es importante señalar que como cualquier otro grupo biológico, la riqueza de especies de anfibios y reptiles está directamente relacionada con el área del fragmento. Sorprendentemente el trabajo de Tocher *et al.*, (1997) encontró evidencias de que en la Amazonia la riqueza de especies se incrementa consistentemente en los fragmentos de selva después de haber sido aislados, sin importar el tamaño del fragmento. Este patrón contrasta con los observados en otros grupos estudiados en el mismo marco de la investigación, a excepción de pequeños mamíferos y mariposas (Malcolm, 1997).

Se requiere información ecológica de cómo la diversidad está asociada a las alteraciones del ecosistema y en general de los mecanismos que influyen sobre la diversidad local de anfibios y reptiles, para poder aplicar planes de manejo y conservación a escala local o regional (Pearman, 1997; Gibbons *et al.*,

2000). Por ejemplo Garza y González (2000) encontraron que como consecuencia del cambio de uso del suelo en una región en Michoacán, las especies más afectadas fueron los reptiles y no los anfibios. La explicación a este hallazgo es que el impacto del cambio de uso del suelo en los reptiles no sigue los observados para otros grupos como las plantas y los insectos. En particular, de los sitios degradados se puede esperar que alberguen una mayor cantidad de especies en mayor abundancia que aquellos que se encuentran bien conservados (Fabricius *et al.*, 2003).

El papel de la restauración en la fauna

Los esfuerzos actuales de conservación deben enfocarse en la preservación del hábitat y la restauración (Fahrig, 2003). A pesar de que la prioridad de los proyectos de restauración debe ir enfocada a la vegetación, ya que se trata de la base de la cadena trófica, no se debe dejar de lado a la fauna. La restauración de la vegetación permite restablecer el hábitat de algunas especies, pero no necesariamente las especies deseadas. La restauración ya sea de vegetación o de fauna se enfrenta con el gran adversario que es la falta de información, aunado a la carencia de recursos y a un deterioro y empobrecimiento progresivo de los ecosistemas en todo el mundo.

La ecología de la restauración es una alternativa que puede minimizar el actual proceso de extinción, trabajando sobre políticas erróneas y recursos humanos y financieros mal dirigidos. Con ella se pueden postular principios actuales de la conservación biológica (Young, 2000).

La restauración de la fauna es una tarea complicada. Los requisitos para un proyecto bien planeado y con un gran margen de éxito son los siguientes: información de la abundancia y la distribución (tanto la actual como la histórica) de la fauna en cuestión, requerimientos de hábitat, las relaciones entre nichos (especialmente en lo que concierne a la adquisición de recursos), requerimientos alimenticios y sitios de reproducción. Además, es importante entender el papel que juega la sucesión en la repoblación de las especies de animales, todo bajo una aproximación ecosistémica, es decir, de manera holística.

Se tiende a creer que una vez que se restaura la vegetación de una zona, los animales llegarán por sí solos (Palmer *et al.*, 1997). Esto pudiera no ser cierto, ya que una gran cantidad de organismos son incapaces de atravesar barreras de perturbación que por lo general es de origen agrícola o pecuario. Por ello, es importante establecer la composición de la fauna en zonas muy conservadas (bajo protección, tales como reservas de la biosfera, etc.), ya que esta información será el punto de comparación para evaluar la composición de zonas en diferentes estados de perturbación, tanto en zonas protegidas, como fuera de ellas. Una consecuencia común de la fragmentación es el incremento de la heterogeneidad espacial del hábitat (Wilcove *et al.*, 1986), en el sentido de que la diversidad no queda distribuida en patrones uniformes, sino que se producen áreas dominadas por una o pocas especies, mientras que otras áreas presentan una mezcla de especies, modificando la conformación estructural de las comunidades naturales (Meffe y Carroll, 1994).

Como resultado de la modificación de la estructura original de la comunidad resulta necesario el desarrollo y uso de métodos que permitan conocer con exactitud en qué estado se encuentran estas comunidades de animales en zonas con diferentes grados de conservación en un mismo paisaje. Una de las herramientas esenciales para evaluar esta nueva configuración de la estructura de las comunidades es la teoría de biogeografía de islas, ya que la deforestación termina por crear un paisaje en donde la matriz cambia a ser por lo general agrícola para convertirse después en potrero, dejando manchones de vegetación remanente, a veces conectados por diversos tipos de corredores. Estos cambios originan metapoblaciones. En la actualidad es común encontrar que las poblaciones de animales silvestres presentan una estructura de este tipo, lo que inhibe el intercambio de individuos, haciendo a cada subpoblación más susceptible a la extinción por problemas ambientales, demográficos o genéticos.

Si se pretende tener un mayor alcance y éxito en los proyectos de restauración, la ecología de la restauración debe incluir más ciencia zoológica, ya que en poco tiempo la conservación biológica será la restauración biológica, bajo el actual esquema de crisis de biodiversidad (Young, 2000). Se sabe que procesos

espaciales como la fragmentación y la pérdida de corredores han incrementado las declinaciones en las poblaciones de anfibios (Marsh y Trenham, 2001). El grado de dispersión de un organismo depende de la distancia que tenga que recorrer para llegar a otro fragmento, y por ello es crucial que cada plan de restauración de fauna tenga en cuenta posibles conectores. Naturalmente, hace falta la información sobre la plasticidad del grupo, para determinar el grado de restauración que requiere el hábitat conector para el éxito del proyecto.

En los paisajes fragmentados los fragmentos remanentes generalmente pierden comunicación entre si, o dicha interconexión se ve seriamente limitada. Los parches son los elementos con los que se comenzará la restauración de los ambientes en muchas de las zonas. Un conjunto de parches puede llegar a tener un mayor valor para la conservación por unidad de área que las áreas naturales continuas, dependiendo del contexto del paisaje y de las necesidades de manejo. Los pequeños parches de vegetación nativa pueden ser conservados por su valor ambiental, científico o como sitios con gran diversidad de flora y fauna. Los ambientes nativos prestan un servicio vital al conservar recursos de asociaciones de plantas y animales, y proporcionan conectividad de hábitat para algunas especies. Más allá de esto, los remanentes tienen interés antropocéntrico, al ofrecer recursos de plantas valiosas tanto como alimento como con fines farmacéuticos, y permiten la adquisición de importantes experiencias en la restauración (Morrison, 2002).

Con la remoción de la vegetación en las áreas circundantes a los remanentes, los remanentes comienzan a ser áreas concentradas de hábitat disponible que pueden resultar en la supersaturación de individuos. Hay una urgente necesidad de experimentación sobre el manejo y restauración de estas zonas (Saunders *et al.*, 1991). Los remanentes de vegetación original son clave para la supervivencia de las especies de anfibios y reptiles, ya que actúan como zonas núcleo o puntos de origen para su dispersión a las áreas restauradas, al ofrecer una buena cantidad de microhábitats con las características de humedad y temperatura que requieren algunas especies de zonas conservadas (Maciel y Juárez, 2000). Sin embargo, la mayoría de las teorías concernientes con las

comunidades de selvas tropicales han sido formuladas por ornitólogos, cuyos hábitos que difieren en gran medida de los anfibios y reptiles (Duellman,1989).

Al igual que otras naciones con vegetación tropical, México ya no posee grandes áreas conservadas de selva tropical. La selva remanente consiste en una serie de fragmentos aislados y dispersos (Estrada y Coates-Estarada, 2001). En el área de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, la alta diversidad biológica se debe a su ubicación geográfica particular y a su compleja fisiografía, la cual incluye tanto tierras bajas como altas y numerosos hábitats y tipos de vegetación (González *et al.*, 1997).

Actualmente la selva de Los Tuxtlas está profundamente alterada. El 75% de la selva original, unos 2500 km², se ha transformado en potrero, otro 20% sobrevive como fragmentos aislados y sólo 5% continúa preservada como un área continua de vegetación, pero localizada a elevaciones por encima de los 800 m.s.n.m. (Estrada *et al.*, 1997). La conversión predominante es hacia potreros para la ganadería, entre los cuales se encuentran inmersos fragmentos remanentes de vegetación de tamaño variable, pero con predominancia de los que tienen tamaños pequeños (Dirzo y García, 1992).

Estudios de diversidad en anfibios y reptiles

Muchos de los estudios que se han llevado a cabo recientemente al respecto de la diversidad de anfibios y reptiles en México se han realizado en zonas con diferentes grados de perturbación (Pelcastre, 1991; López-González *et al.*, 1993; Maciel y Juárez, 2000). Desgraciadamente en la actualidad existen muy pocas zonas con gran diversidad que no hayan tenido algún tipo de perturbación humana. Aun cuando apenas se está comenzando a entender los efectos de la fragmentación en las comunidades de anfibios y reptiles, algunos trabajos han modificado nuestra concepción biológica de estos grupos de animales. Por un lado se ha estudiado el estado de las comunidades herpetofaunísticas en un paisaje fragmentado, y por el otro la adaptación de los anfibios frente a una gran alteración ecológica y la reducción de su hábitat (Estupiñán y Galatti, 1999; Schlaepfer y Gavin, 2001; Urbina y Londoño, 2003).

Comunidades en paisajes fragmentados

Existen varios estudios que se han enfocado en la comparación de las comunidades de anfibios y reptiles entre diferentes tipos de vegetación (Barreto-Oble y Reynoso, 2000; González y Chablé, 2002), en los que se demuestra claramente que las zonas más conservadas contienen más especies. Sin embargo, otros estudios han encontrado que las zonas más perturbadas son las más ricas (Adaya *et al.*, 2000; Arioles *et al.*, 2000; Asiaín y García, 2001; Barragán, 2002; Moreno y Muñoz, 2002; Kolozsvary y Swihart, 1999; Raxworthy y Attuquayefio, 2000; Vargas y Bolaños, 1999). Entre estos trabajos destaca el de Crump (1971), cuya investigación encontró en una zona de la selva Amazonas que las especies de la zona de borde y pastizales contenían el 55% del total de las especies de su estudio. Estas zonas fueron las más ricas en especies por encima de la selva conservada.

En otro estudio se observó que después de una práctica de fuego, no se encontraron diferencias en la herpetofauna entre las zonas control y las quemadas (Ford *et al.*, 1999). Además, Fabricius *et al.* (2003), en su estudio comparativo,

encontraron que las serpientes y las lagartijas fueron casi el doble de abundantes en las zonas de pastos que en ningún otro lugar, y que la diversidad de las especies de reptiles fue similar en todas las localidades, tanto en las zonas perturbadas como en las conservadas.

Finalmente, Gibbons *et al.* (1997), en el estudio más largo que se haya realizado de herpetofauna a nivel mundial (44 años), recomiendan fuertemente la realización de seguimientos de larga duración para emitir decisiones sobre especies con áreas de distribución restringida, o incluso considerarlas como raras dentro de una región; además sugieren que es necesario entender los patrones de abundancia, riqueza y diversidad es un trabajo de años. Muchos de los procesos ecológicos requieren de años e incluso de décadas para ser aparentes a nuestro entendimiento.

Respuesta de los anfibios frente a la fragmentación

Existe la popularizada noción de que las especies animales más sensibles desaparecen inmediatamente después de la fragmentación (Laurance *et al.*, 2002). Esto confiere a los anfibios una atención especial ya que la literatura reporta ampliamente su dependencia del hábitat y sensibilidad a los cambios (Green, 2003; Pechmann y Wilbur, 1994), que los hace altamente susceptibles de sufrir extinciones locales en zonas fragmentadas y con pérdida del hábitat. Pese a todo lo anterior y para sorpresa de los especialistas, las especies de anfibios están difiriendo sustancialmente en la naturaleza respecto a sus respuestas frente a la fragmentación, en relación con su historia de vida y su ecología (Kolozsvary y Swihart, 1999). Estudios recientes han encontrado patrones que van en contra de los patrones conocidos en anfibios de zonas tropicales (Bustos *et al.*, 2001; Garza y González, 2000; Gascon, 1993; Marsh y Pearman, 1997; Martínez *et al.*, 2002; Vallan, 2002; Vélez y Lavín, 2002). Dentro de los trabajos destaca el de Tocher *et al.* (1997), el cual luego de diez años de investigación en el Amazonas es uno de los estudios más importante que se haya realizado sobre los efectos de la fragmentación en comunidades de anfibios. A diferencia de estudios como los de Bolón (2002), Chacón *et al.* (2002), Hinojosa (2000), Martínez y Muñoz (1998),

Muñoz y Percino (2002) y Lozano y Ramírez (2001), Tocher encuentra que hay un aumento neto de 70% en la riqueza dentro de parches fragmentados de un tamaño de 10 ha con especies que no se encontraban en estas mismas zonas antes de la investigación, y un aumento de 55% en los fragmentos de 100 ha. Sin embargo, quizá el resultado más importante es que muy pocas especies de la selva conservada se perdieron luego del aislamiento de los fragmentos.

Investigadores como Guerry y Hunter (2002) encontraron que algunas especies de anfibios no requieren de humedad, cuerpos de agua, densa cobertura vegetal, etc., para su reproducción y supervivencia, como han establecido otros autores. Estas especies habitan zonas abiertas como los potreros, aun cuando se creían más dependientes de un hábitat conservado. Con ello estos investigadores señalan a las zonas adyacentes a las áreas conservadas como zonas importantes para el manejo y la conservación de poblaciones de anfibios.

Algunos estudios han encontrado que la riqueza de especies de anfibios se incrementa en las zonas de borde, así como en zonas fuera del borde que corresponden a pastizales (Crump, 1971; Pearman, 1997). El estudio de Adaya *et al.* (2000) encuentra lo mismo, pero integrando reptiles en su estudio; este investigador encontró más especies en zonas perturbadas que en el bosque primario. En este estudio, el género de anfibios *Eleutherodactylus* se incrementó en abundancia a una distancia de más de 1 Km desde la zona de borde hacia la zona de pastizales.

Gascon *et al.* (1999) encontraron que la riqueza de especies de ranas se incrementó después de la fragmentación y que la matriz frecuentemente actúa como un filtro selectivo (no como una barrera absoluta) para los movimientos de especies que cruzan el paisaje. Además, algunas especies de selva pudieron habitar la matriz después de la fragmentación. Los hábitats en la matriz varían considerablemente en su capacidad para soportar especies de selva, y esto está fuertemente determinado por la historia e intensidad del uso del suelo de la matriz. En su estudio, Gascon encontró que 85% de las especies de la matriz, tanto en potreros como acahuals, eran especies típicas de bosque conservado.

Hoy día no existen estudios herpetofaunísticos de la estructura de comunidades, ni de los organismos que se encuentran en zonas perturbadas y remanentes adyacentes a la Reserva de Los Tuxtlas. A pesar de que la Reserva Natural de Los Tuxtlas es considerada como la zona más estudiada en nuestro país, aún se requiere de un enorme aporte de conocimiento científico. La destrucción del hábitat, las actividades agropecuarias y la explotación desmedida de los recursos naturales han contribuido a llevar a muchas especies al borde de la extinción (SEMARNAP, 1997). Ante esta necesidad, el objetivo de este estudio fue determinar y comparar la riqueza de especies de anfibios y reptiles y su abundancia en zonas con diferentes grados de perturbación en la selva fragmentada de Los Tuxtlas, Veracruz, en cuatro diferentes tipos de vegetación: potrero, acahual, remanente y selva. Con esta información se pretende conocer si las comunidades de anfibios y reptiles de Los Tuxtlas requieren de un ejercicio de restauración. Esta investigación crea la primera plataforma con información de las comunidades de anfibios y reptiles en Los Tuxtlas en zonas con diferentes grados de conservación.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el estado de Veracruz (figura 1), dentro del área de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, de la cual la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la UNAM forma parte. Las ocho localidades se ubican aproximadamente entre los 95° 03' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 38' de latitud norte, con una altitud máxima de 400-msnm. En general el clima es cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Af) y se presenta una precipitación media anual de 4964 mm (DS \pm 862, n= 20 años) (Estrada *et al.*, 1985). Con base en los datos obtenidos de la estación meteorológica de Coyame (Soto & Gama, 1997), se determinó que la época de mayor precipitación va desde junio hasta febrero, siendo octubre, julio y septiembre los meses donde más llueve. La época de "secas" se presenta entre marzo y mayo. La temperatura media anual es de 27° C y fluctúa entre 35° C hacia el mes de mayo, y 13° C, en febrero.

La primera transformación que sufrió la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas fue producto de la apertura de campos agrícolas que formó un paisaje en el que la selva y los cultivos alternaban con acahuales. La segunda transformación se debió a la conversión de campos agrícolas en potreros con la desaparición casi total de los acahuales y una severa fragmentación de la selva, dando lugar al actual mosaico de selva y potreros. En esta zona está localizada la Reserva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas así como un conjunto de fragmentos remanentes de selva, en su mayoría ubicados en las zonas con más pendiente en las montañas aledañas o en los suelos pobres, como sucede en la mayoría de los trópicos (Dirzo *et al.*, 1997). Los alrededores de la estación están convertidos en pastizales y acahuales como resultado del intenso uso de la tierra, excepto hacia la zona oeste, la cual está cubierta por selva que se extiende hacia el volcán San Martín Tuxtla. Incluso 100 de las 640 ha que conforman la reserva de la UNAM se encuentran fuertemente alteradas por actividades humanas, básicamente por agricultura y ganadería (Ibarra-Manríquez, 1985). En resumen, lo que en un tiempo fue un continuo de selva en la actualidad se reduce a algunos remanentes aislados (Dirzo *et al.*, 1997).

El número de especies que se reportan para Los Tuxtlas es de 45 anfibios y 117 reptiles (Vogt *et al.*, 1997). Las especies endémicas son importantes, ya que incluyen 4 especies de anfibios y 11 de reptiles. La herpetofauna de Los Tuxtlas es notablemente diversa pues incluye 14.8% de anfibios y 16.5% de reptiles del total de las especies de México (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997).

La presencia de selva continua y fragmentos hace de éste un sistema ideal para evaluar las comunidades de anfibios y reptiles presentes en diversos hábitats perturbados y en uno conservado.

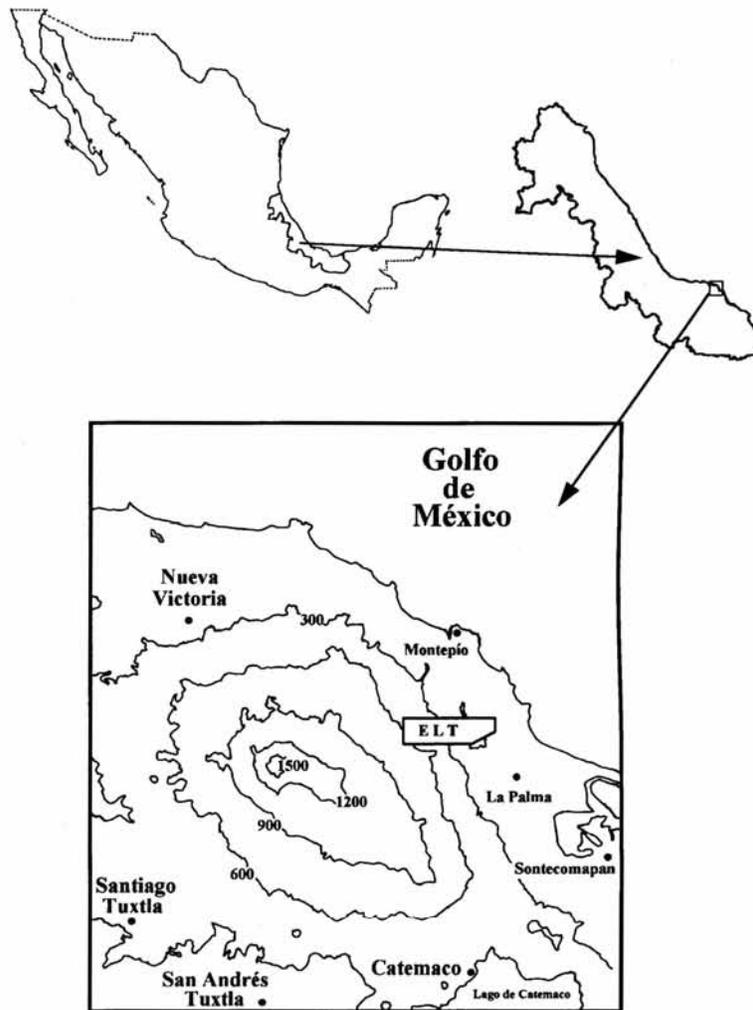


Figura 1. Estado de Veracruz y ubicación de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.
Fuente Dirzo, *et al.* (1997).

Se seleccionaron ocho zonas de trabajo; tres se encuentran dentro de la delimitación de la Estación de Biología Tropical y cinco fuera de ésta (figura 2).

Estas zonas se dividieron de acuerdo con su tipo de vegetación en potreros, acahuales, remanentes y selva.

Potreros

Potrero alto. Se ubica a 3.95 km de la Estación de Biología en el predio de la familia Ramos (18° 35' 23.2" N, 95° 06' 43.7" O, a 397 msnm). Se trata de una extensa área desmontada de vegetación que se emplea para pastoreo. Limita hacia el sur con la Estación de Biología de Los Tuxtlas. Es la localidad más elevada de las ocho, adyacente a lo que correspondería a los lotes 72 y 73 de la Reserva de Biología de la UNAM. Existen manchones cubiertos de material ígneo procedente del volcán de San Martín, lo que ofrece diversos microhábitats para varias especies de anfibios y reptiles; también hay varias lomas y un pequeño jagüey.

Potrero bajo. Se ubica a 1.66 km de la Estación de Biología, en dirección al hotel Playa Escondida (18° 34' 44.4" N, 95° 03' 38.6" O, 18 msnm). Al igual que el potrero alto, se trata de una extensa área de pastoreo dividida por cercas vivas y alambres de púas. Al oeste limita con el camino principal que va a Montepío y al este con playa Icacos. No existen lomas, sino que es una zona plana con canales de irrigación y arroyos secundarios. En este potrero hay una mayor presencia de ganado.

En la región de Los Tuxtlas los potreros se componen de dos tipos de pastos, los llamados gramas de los géneros *Paspalum*, *Axonopus*, *Setaria*, *Panicum* y *Digitaria*, y los pastos cultivados, conocido como zacate estrella africana (*Cynodon plectostachyus*) (Guevara *et al.*, 1997). Por lo general, un campo de cultivo precede a los potreros. En los alrededores de la Estación de Biología los predios tienen en promedio 20 años (a la fecha de este estudio) de haber sido abiertos (tumba de la selva). Hay presencia de especies ruderales de los géneros *Hyltis*, *Sida*, *Solanum*, etc. Es común encontrar en los potreros cercas vivas que se encuentran delimitando las propiedades privadas. Las especies más empleadas para este propósito son *Bursera simaruba* (palo mulato), *Gliricidia sepium* (cocuite) y *Erythrina folkersii* (cosquelito).

Los potreros de los trópicos son muy diversos; ya que tienen una vegetación con estructura compleja y una gran riqueza florística. Conforme más cerca se encuentran de la vegetación prístina, por lo general, hay una mayor diversidad de plantas con una gran variedad de formas de crecimiento: trepadoras, hierbas, arbustos y árboles. Los potreros alrededor de la estación están arbolados en su mayoría por árboles altos (de más de 15 m) del género *Cecropia* y *Ficus*, que se emplean para dar sombra al ganado. Los árboles que más se siembran para aprovechamiento, son en su mayoría cítricos y frutales. Muchas especies arbóreas germinan y se establecen bajo la copa de estos árboles aislados (Guevara *et al.*, 1997).

Acahuales

Acahual Montepío. Se trata de un cerro de 105 ha de vegetación remanente, en el cual aproximadamente la mitad más baja del cerro tiene una vegetación de acahual. Se ubica al este de la playa de Montepío (18° 38' 27.4" N, 95° 05' 20" O, 63 msnm), a una distancia de 6.37 km de la Estación de Biología. Las partes norte y este colindan con el mar, mientras las partes sur y oeste lo hacen con cultivos y potreros. Existen pequeños arroyos que fuera de la temporada de lluvias se encuentran secos. Tiene una edad aproximada de 35 años (al inicio del estudio).

Acahual Cárdenas. Ubicado a 2 km de la Estación de Biología (18° 34' 32" N, 95° 5' 28.5" N, 209 msnm), hacia la parte sur de la Laguna Zacatal, dentro del lote 69 de la Reserva de Biología. Este acahual, a diferencia del de Montepío, se encuentra dentro de la Reserva de Los Tuxtlas, embebido en una matriz de selva alta conservada. Tiene un tamaño aproximado de 4 ha y una antigüedad aproximada de 25 a 30 años (al inicio del estudio).

Un acahual se define como un rodal de vegetación secundaria abandonada o en periodo de descanso y presenta distintos estadios de desarrollo sucesional. Actualmente los acahuales son poco comunes en la zona debido a la reciente ganaderización a costa de la agricultura. Se trata de zonas con gran cantidad de vegetación arbustiva y existen pocos elementos arbóreos de gran tamaño.

Remanentes

Remanente Montepío. Este tipo de vegetación se encuentra en la parte más elevada del cerro El Borrego. Como fue mencionada antes, la parte más baja corresponde a acahual y el resto a vegetación remanente. Está ubicado a 6.37 km de la Estación de Biología (18° 38'27.4" N, 95° 05'20" O, 63 msnm). El tiempo de fragmentación es cercano a los 100 años (al inicio del estudio). Existen varios arroyos pequeños que sólo tienen corriente en lluvias.

Remanente Playa. Es un fragmento de vegetación conservada, ubicado a un costado del hotel Playa Escondida (18° 35' 31.4" N, 95° 3' 2.8" O, 64 msnm), a una distancia de 2.67 km de la Estación de Biología. Hacia la región este colinda con el mar formando pendientes pronunciadas, la parte norte y oeste limitan con potreros, mientras en su parte sur lo hace con la brecha que comunica al hotel con el camino principal que va hacia la Estación de Biología. Contiene un cuerpo de agua permanente. Con una antigüedad aproximada de 20 años.

Un remanente se define como un parche de vegetación nativa a la cual se le ha removido toda la vegetación circundante. Por este hecho, a los remanentes se les ha considerado como hábitats aislados (Saunders *et al.*, 1991). Por lo general se encuentran rodeados de potreros o de campos agrícolas y corresponden a sitios no aptos para las actividades agropecuarias como cimas de cerros, laderas de mucha pendiente y zonas inundables o pedregosas. Actualmente, los fragmentos de selva, de extensión variable en Los Tuxtlas, están inmersos en una matriz de potreros. Las prácticas pecuarias actuales como los frecuentes chapeos o la aspersión de herbicidas en los potreros, así como la acción misma del ganado, podrían ser la causa de la ausencia de plantas jóvenes de especies de la selva, por fuera y lejos de los fragmentos. El mantenimiento de la diversidad de estas zonas depende en gran medida de la capacidad de la fauna de moverse entre estos hábitats aislados (Burkey, 1988).

Selvas

Selva Estación. Se trata de la localidad mejor conservada. Se trabajó la zona aledaña a la parte norte de la Estación de Biología (18° 35' 06.8" N, 95° 04' 29.5" O, 131 msnm.). Existen cuerpos de agua permanentes en la localidad y la cobertura vegetal es más cerrada.

Selva Ramos. Se encuentra en los lotes 72 y 73, en la porción más elevada del polígono de la reserva de la Estación de Biología, a 4 km de las instalaciones (18° 35' 23" N, 95° 05' 15" O, 390 msnm.). A diferencia de la selva estación, en esta localidad no hay cuerpos de agua, y se encuentra poco perturbada, pero en mayor grado que la estación. Existen zonas de basalto donde son frecuentes las zanjas profundas. Todo el frente norte limita con potrero, así como una fracción de la zona oeste.

La selva alta perennifolia es la comunidad predominante en la reserva de la Estación de Biología. Existen secciones de vegetación original relativamente en buen estado de conservación, con árboles de gran talla (30 m), numerosas lianas y epifitas, así como un sotobosque relativamente umbrófilo en el que predominan las palmas. Hacia la zona oeste de la reserva existe una selva alta perennifolia sobre pedregal, con las mismas características de la anterior, sólo que esta selva se establece sobre un sustrato de roca volcánica con menos interés agrícola. Se encuentran cerca de los 500 msnm., donde se mezcla con una comunidad un poco más baja y de estructura distinta de la selva alta. Algunas plantas del género *Rheedia*, *Chamaedorea*, etc., alcanzan una abundancia considerable. (Dirzo, 1991).

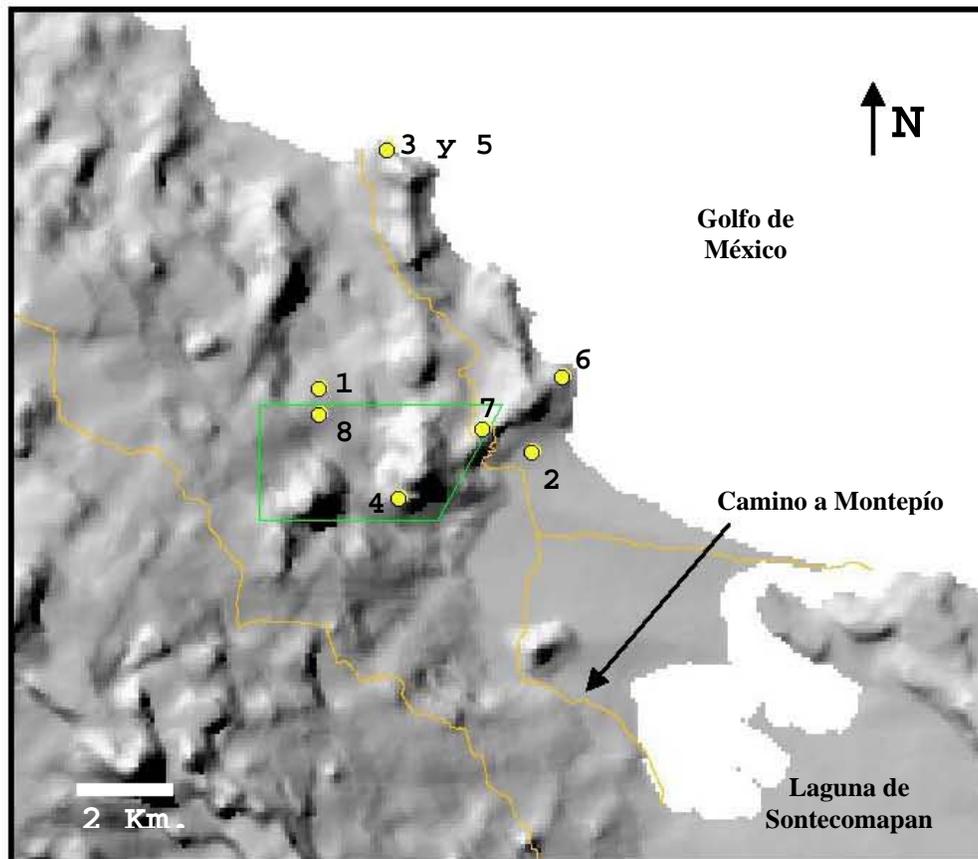


Figura 2. Ubicación del polígono de Reserva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y las ocho zonas de trabajo. 1) Potrero alto, 2) Potrero bajo, 3) Acahual Montepío, 4) Acahual Cárdenas, 5) Remanente Montepío, 6) Remanente Playa, 7) Selva Estación y 8) Selva Ramos. Fuente CONABIO 2002.

MÉTODO

Trabajo de Campo

Se realizaron cinco salidas al campo en los meses de febrero, marzo, mayo, agosto y octubre-noviembre de 2002 y diciembre-enero de 2003, con una duración de 12 días cada una, de modo que se cubrió la estación de secas y lluvias del año. En la primera salida se establecieron las ocho localidades de trabajo, reconociendo cuatro tipos de vegetación distintos dentro de un gradiente altitudinal por debajo de 400 msnm. entendiéndolo a cada tipo de vegetación como un tipo de hábitat con características similares dentro de una misma región geográfica. Seis personas colectaron los datos de campo para esta investigación. Se realizaron tres muestras por localidad por salida hasta obtener un total de 15 muestras por localidad a lo largo del año y 120 en total de las ocho localidades. Los recorridos de cada muestra se realizaron por dos personas tuvieron una duración de nueve horas (de las 10:00 a 14:30 horas y de las 18:00 a las 22:30 horas), cubriendo así los diferentes horarios de actividad de los organismos (Jones, 1986). Los recorridos consistieron en censos visuales con el fin de determinar la riqueza de cada localidad y la abundancia de cada especie. Sólo los organismos para los que se tuvo duda en su identificación fueron colectados manualmente o con ayuda de pinzas o ganchos herpetológicos en el caso de las especies venenosas. Los ejemplares colectados en campo se transportaron en sacos herpetológicos y se sacrificaron con una sobredosis de anestésico en la región cerebral, para luego fijarlos en una solución de formol buffer al 10% (Pisan y Villa, 1974; Casas-Andreu *et al.*, 1991). En el laboratorio las especies fueron identificadas con ayuda de claves (Flores *et al.*, 1995; Pérez y Smith, 1991) y asesoría de los especialistas para cada grupo. Cada ejemplar colectado fue ingresado a la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) del Instituto de Biología, UNAM.

En cada recorrido se revisaron todos los sitios (microhábitats) donde podrían estar los animales: cortezas de troncos, hojarasca, debajo de las rocas, troncos caídos, etc. Para cada recorrido se anotaron datos sobre fecha, localidad,

condiciones del tiempo, georreferencia y colectores. De cada ejemplar recolectado se anotó hora del registro, sexo (cuando era posible determinarlo), edad relativa (cría, juvenil o adulto), ambiente y microambiente.

Análisis de datos

Para determinar la composición de las comunidades se elaboraron cuadros que muestran el total de especies, así como el grupo taxonómico al que pertenecen. Los datos se trataron a tres distintos niveles; por localidad, por tipo de vegetación y por unidad de paisaje, a todo lo largo del análisis. Este último nivel se empleó para comparar comunidades, ya que de esta forma se pueden precisar fenómenos que suceden a escalas regionales, de las que de otra manera no se tendría noción.

Se obtuvo una curva de acumulación de especies en función de las horas de muestreo. Para conocer si se censó o no el total de especies registradas para la zona durante el tiempo de la investigación, se compararon estos valores contra los datos de un estimador no paramétrico; en este caso se empleó el estimador Chao 2, utilizando el programa Estimates 7 (Colwell, 2004). Este estimador emplea datos de incidencia (presencia/ausencia), se emplea para muestras pequeñas, y su fórmula es:

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

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

Q_1 = Número de especies que aparecen en una sola muestra

Q_2 = Número de especies que aparecen en dos muestras

Además, se obtuvo el porcentaje de especies que cubrió el muestreo con la riqueza esperada por Chao2 (*Completeness*).

Se realizó un análisis de rarificación para comparar la riqueza de especies entre los distintos tipos de vegetación. Se empleó la función de Mao Tao en el programa Estimates 7.0 (Colwell 2004). Las diferencias en esta función se detectan comparando los intervalos de confianza del 95%. Cuando dos comunidades o más difieren en la riqueza de especies observada, las diferencias

entre las zonas serán significativas si los intervalos de confianza no se traslapan (Colwell *et al.*, 2004). Se presentan los valores del éxito de captura para cada tipo de vegetación para el total de la investigación.

En cuanto a los parámetros de diversidad, se calculó la riqueza específica (S) determinando el número de especies para cada unidad, el índice jerárquico de riqueza de French (HRI), el índice de diversidad de Shannon (H') y el índice de dominancia de Berger-Parker (d), siguiendo las fórmulas presentadas por Magurran (1988).

Para determinar la riqueza (S) de cada comunidad se determinó el número de especies para cada localidad, para cada tipo de vegetación y para cada unidad a nivel de paisaje.

El índice jerárquico de riqueza (HRI; French, 1994) se empleó para comparar la diversidad entre las distintas unidades. Los valores de HRI se calcularon para cada tipo de vegetación así como para cada unidad a nivel de paisaje de la siguiente manera. Primero para cada unidad los integrantes de cada unidad se ordenaron de mayor a menor de acuerdo con su frecuencia; en seguida al valor más alto se le asignó el rango más alto, en este caso, el valor 1 (*i*), siguiéndole el 2 y así sucesivamente. Este valor jerárquico se multiplicó por la abundancia de cada grupo para obtener un valor de (*s*); por último, los valores de (*s_i*) se sumaron para obtener el valor del HRI. Esto se hizo para cada tipo de vegetación, y a nivel de paisaje entre la reserva, la matriz y los fragmentos. Su fórmula es:

$$HRI = \sum (s_i \times i)$$

Este índice incorpora tanto la diversidad taxonómica como su abundancia en una misma medida de riqueza, la cual resulta menos confusa que otros índices; además es de fácil empleo al comparar diversas zonas definidas bajo criterios simples.

Otro índice empleado fue el de Shannon, el cual combina el número de especies (S) con el número de individuos (N) y estima la diversidad de especies en relación con la aparición de cada especie. A pesar de varias críticas por su dudosa interpretación (Magurran, 1988), sigue siendo uno de los más usados, lo

que facilita la comparación con otros trabajos. Se calculó con la siguiente ecuación:

$$H' = \sum - p_i (\ln p_i)$$

donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i .

Para determinar la dominancia en cada nivel se utilizó el índice de Berger-Parker (1970), el cual muestra la importancia proporcional de la especie más abundante de la comunidad. Sus valores oscilan entre valores cercanos a 0 y 1, donde mientras más cercano el valor a 0 indica comunidades muy diversas y con especies homogéneamente distribuidas (o que no existen comunidades), y 1 indica comunidades con dominancia total de alguna especie. La ecuación usada para calcularlo fue:

$$d = N \text{ Máx} / N$$

en donde: $N \text{ Máx}$ = número de individuos de la especie más abundante y N = número total de individuos. Se trata de un índice sencillo de emplear, ya que se basa en la importancia proporcional de la especie más abundante. Todos los índices se calcularon con logaritmo natural (base e).

Para determinar el grado de similitud entre transectos se utilizó el índice de Jaccard (C_j) debido a que ha sido considerado como uno de los mejores índices a emplear, dado por la calidad de información, constancia y su fácil manejo (Murguía y Villaseñor, 2003). Sus valores van de 1 en caso de una completa similitud, (donde todas las especies serían las mismas), a 0 cuando las comunidades son completamente disimilares, es decir, no hay especies en común (Magurran, 1988). Se trata de un índice cualitativo de incidencia. Con la ayuda del programa Biodiversity Pro versión 2 (McAleece, 1997), se obtuvo la matriz de similitud y se realizó un análisis de clasificación para obtener valores de similitud en la composición taxonómica entre localidades. Con el mismo programa se hizo la representación gráfica de la matriz con un dendrograma, usando la técnica de ligamiento promedio con la media aritmética no ponderada (UPGMA). El índice de Jaccard se calcula de la siguiente manera:

$$C_j = j / (a+b) - j$$

donde: j es el número de especies compartidas, a es el número de especies en el sitio A, y b es el número de especies encontradas en el sitio B.

Se requirieron pruebas no paramétricas para comparar la composición y la abundancia de especies entre las unidades de los distintos niveles. Para ello se utilizaron las pruebas para varias muestras relacionadas de Cochran y de Friedman (Zar, 1996). La prueba de Cochran funciona únicamente con datos cualitativos, por lo que las frecuencias de abundancia se transformaron en datos de presencia y ausencia de especies. Esta prueba tiene como H_0 que la probabilidad de la presencia de cada especie es la misma en todas las zonas. La aceptación de la hipótesis nula es un indicador de que la composición de las localidades es la misma en todas las zonas. La prueba de Friedman emplea la abundancia absoluta por especie. Su H_0 es que la abundancia de las especies es igual en todas las localidades.

A fin de conocer cómo es que está dada la diversidad se elaboraron tablas de clases de abundancia: 1-5, 6-10, 11-15, 16-20 y de 21- en adelante. Se crearon estas clases de abundancia porque 50% de las especies estuvieron representadas por menos de 10 organismos. Las clases establecidas difieren del trabajo de Martínez y Muñoz (1998) en donde sus categorías de abundancia raras, moderadamente abundantes y abundantes no son homogéneas (uno a dos organismos para las especies raras, tres a cinco para las moderadamente abundantes y más de cinco para las abundantes). Con el criterio empleado en este estudio se pudo medir el porcentaje de las especies muy raras, raras, intermedias y abundantes en la comunidad más objetivamente.

Usando la frecuencia por intervalo de abundancia se calculó la diversidad para cada tipo de vegetación, sólo que a diferencia del análisis anterior en donde se emplearon distintos índices de diversidad para determinar la comunidad animal más diversa, con esta forma de hacerlo se logra averiguar que tipo de vegetación alberga la comunidad en mejor estado de conservación, dado por la proporción de especies muy raras, raras, intermedias y abundantes. Se empleó el índice de Shannon debido a que da mayor peso a la equidad en la muestra, bajo el supuesto de que una comunidad en buen estado tendrá un índice alto que

demuestre una distribución de las proporciones más semejantes en los intervalos de abundancia. Es decir, las comunidades en mejor estado deben presentar organismos en proporciones más homogéneas. Esto se hizo para la herpetofauna total y separando anfibios de reptiles, a nivel de tipos de vegetación y de unidades del paisaje.

Finalmente se realizó un estudio de complementariedad para determinar el menor número de zonas que podrían albergar el total de las especies registradas en la investigación. Se empleó el algoritmo propuesto por Margules *et al.* (2002). El propósito de esta herramienta es determinar la menor cantidad de localidades que nos den el total de la riqueza de especies registrada en el estudio. Los pasos que se siguen son: 1) colocar las localidades de mayor a menor en función de su riqueza de especies; 2) se identifican las localidades que contienen el mayor número de especies únicas, es decir que no se registraron en ninguna otra localidad, catalogándose como irremplazables debido a que aportan un gran porcentaje del total de las especies registradas; 3) las localidades con menor número de especies únicas se les dará la categoría de flexibles que les confiere un valor secundario, por lo que se pueden tomar decisiones de conservación sobre una u otra localidad llegado el momento; y 4) el resto de las localidades aun cuando tengan una o varias especies únicas se consideran como prescindibles, ya que entre las localidades irremplazables y las flexibles se habrá alcanzado 98-99% de la riqueza de especies registrada. Este estudio abarcó las ocho localidades. Su intención fue proponer las áreas prioritarias para la conservación en función de su representatividad de especies.

RESULTADOS

Composición de las comunidades

Se registraron en total 4,129 organismos pertenecientes a 59 especies (Anexo 1), de las cuales 21 corresponden a anfibios y 38 a reptiles. Las especies de anfibios representan 10 géneros repartidos en seis familias, mientras que los reptiles se encuentran en 29 géneros distribuidos en 13 familias.

Cuadro 1. Composición de la comunidad de anfibios y reptiles en la selva fragmentada de Los Tuxtlas.

Grupos	Familias	Géneros	Especies	% del Total
Anuros	5	8	17	28.81
Caudata	1	2	4	6.78
Lagartijas	8	11	16	27.12
Serpientes	4	17	21	35.59
Tortugas	1	1	1	1.69
Total	19	39	59	100

Las serpientes fueron el grupo mejor representado con 21 especies, es decir, 35% del total registrado (cuadro 1). Le sigue el grupo de los anuros con 17 especies (29%), y el grupo de las lagartijas con 16 especies (27%), mientras que los grupos con menor representación fueron las salamandras con cuatro especies (7%) y las tortugas con 1.69% del total de especies registradas.

Composición de las comunidades por localidad. La composición de la herpetofauna a nivel de localidad se muestra en el cuadro 2.

Cuadro 2. Composición de la comunidad por localidad.

	Potrero alto	Potrero bajo	Acahual Montepío	Acahual Cárdenas	Remanente Montepío	Remanente Playa	Selva Estación	Selva Ramos
Anuros	13	11	8	7	5	9	9	8
Caudata	1	2	2	1	3	3	3	4
Lagartijas	11	9	9	8	8	9	8	12
Serpientes	10	4	4	7	9	6	6	3
Tortugas	1	1	0	0	0	0	0	0
Total	36	27	23	23	25	27	26	27

El Potrero alto fue la localidad con mayor número de especies (36 de las 59 registradas), siendo esta localidad para la que se reportó la mayor cantidad de anuros y serpientes. En contraste, en la localidad Selva Ramos se registró el mayor número de salamandras y lagartijas. Las localidades con el menor número de especies fueron los acahuales.

Composición de las comunidades por tipo de vegetación. En cuanto a la composición de la herpetofauna por tipo de vegetación (cuadro 3) en el potrero se registró más de 80% de las especies de anuros y lagartijas (14 especies), así como la única especie de tortuga. Con excepción de las lagartijas (56%), los acahuales presentaron la mitad de las especies de los otros grupos (9 especies), fracción muy similar al que se obtuvo en los remanentes, con la diferencia de que en éstos se encontró el total de las especies de salamandras, además de haber sido el segundo lugar en especies de serpientes. En cuanto a la selva, los grupos mejor representados fueron las salamandras y las lagartijas con cuatro y doce especies (100 y 75%) respectivamente, siendo las serpientes las menos frecuentes (29%) en todos los tipos de vegetación con únicamente seis especies.

Cuadro 3. Composición de la comunidad por tipo de vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
--	---------	---------	-----------	-------

Anuros	14	9	9	11
Caudata	3	2	4	4
Lagartijas	14	9	9	12
Serpientes	13	9	11	6
Tortugas	1	0	0	0
Total	45	29	33	33

Abundancia de las especies

El patrón de distribución de las abundancias registrado para las especies (figura 3) señala, al igual que en otras comunidades, que pocas especies son muy abundantes mientras la gran mayoría son escasas. De las 59 especies, 22 (37%) tuvieron más de 21 organismos por especie, mientras que 63% tuvieron entre 1 y 17 individuos por especie. En este intervalo de abundancia es donde se seleccionaron las clases de abundancia, para proporcionar la mayor información posible de la mayoría de las especies. Las especies más abundantes fueron cinco anfibios (*Bufo marinus*, *Eleutherodactylus rhodopis*, *E. rugulosus*, *Rana berlandieri* y *Smilisca baudini*) y siete reptiles (*Ameiva undulata*, *Corytophanes hernandezii*, *Imantodes cenchoa*, *Norops sericeus*, *N. uniformis*, *Sceloporus variabilis* y *Sphenomorphus cherriei*).

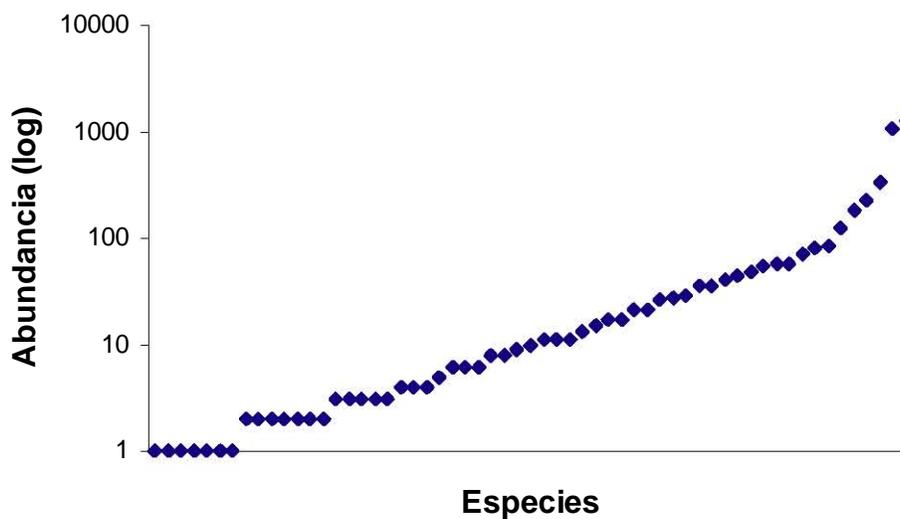


Figura 3. Distribución de la abundancia de las especies.

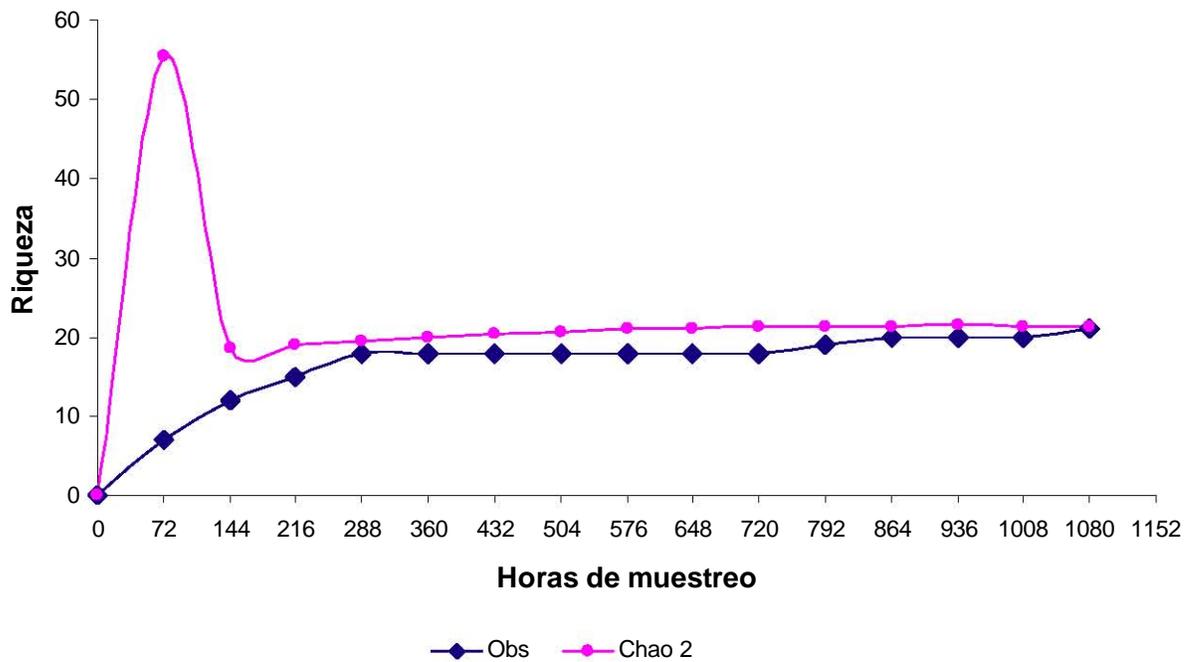


Figura 4. Curva de acumulación de especies y estimador Chao 2 para los anfibios.

La curva de acumulación de especies de anfibios indica que se alcanzó la asíntota (figura 4) ya que la curva del estimador Chao 2 converge en el último punto de la gráfica. El porcentaje de especies registradas de acuerdo con los datos observados la estimación esperada por Chao2 es 98.6% para anfibios (cuadro 4), lo que muestra que casi la totalidad de especies de anfibios que se pudieron observar en el campo se encuentran dentro del registro de esta investigación.

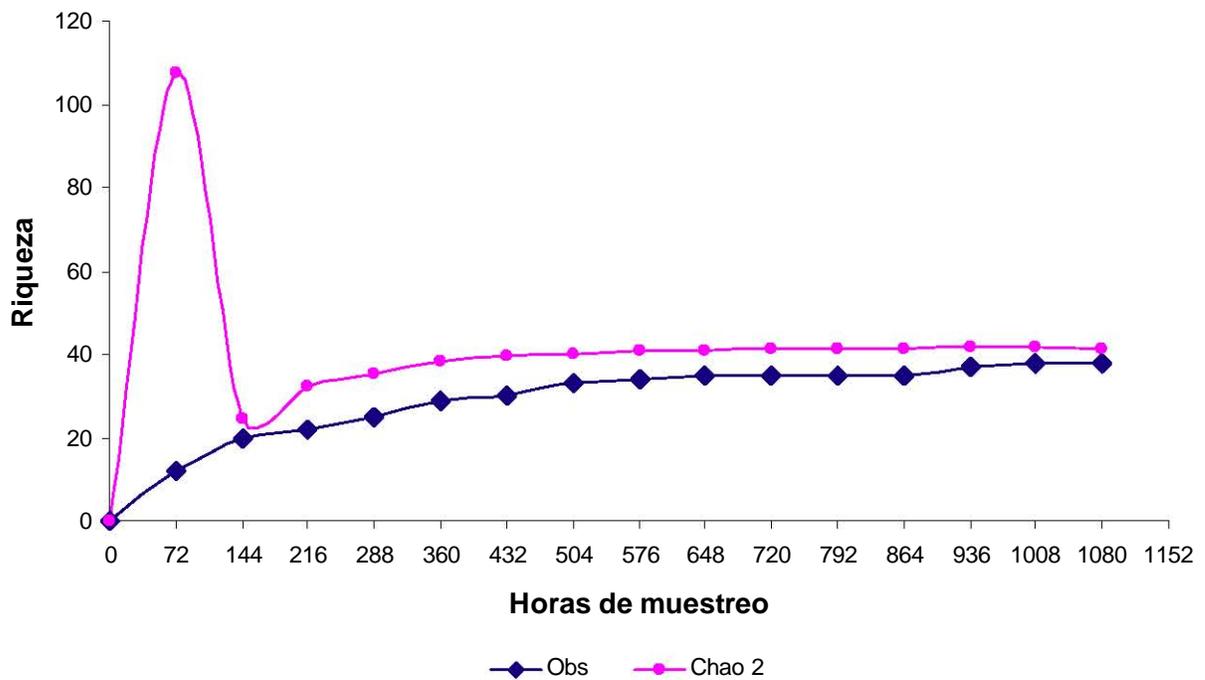


Figura 5. Curva de acumulación de especies y estimador Chao 2 para los reptiles.

En cuanto a los reptiles, a partir de las 648 horas de muestreo su curva de acumulación de especies casi llegó a la asíntota, ya que únicamente se registraron dos especies más al cumplirse las 936 horas de muestreo (figura 5). La curva del estimador Chao 2, al igual que con los anfibios, converge en el último punto con la curva acumulativa observada; sin embargo, el valor de 'completeness' para los reptiles fue menor que el registrado para anfibios (92%); no obstante, se trata de un valor considerablemente alto, pues indica que casi el total de especies posibles fue registrado en el tiempo de esta investigación.

Cuadro 4. Análisis de “Completeness” para el total de muestreos en anfibios y reptiles.

	Anfibios	Reptiles
Riqueza observada	21	38
Riqueza esperada por Chao 2	21.3	41.3
Completeness	98.6	92

Rarificación

La figura 6 muestra la gráfica de la predicción del número de especies que se podrían registrar bajo un tamaño de muestra dado. Es evidente la superioridad en especies del potrero. Sin embargo, los intervalos de confianza de Mao Tao indican que no hay una diferencia significativa entre los cuatro distintos tipos de vegetación para los anfibios.

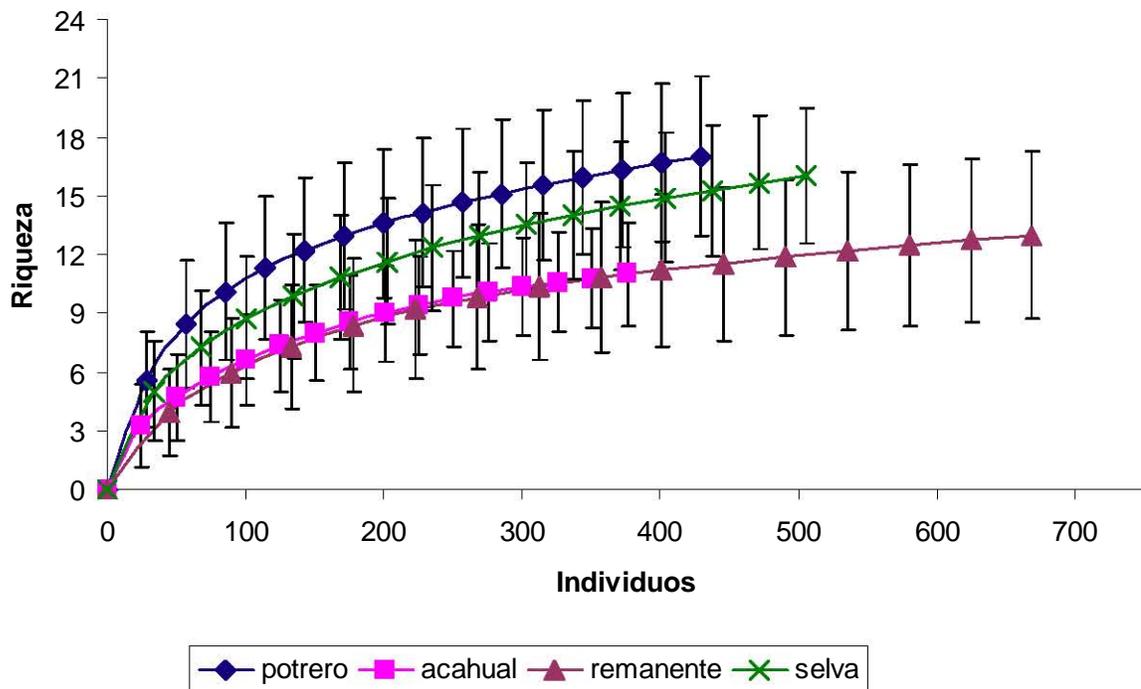


Figura 6. Gráfica de rarificación Mao Tao para los anfibios comparando los cuatro tipos de vegetación.

Con respecto a los reptiles, la rarificación de Mao Tao a diferencia de los anfibios (figura 7) muestra que los potreros, si son significativamente diferentes en su riqueza de los otros tipos de vegetación. Esto puede estar dado por el grupo de las serpientes, ya que se registraron principalmente en estas zonas deterioradas.

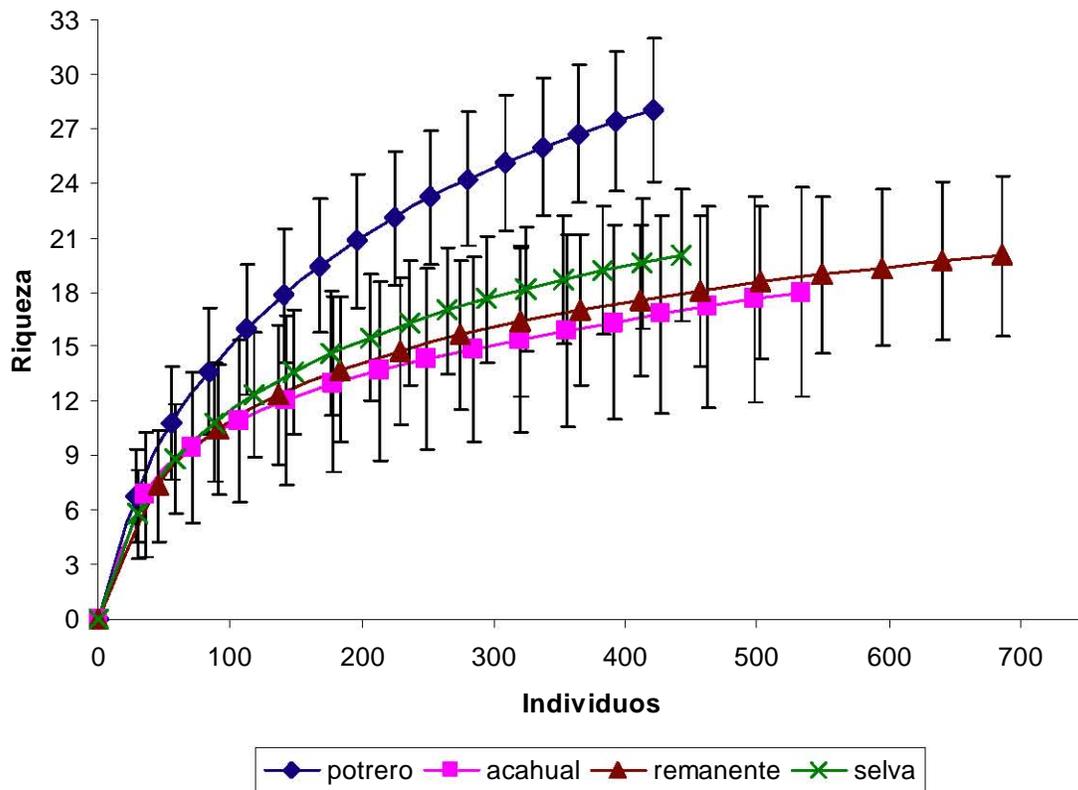


Figura 7. Gráfica de rarificación Mao Tao para los reptiles comparando los cuatro tipos de vegetación.

Esfuerzo y éxito de registro

El esfuerzo de registro de este estudio es uno de los más grandes para una investigación de un año con anfibios y reptiles a nivel mundial. Se trabajó durante 1,080 horas en total, siempre se trabajó en pareja por lo cual el resultado da un total de 2,160 hora hombre.

En cuanto al éxito de registro (cuadro 5), el valor más alto se obtuvo en el remanente (5.1 organismos por hora hombre), y el menor en el potrero (2.9

organismos por hora hombre), con un promedio general de cuatro organismos por hora hombre.

Cuadro 5. Éxito de registro para cada tipo de vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Hora hombre	270	270	270	270
Número de organismos	809	913	1389	1018
Éxito de registro	2.9	3.3	5.1	3.7

Parámetros de diversidad a nivel de localidad

En el cuadro 6 se muestra la riqueza, la abundancia con su desviación estándar, el índice de diversidad de Shannon, el de dominancia de Berger-Parker y el porcentaje de especies.

Cuadro 6. Estimadores de diversidad para cada una de las ocho localidades.

	Potrero alto	Potrero bajo	Acahual Montepío	Acahual Cárdenas	Remanente Montepío	Remanente Playa	Selva Estación	Selva Ramos
Riqueza (S)	36	27	23	23	25	27	26	27
% de especies	59.32	45.76	38.98	38.98	42.37	45.76	44.07	45.76
Abundancia	532	298	437	476	799	580	397	610
Desviación estándar	29.17	11.87	29.46	27.59	57.52	35.83	26.33	34.87
Shannon (H')	2.319	2.589	1.771	2.09	1.576	1.854	1.798	2.028
Berger-Parker (d)	0.389	0.218	0.435	0.41	0.452	0.345	0.378	0.298

La mayor riqueza y porcentaje de especies se encontraron en la localidad Potrero alto, con 36 especies que representan 59% del total de especies. El resto de las localidades muestra una riqueza similar de entre 23 y 27 especies. La mayor abundancia se registró en el Remanente Montepío con casi 800

organismos, seguido de la Selva Ramos con 610 organismos y el Remanente Playa con 580 organismos. La menor abundancia se presentó en el Potrero bajo (298 organismos). Los potreros presentaron los valores más altos del índice de Shannon, el Potrero bajo con un valor de $H'=2.58$ y Potrero alto con $H'=2.31$, mientras que la menor diversidad se registró en el Remanente Montepío ($H'=1.77$). La localidad con mayor dominancia fue el Remanente Montepío con un valor de $d=0.45$; en contraste, la comunidad con menos dominancia fue el Potrero bajo ($d=0.218$), seguido de la Selva Ramos ($d=0.298$).

Al realizarse la prueba de Cochran para conocer si existían diferencias significativas en cuanto a la composición de especies entre localidades, se encontró que $Q_{n=59, g.l.=7} = 9.699658$, lo que implica que la composición de especies en las comunidades es similar ($P = 0.206246$). La prueba de Friedman ($\chi^2_{n=59, g.l.=7} = 7.453193$) indicó que las abundancias entre las localidades también son similares ($P = 0.38327$).

Análisis de similitud. De acuerdo al índice de Jaccard y utilizando el algoritmo UPGMA las ocho localidades empleadas fueron separadas en dos grupos (figura 8), los potreros por una lado y el resto de las localidades en otro. El dendograma formado a partir del análisis de similitud muestra que el primer grupo aglomera a seis localidades todas ellas cercanas al 60% de similitud. Es importante el hecho de que dentro de este primer grupo se derivan dos ramas, en donde un subgrupo concentra a las localidades que se encuentran dentro del polígono de la reserva, mientras que el segundo subgrupo a las localidades por fuera de la reserva. Esto nos hace suponer que existe una mayor homogeneidad en la composición de especies al interior de la reserva, lo que la distingue de las localidades externas al polígono de la reserva.

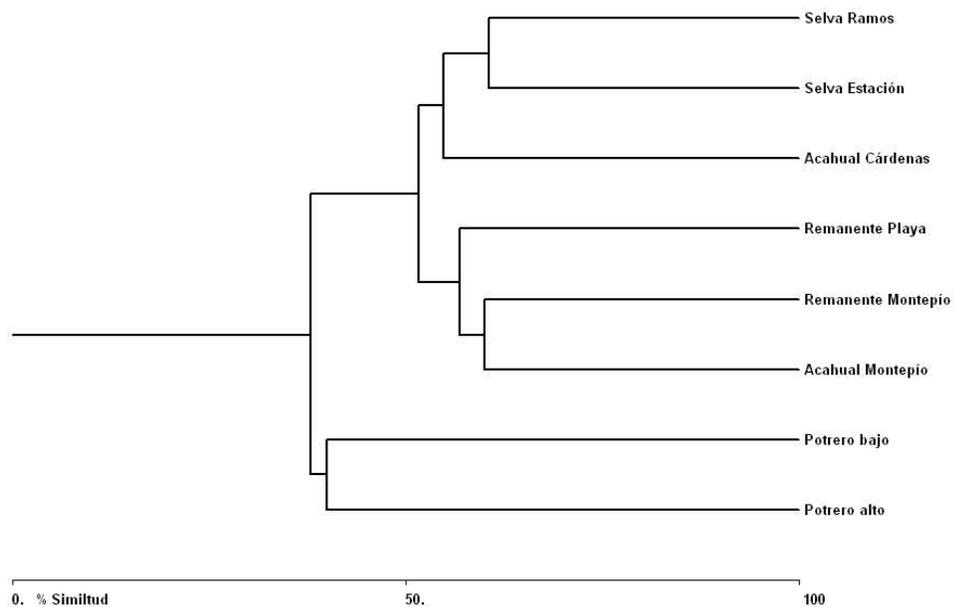


Figura 8. Dendrograma de similitud utilizando el índice de Jaccard y el algoritmo UPGMA.

Los potreros a pesar de aglomerarse en un mismo grupo presentan un valor de similitud cercano al 40%, lo que nos dice que no obstante se trata de un hábitat de características similares cada localidad tiene una composición de especies particular, además ambas localidades de potrero presentan una composición de especies muy disimilar al resto de las localidades, esto por el hecho de encontrarse en la parte más basal del dendrograma.

Parámetros de diversidad a nivel de vegetación

Herpetofauna

De la misma forma que con las localidades, en el cuadro 7 se presentan los diferentes parámetros de la diversidad para los cuatro tipos de vegetación.

Cuadro 7. Parámetros de diversidad de cada tipo de vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Riqueza (s)	45	29	33	33
% de especies	76.27	49.15	55.93	55.93
Abundancia promedio	404.5	456.5	694.5	509
Desviación estándar	19.38	26.81	46.65	30.35
Shannon (H')	2.587	2.038	1.757	2.024
French (HRI)	4,955	3,324	4,293	3,895
Berger-Parker (d)	0.336	0.35	0.404	0.326

En el potrero se presentaron 45 especies, lo que equivale a 76% del total de especies registradas, mientras que la vegetación menos rica fue el acahual con 29 especies (49%). Los tipos de vegetación con mayor abundancia de reptiles fueron los remanentes, seguidos por la selva (694 y 509 organismos), mientras que el potrero presenta la menor (404 organismos). La mayor diversidad correspondió al potrero ($H'=2.58$), y el menor valor se registró en el remanente ($H'=1.75$); el HRI concuerda con que el potrero obtuvo el valor más alto ($HRI=4,955$), sólo que para este índice el valor más bajo lo obtuvo el acahual ($HRI=3,324$). La mayor dominancia se presentó en los remanentes ($d=0.404$) como producto de la mayor abundancia de dos especies, un anfibio y un reptil.

El resultado de la prueba de Cochran ($Q_{n=59, g.l. = 3} = 12.16901$) indica que la composición de especies entre los tipos de vegetación son diferentes ($P=0.006827$). Sin embargo, al aplicar la prueba post hoc de Scheffé no reveló cual vegetación difería de las otras. Por otra parte, la prueba de Friedman ($\chi^2_{n=59, g.l.=3} = 5.60655$); indicó que las abundancias entre los tipos de vegetación también son similares ($P=0.13240$).

La figura 9 muestra la distribución porcentual de las especies para cada clase de abundancia, por tipo de vegetación. El 55% de las especies de los potreros tuvieron una abundancia <5 organismos. El remanente concentro en esta primera clase (1-5) un 60% del total de sus especies, mientras que el valor más bajo se registró en la selva (45%), es decir, a excepción de la selva la mayoría de las especies de todos los demás tipos de vegetación tienen una frecuencia menor a cinco organismos.

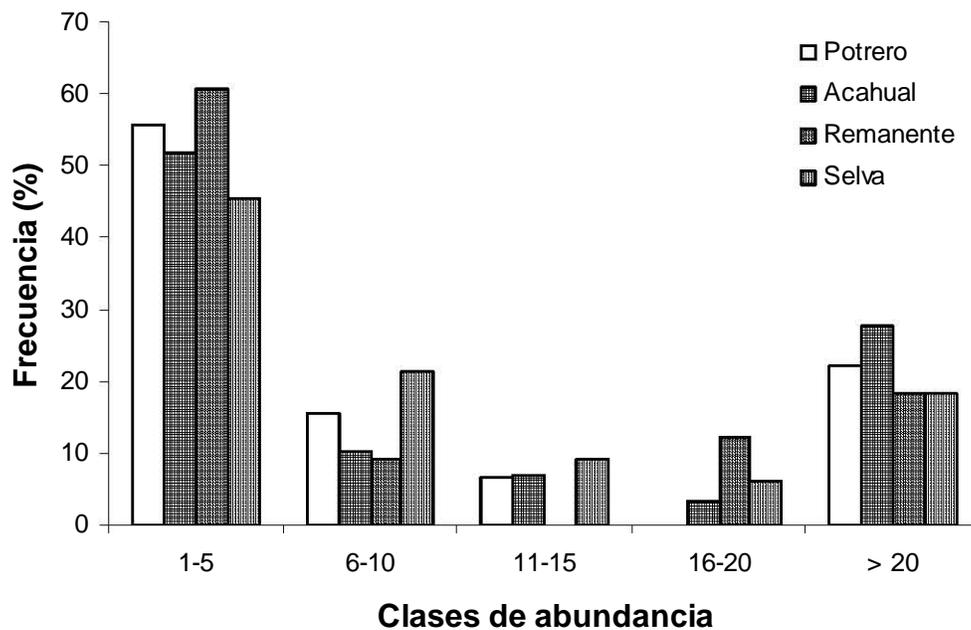


Figura 9. Distribución de las frecuencias de especies por clase de abundancia de cada tipo de vegetación.

Al obtener la diversidad (cuadro 8) en función de las clases de abundancia para cada tipo de vegetación, es evidente que la selva es la más diversa, mientras el tipo de vegetación con el menor valor fue el remanente. Es decir, la selva tiene una composición más homogénea dentro de sus clases de abundancia que el resto de los otros tipos de vegetación.

Cuadro 8. Diversidad en función de las clases de abundancia para cada tipo de vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Riqueza (s)	45	29	33	33
H'	1.13	1.23	1.09	1.39

Anfibios y reptiles por separado

Anfibios. El cuadro 9 presenta los parámetros de diversidad de los anfibios por tipo de vegetación.

Cuadro 9. Parámetros de diversidad para el grupo de los anfibios por vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Riqueza (s)	17	11	13	15
% de especies	80.9	52.3	61.9	71.4
Abundancia promedio	202	186	336.5	273
Desviación estándar	13.88	27.9	59.64	36.4
Shannon (H')	2.172	1.056	0.702	1.31
French (HRI)	1570	620	922	1099
Berger-Parker (d)	0.26	0.69	0.83	0.60

Nuevamente la mayor riqueza se presentó en el potrero con 17 especies, lo que representó 81% de las especies de anfibios registradas. Por otro lado, los acahuales fueron los de menor riqueza, con sólo 11 especies (52%). La mayor abundancia promedio se registró en los remanentes y la menor en los acahuales (336 y 186 organismos en promedio, respectivamente). La mayor diversidad de Shannon se obtuvo para los potreros ($H'=2.17$), lo que concuerda con el valor de $HRI = 1570$, además de que en ellos hubo menor dominancia ($d=0.264$). En contraste, el remanente fue el menos diverso para Shannon, sin embargo, para el HRI fueron los acahuales ($HRI=620$). La mayor dominancia se observó en los remanentes ($d=0.83$) por la especie *Eleutherodactylus rhodopis*.

Al analizar la abundancia de anfibios por intervalos (figura 10) se encontró que casi la mitad de las especies en los potreros son raras, y casi la otra mitad

muy abundantes, y que un porcentaje muy bajo se presenta en la clase de las intermedias. No obstante, el remanente fue el tipo de vegetación con el mayor número de especies con menos de cinco organismos. Por su parte, la selva mostró una distribución relativamente más homogénea. Los potreros tuvieron el mayor porcentaje de especies abundantes, ya que 47% corresponde a ocho especies.

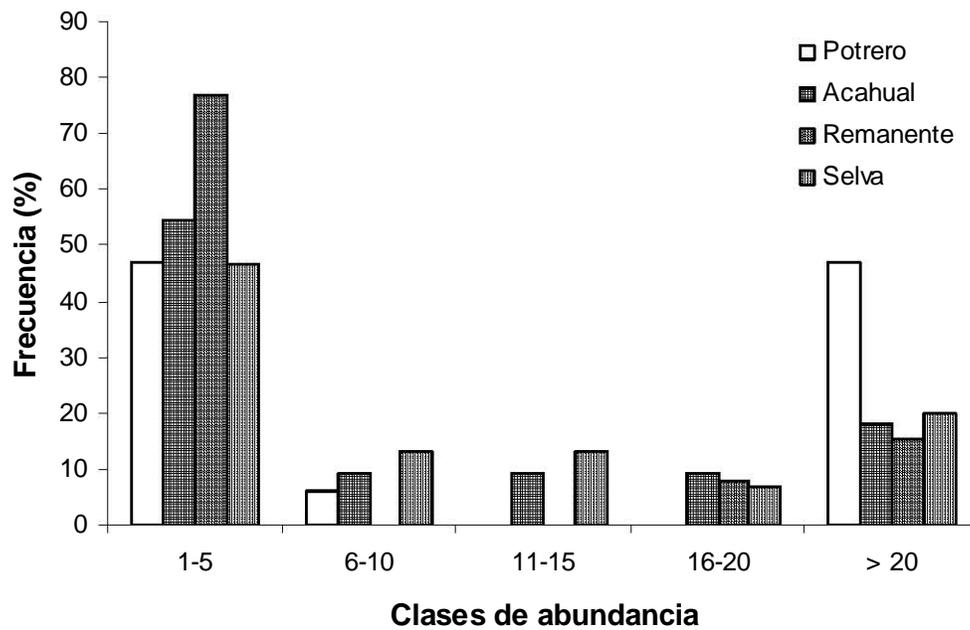


Figura 10. Distribución de las frecuencias de especies de anfibios por clase de abundancia por tipo de vegetación.

Con lo que respecta a la diversidad de los anfibios en función de sus clases de abundancia, nuevamente al igual que por herpetofauna la selva obtuvo el mayor valor, seguido del acahual (cuadro 10). La selva tuvo la composición de especies de anfibios más homogénea, y no como los remanentes y los potreros, en donde las especies raras o muy abundantes son las que predominan.

Cuadro 10. Diversidad en función de las clases de abundancia de anfibios para cada tipo de vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Riqueza (s)	17	11	13	15
H'	0.88	1.30	0.69	1.40

En la figura 11 observamos que las tres especies más abundantes de los potreros están compuestas en 60% por adultos y únicamente 14% por crías. Esto contrasta con todos los demás tipos de vegetación, por ejemplo en la selva y en los acahuales se registró casi la mitad de los adultos de los encontrados en los potreros (37 y 35% respectivamente). Sin embargo, un dato más importante fue encontrar una relación inversa en las crías, tanto las selvas, los remanentes y acahuales tienen entre 22 y 27% de crías mientras el potrero registra cerca de la mitad de este porcentaje (14%). Esto puede estar sugiriéndonos que los potreros no están utilizándose para la reproducción de los anfibios, ya que de así hacerlo el porcentaje de crías sería mayor.

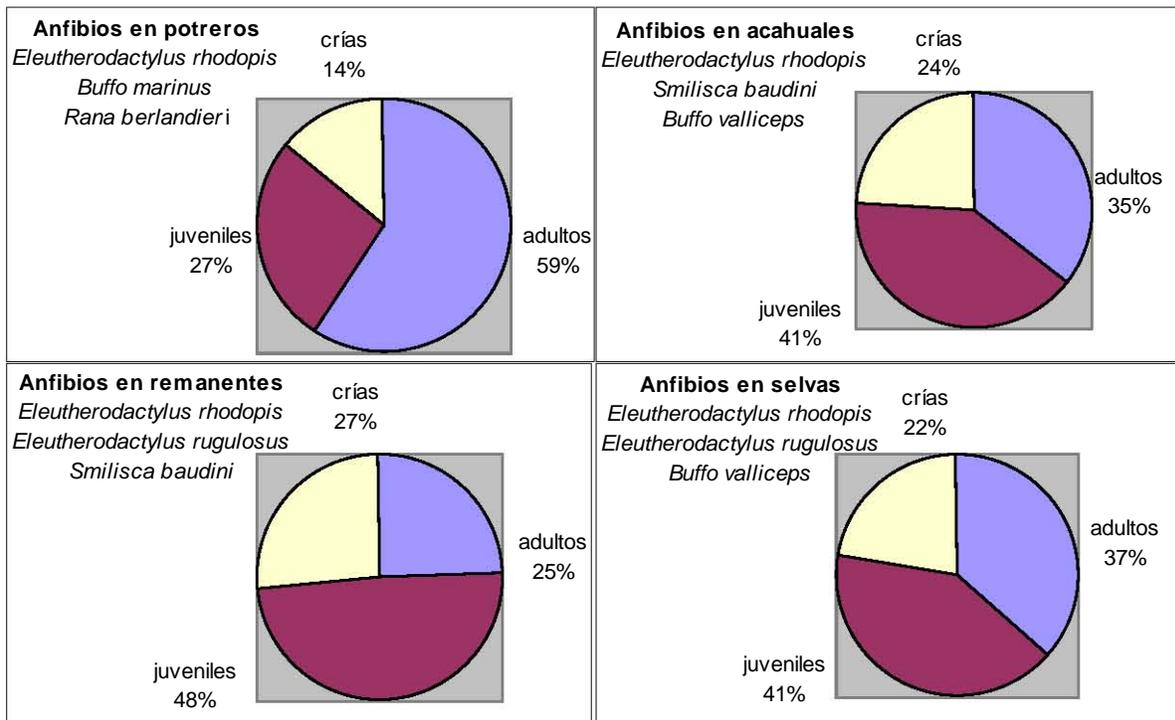


Figura 11. Porcentaje de los estadios de las tres especies más abundantes de anfibios por tipo de vegetación.

En cuanto a la comparación de la composición ($Q_n = 21$, $g.l. = 3 = 5$) y la abundancia ($\chi^2_{n=21}$, $g.l.=3 = 3.01612$) entre los diferentes tipos de vegetación, no se obtuvieron diferencias significativas entre las localidades ($P = 0.171799$ y $P = 0.38915$ respectivamente).

Reptiles. Con lo que respecta a los reptiles (cuadro 11), el tipo de vegetación donde se registro la mayor riqueza fue el potrero, con 28 especies que representan 73.6% del total. El resto de los tipos de vegetación compartieron valores muy similares con una representatividad de 50%. La mayor abundancia promedio se observó en los remanentes con 353 organismos, pero esto no repercutió en la dominancia ($d=0.62$), ya que el mayor valor se registró en la selva ($d=0.67$), siendo la especie *Norops uniformis* la más abundante. El tipo de vegetación que mostró menor abundancia fue el potrero (213 organismos), mientras que el que mostró menor grado de dominancia fue el acahual ($d=0.59$). Al igual que en los anfibios, el potrero obtuvo el valor más alto con el índice de Shannon ($H'=1.64$); sin embargo, los remanentes ocuparon el primer lugar con el índice jerárquico.

Cuadro 11. Parámetros de diversidad para el grupo de los reptiles por vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Riqueza (s)	28	18	20	18
% de especies	73.6	47.3	52.6	47.3
Abundancia promedio	213	270.5	353	230.5
Desviación estándar	22.3	26.5	36.9	25.5
Shannon (H')	1.647	1.573	1.419	1.385
French (HRI)	1386	1402	1652	1114
Berger-Parker (d)	0.64	0.59	0.62	0.67

La figura 12 muestra que más de 80% de las especies de los potreros concentran abundancias <10 y únicamente 7% en las más abundantes, a diferencia del acahual y el remanente en donde las especies raras presentan 50%

y las más abundantes tuvieron valores >20. Los reptiles no tuvieron una distribución tan heterogénea como los anfibios.

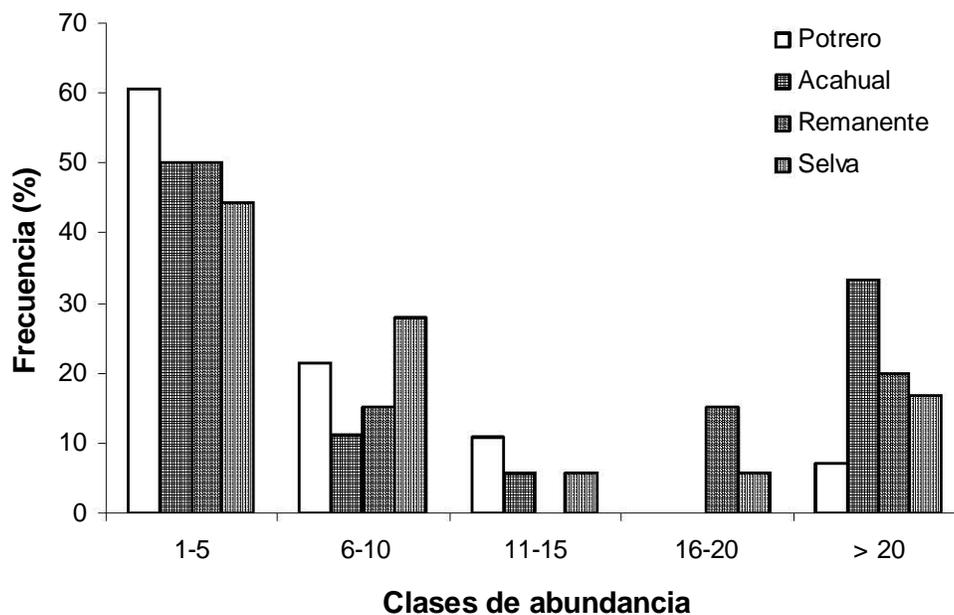


Figura 12. Distribución de las frecuencias de especies de reptiles por clase de abundancia por vegetación.

El potrero fue el tipo de vegetación con el valor más bajo de diversidad en función de sus clases de abundancia, y como en los casos anteriores a la selva correspondió el mayor valor (cuadro 12). Es decir, la comunidad de reptiles que se encuentra más homogéneamente distribuida es la de la zona de selva, mientras que la menor se encuentra en los potreros.

Cuadro 12. Diversidad en función de las clases de abundancia de reptiles para cada tipo de vegetación.

	Potrero	Acahual	Remanente	Selva
Riqueza (s)	28	18	20	18
H'	1.06	1.12	1.24	1.34

Los resultados indican que no hay diferencias significativas en la composición ($Q_{n=38, g.l.=3} = 8.6868, P = 0.13385$) y abundancias ($\chi^2_{n=38, g.l.=3} = 4.9172, P = 0.17796$) entre las localidades.

Análisis a nivel de paisaje

Se analizaron los mismos parámetros anteriores (cuadro 13), sólo que a nivel de paisaje, en donde se considera a los potreros como (matriz), reserva (zona conservada o fuente) y zona fuera de la reserva (remanentes o parches).

Cuadro 13. Parámetros de diversidad a nivel de paisaje.

	Potreros	Reserva	Fuera de la reserva
Riqueza (s)	45	36	36
% de especies	76.27	61.02	61.02
Abundancia promedio	415	495	606
Desviación estándar	39.05	83.96	121.76
Shannon (H')	2.587	2.169	1.789
French (HRL)	4935	6285	5716
Berger-Parker (d)	0.336	0.341	0.414

La mayor riqueza se encontró en los potreros (45 especies, 76%). No obstante, los valores para la reserva y fuera de ésta fueron los mismos (61%, 36 especies). La mayor abundancia promedio fue para el grupo fuera de la reserva (606 organismos); sin embargo, también presentó la mayor desviación. La diversidad más alta fue para el potrero con $H'=2.5$ pero con el índice de French esta comunidad fue la más baja, siendo el valor más alto el de la selva ($HRI=6285$). La dominancia volvió a ser mayor fuera de la reserva, en lo que corresponden a los fragmentos ($d=0.414$) dado por un anfibio (*Eleutherodactylus rhodopsis*) y un reptil (*Norops uniformis*).

Con lo que respecta a los intervalos de abundancia a nivel de paisaje (figura 13), 70% de las especies tuvieron una abundancia <10 , mientras que la reserva sólo llega a 52% en este intervalo, además de tener el mayor porcentaje de especies abundantes.

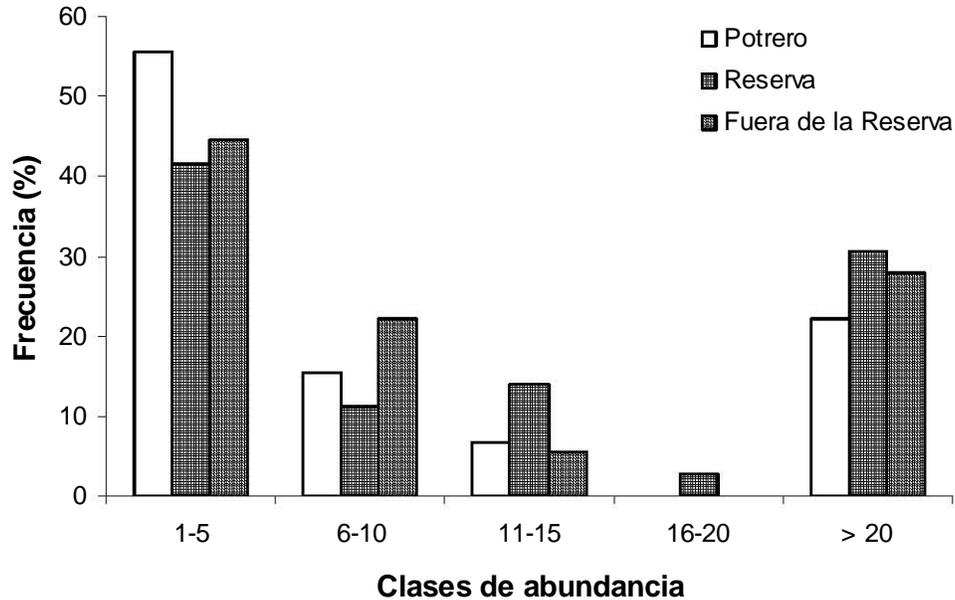


Figura 13. Distribución de las frecuencias de especies por clase de abundancia a nivel de paisaje.

A nivel de paisaje los valores de la diversidad en función de la abundancia se comportaron igual que por tipos de vegetación. El mayor valor es para la reserva, mientras que el menor lo obtuvo la matriz (cuadro 14).

Cuadro 14 Diversidad en función de las clases de abundancia a nivel de paisaje.

	Potrero	Reserva	Fuera de la Reserva
Riqueza (s)	45	36	36
H'	1.13	1.35	1.21

Los resultados de la comparación de la composición y abundancia fueron $Q_{n=59, g.l.=2} = 4.153846$, indicando que no hay diferencias significativas ($P = 0.125317$) en la composición de los tres grupos. La prueba de Friedman $\chi^2_{n=59, g.l.=2} = 2.184466$, tampoco indica diferencias significativas ($P = 0.33547$) entre la abundancia de los tres grupos.

Anfibios y reptiles por separado

Anfibios. En cuanto a la comparación de los tres grupos (cuadro 15), el más rico fue el potrero con 17 especies, lo que representa 81% de las especies registradas. La menor riqueza se dio en la reserva con una representación de 71% (15 especies). Pese a esto, la abundancia más alta se registró fuera de la reserva, y la menor se presentó en el potrero (296 y 202 organismos respectivamente). La mayor diversidad correspondió al potrero ($H'=2.17$), y los valores de French se mantuvieron de la misma forma que el índice de Shannon, es decir, el potrero tuvo el mayor valor ($HRI=1,570$) y el menor ($HRI=1,287$) se obtuvo fuera de la reserva. La zona fuera de la reserva es la unidad con mayor dominancia ($d=0.84$) debida a la abundancia de la especie *Eleutherodactylus rhodopis*.

Cuadro 15. Parámetros de diversidad en anfibios a nivel de paisaje.

	Potrero	Reserva	Fuera de la Reserva
Riqueza (s)	17	15	16
% de especies	80.9	71.4	76.1
Abundancia promedio	202	234	296
Desviación estándar	13.8	29	53
Shannon (H')	2.172	1.461	0.704
French (HRI)	1570	1559	1287
Berger-Parker (d)	0.264	0.571	0.845

En cuanto a los intervalos de abundancia, nuevamente las especies del potrero se concentraron en las categorías de raras y las abundantes (figura 14). Por otro lado, 80% de las especies que se encuentran fuera de la reserva tuvieron una abundancia menor a 10 organismos, mientras que en la reserva las especies se distribuyeron más homogéneamente.

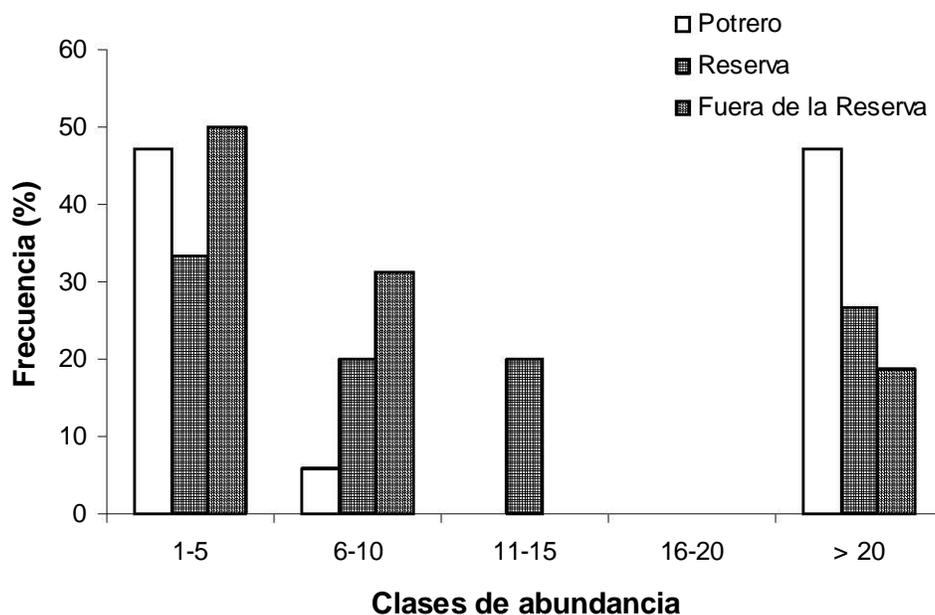


Figura 14. Distribución de las frecuencias de especies de anfibios por clase de abundancia a nivel de paisaje.

La comunidad de anfibios de la zona de la reserva tiene distribución más homogénea de sus abundancias, nuevamente el menor valor lo obtiene el potrero, como lo demuestra el índice de Shannon (cuadro 16).

Cuadro 16. Diversidad en función de las clases de abundancia de anfibios a nivel de paisaje.

	Potrero	Reserva	Fuera de la Reserva
Riqueza (s)	17	15	16
H'	0.88	1.36	1.02

Al igual que por tipo de vegetación, también se tomaron a las tres especies más abundantes por unidad de paisaje con la finalidad de comparar sus estructuras poblacionales. En la figura 15 se observa nuevamente que en los potreros se encuentra el mayor porcentaje de los tres, con 60% y 14% de crías. La reserva presentó 35% de adultos y 24% de crías y el porcentaje de juveniles fue muy similar al de fuera de la reserva (>40%).

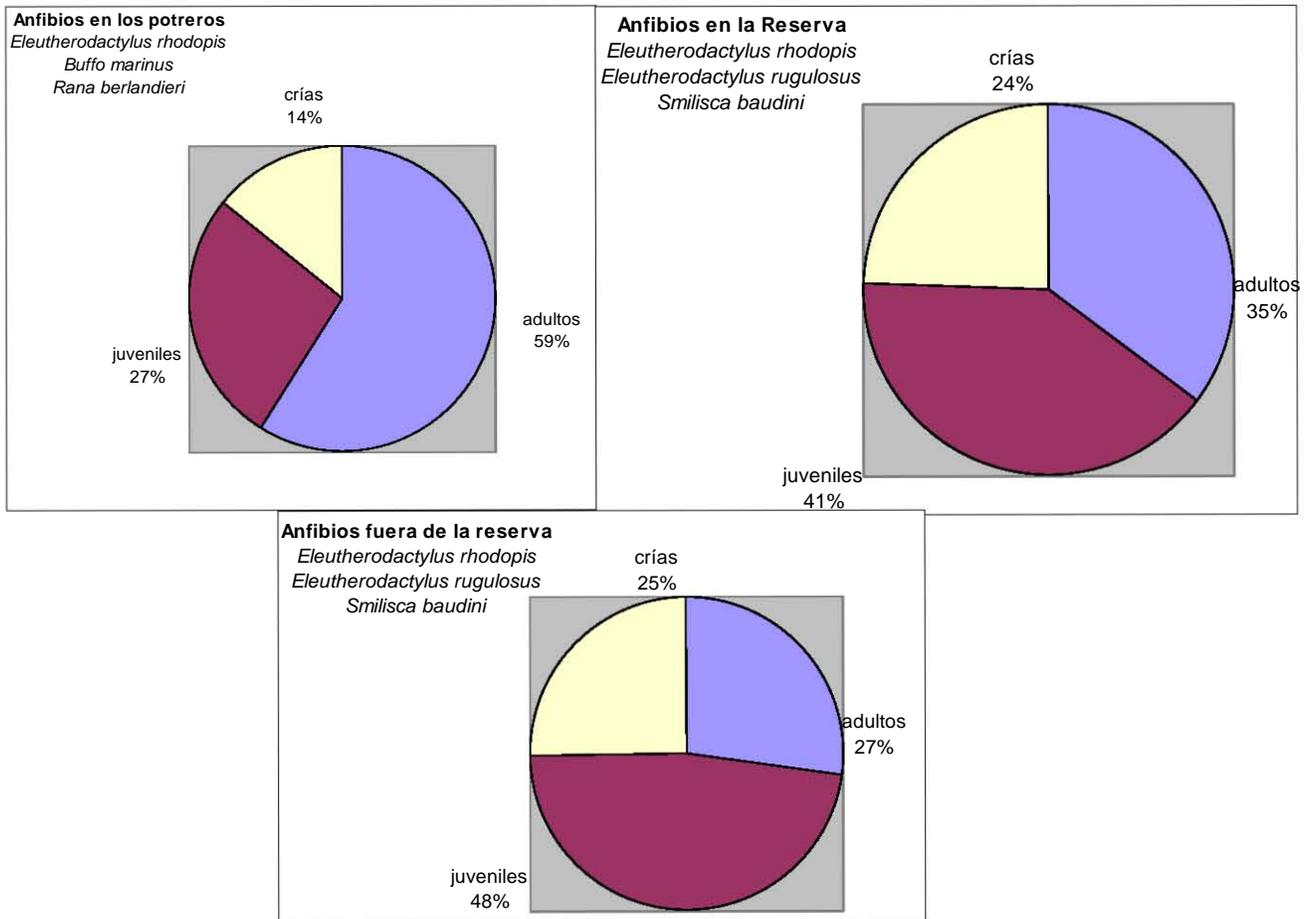


Figura 15. Porcentaje de los estadios a nivel paisaje en los anfibios.

Con lo que respecta a la comparación de la composición entre grupos, los resultados de la prueba de Cochran ($Q_{n=21, g.l.=2} = 0.5454$,) mostraron que no hay diferencias significativas ($P = 0.7613$) en la composición entre los grupos. A su vez, el valor de Friedman $\chi^2_{n=21, g.l.=2} = 1.2467$, indica que tampoco hay diferencias significativas ($P = 0.5360$) en la abundancia entre los grupos.

Reptiles. La unidad de paisaje con más especies fue el potrero con 73% (28 especies). Sin embargo, la unidad de mayor abundancia (309 organismos) fue fuera de la reserva, mientras que la unidad menos abundante fue el potrero con 213 organismos (cuadro 17).

El potrero obtuvo el valor más alto del índice de Shannon ($H' = 1.64$) para los reptiles, mientras que con los valores de French el valor más alto se obtuvo fuera

de la reserva (HRI=2,246) y el menor en el potrero (HRI=1,386). La zona con mayor dominancia es la reserva (d=0.647) por *Norops uniformis* y muy de cerca le sigue el potrero (d=0.64), por *Sceloporus variabilis*.

Cuadro 17. Parámetros de diversidad en reptiles para cada grupo.

	Potrero	Reserva	Fuera de la Reserva
Riqueza (s)	28	21	20
Berger-Parker	0.64	0.647	0.607
% de especies	73.6	55.2	52.5
Abundancia promedio	213	260	309
Desviación estándar	22	27.6	31.5
Shannon (H')	1.647	1.491	1.473
French (HRI)	1386	2048	2246
Berger-Parker (d)	0.64	0.647	0.607

Al examinar la distribución en clases de abundancia, 82% de las especies de los potreros contó con menos de 10 organismos (figura 16), mientras que la reserva el 50% y fuera de la reserva el 55%. Aun así, la reserva presentó más especies en las demás clases, a diferencia de los otros dos grupos. El mayor porcentaje de especies abundantes se encontró fuera de la reserva (35%).

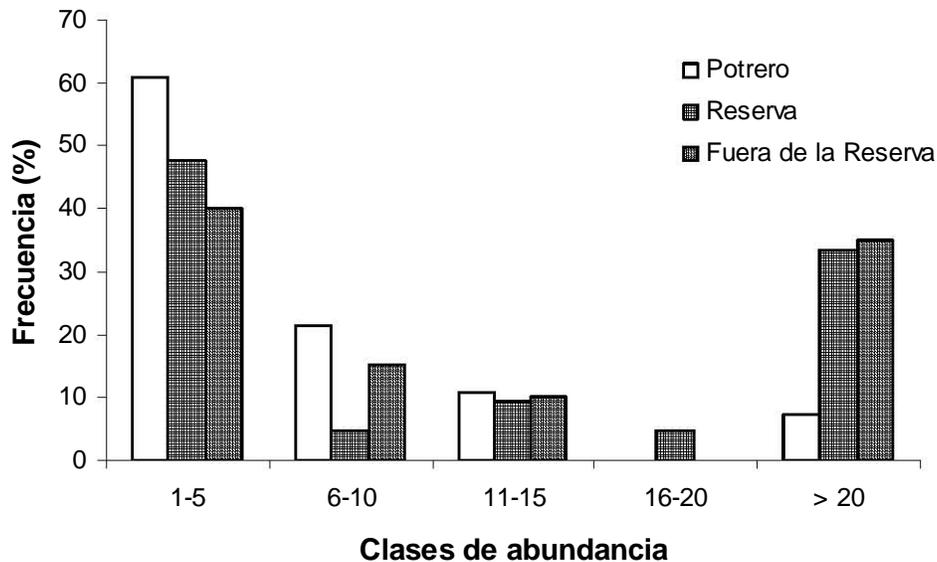


Figura 16. Distribución de las frecuencias (%) de las especies de reptiles por clase de abundancia a nivel de paisaje.

En el cuadro 18 se encuentra el único valor que no se ajusta al patrón encontrado en todos los análisis anteriores de la diversidad en función de la abundancia. Aquí la reserva o la selva no es quien tiene el mayor valor, esta vez lo obtuvo la zona fuera de la reserva. Es decir la comunidad de reptiles es más homogénea en sus clases de abundancia que las demás zonas. Sin embargo, el potrero se mantiene con los menores valores.

Cuadro 18. Diversidad en función de las clases de abundancia de los reptiles a nivel de paisaje.

	Potrero	Reserva	Fuera de la Reserva
Riqueza (s)	28	21	20
H'	1.06	1.23	1.25

En cuanto a la comparación de los valores de la composición y la abundancia los valores fueron $Q_{n=38, g.l.=2} = 4.0714$, indicando que no hay diferencias significativas ($P = 0.13050$) en la composición entre los grupos. El valor de Friedman $\chi^2_{n=38, g.l.=2} = 1.4410$, también indicó que no hay diferencias significativas ($P = 0.48630$) en la abundancia entre los grupos.

Análisis de complementariedad

En cuanto al análisis de complementariedad (cuadro 19), los valores de tres de las ocho localidades se conjuntaron en uno solo definiendo a la reserva, como una unidad independiente en el paisaje. Con base en la clasificación propuesta por Margules *et al.* (2002), se identificaron las localidades que tienen mayor prioridad para conservarse sobre aquellas que en algún momento podrían ser reemplazadas.

Cuadro 19. Estatus de las localidades en función de su complementariedad.

Localidad	Reserva	Potrero alto	Potrero Bajo	Achual Montepío	Remanente Montepío	Remanente Playa
Riqueza	36	36	27	23	25	27
Especies únicas	3	6	5	1	0	1
Complementariedad	Fuente	Irreemplazable	Irreemplazable	Flexible	Prescindible	Flexible

Este análisis considera a la reserva como la zona fuente, es decir el lugar de donde se encuentra la comunidad más conservada, por lo cual no se le puede subdividir. Las localidades irreemplazables son los dos potreros, ya que entre ambos contienen 11 especies que no se registraron en otra zona. Tanto el Achual Montepío como el Remanente Playa tuvieron una especie única cada uno, lo que les da un valor de flexibles. La localidad que no aporta especies únicas es el Remanente Montepío, lo que le confiere un valor de prescindible.

DISCUSIÓN

La región de Los Tuxtlas tiene una herpetofauna diversa. En este estudio se encontraron 59 especies, lo que representa 69% del total de las 86 especies reportadas previamente para la zona de estudio. En cuanto a los anfibios, se encontró 78% de las especies conocidas para la zona, y de los reptiles 64% (Pérez-Higareda, no publicado). El grupo con mayor riqueza fue el de las serpientes, de las que se registró 35% del total conocidas. Esto concuerda con estudios previos (Vogt *et al.*, 1997), lo que resalta la gran importancia que esta región aún conserva.

La curva de acumulación de especies tanto para anfibios como para reptiles convergen en el último punto con el estimador Chao 2, y al obtener el dato de *completness* ambos valores se encuentran por encima del 90%. Esto indica que en esta investigación casi se logró registrar el total de especies actuales posibles según el estimador Chao 2. El análisis de rarificación Mao Tao muestra que el potrero es el único tipo de vegetación que es significativamente diferente en su riqueza del resto de los otros tipos de vegetación, es decir, que en el potrero se puede encontrar una mayor riqueza de especies con una menor cantidad de registros. Esto contradice el supuesto inicial del estudio de que la selva conservada tendría una mayor cantidad de especies que las zonas perturbadas. Sin embargo, se registraron más de 4,000 organismos, con un esfuerzo de registro de 2,160 horas y un éxito de más de cuatro organismos por hora en promedio. Estos resultados coinciden con los de Zimmerman y Simberloff (1996), quienes encontraron que son necesarios más de una estación o año y varias personas para muestrear eficientemente la riqueza de especies de anfibios y reptiles en un bosque primario, ya que muchas especies son evidentes únicamente en breves períodos de tiempo o tienen hábitats raros.

Éste trabajo permitió crear una base de datos actualizada y confiable con la que se podrán hacer diversas comparaciones a diferentes escalas, terminando con el lastre de una carencia de datos históricos de abundancias en la zona (Young *et al.*, 2001). Sin embargo, Gibbons *et al.* (1997) señalan un tiempo

mínimo suficiente de cuatro años de monitoreo para tomar decisiones con estos grupos faunísticos ya que muchos patrones naturales requieren de años para hacerse aparentes. Esta afirmación concuerda con Barbault y Maury (1981) en el sentido de que muchos de los patrones a nivel de comunidad pueden ser fácilmente descritos; no obstante, tratar de explicarlos es frecuentemente muy difícil.

Análisis por localidades

Este estudio no se restringió a la Estación de Biología de la UNAM y sus alrededores. De las ocho localidades, cinco se encuentran fuera de los límites del polígono de la estación, de hecho, la zona más alejada se encuentra a más de 6 km de la estación. Esta área es Montepío donde se encuentran dos localidades, un acahual y un remanente, entre ambas contienen 30 especies que representan 51% del total de especies registradas. Esto permitió conocer el estado actual de la herpetofauna a una escala más amplia y con ello entender la capacidad de ajuste de los organismos a los procesos de fragmentación.

Un dato importante es que la localidad con la mayor riqueza no fue una selva, sino un potrero (Potrero alto). En éste estuvieron presentes 59% del total de las especies, más de 14% de cualquier otra localidad. No obstante, un remanente (el de Montepío) presentó la mayor abundancia, con más de 250 organismos por encima de cualquier otro. En cuanto a la composición de especies, no se encontraron diferencias significativas entre las ocho localidades y lo mismo pasó con relación con su frecuencia. Estos resultados indican que la herpetofauna de la región de Los Tuxtlas es una misma comunidad pero fragmentada. Las especies en pequeños fragmentos o parches son a menudo un conjunto de las especies de los parches de mayor tamaño y de la fuente (Fahrig, 2001). Ahora existen especies resistentes a la perturbación, que no necesariamente son originarias de la zona mas conservada, pero estas especies no han llagado a conferir una composición distintiva a alguna localidad. Sin embargo, su sobreabundancia en comparación con las otras especies de las localidades se refleja en los altos

valores de dominancia. Tal es el caso de *Sceloporus variabilis*, la cual se encuentra en los cuatro tipos de vegetación de manera media a muy abundante.

Análisis por vegetación

De manera contraria a la hipótesis inicial de este estudio y a lo encontrado por Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca (1997), el tipo de vegetación con el mayor porcentaje de especies registradas fueron los potreros, con 76% del total de las especies. Esto significa que casi ocho de cada diez especies se encontraron en los potreros. Su riqueza total es de 45 especies, 12 más que cualquier otro tipo de vegetación, aun cuando este tipo de vegetación presenta la menor abundancia de anfibios y reptiles.

La comparación de la composición de la comunidad fue significativa a este nivel; sin embargo, la abundancia del potrero no difirió de los demás tipos de vegetación. Esto significa que el potrero presenta una composición de especies diferente de los otros tipos de vegetación, pero su abundancia relativa por especie no difiere de las otras; de hecho, 56% de sus especies tuvieron una abundancia por debajo de cinco organismos.

Entre los anfibios, 81% de las especies están presentes en los potreros, faltando sólo cuatro especies. La selva es el tipo de vegetación que le sigue a los potreros en cuanto a riqueza de especies, después los remanentes y por último los acahuales. El patrón de riqueza selvas > remanentes > acahuales está presente en varios trabajos en diversas regiones del planeta (Kenneth y Charest, 1988; Gibbs, 1998; Guerry y Hunter, 2002; Kolozsvary y Swihart, 1999).

Al analizar la abundancia de los anfibios fue evidente que los potreros cuentan con especies muy poco abundantes o muy abundantes. Este patrón podría significar que las especies poco abundantes son sólo esporádicas en esta zona, ya que la vegetación de los potreros no permite las condiciones adecuadas para la permanencia de un abundante número de anfibios. Esto contrasta con la selva, en donde se observó una distribución más homogénea de sus especies entre las diferentes clases de abundancia. En cuanto a las especies más

abundantes (>21 organismos), el potrero tuvo ocho, mientras la selva únicamente tres. Con la finalidad de conocer el porqué de tal superioridad del potrero, se seleccionaron sólo las tres especies más abundantes de cada tipo de vegetación. Al compararse el porcentaje de los estadios de vida para estas tres especies en general, se observó que el mayor porcentaje de adultos se encontró en los potreros (59%), seguido por las selvas (37%). Por su parte, el valor para las crías y juveniles fue similar en todos los tipos de vegetación, a excepción de los potreros, en donde se registró el valor más bajo. Los resultados concuerdan con la información que se tiene de los anfibios en el sentido de que son dependientes del hábitat (Pechmann y Wilbur, 1994; Vargas y Bolaños, 1999), y el potrero no resulta ser un hábitat conveniente para su reproducción. El mejor ejemplo es *Eleutherodactylus rhodopis*, que a pesar de ser la especie más abundante en el potrero, es en este tipo de vegetación donde tiene la menor de sus abundancias, encontrando su nivel más alto en los remanentes.

En cuanto a la calidad de las especies del potrero, las especies más abundantes son todas resistentes a la perturbación y muy posiblemente de un origen ajeno a la selva conservada; tal es el caso de *Bufo marinus*, *Rana berlandieri*, *Rana vailanti* y *Syrropus leprus*. En contraste, las especies más abundantes de la selva son especies típicas de esta zona tropical, como *Bolitoglossa platydactyla*, *Bolitoglossa rufescens*, *Eleutherodactylus rugulosus*, *Lineatriton lineolus* y *Smilisca cyanosticta*.

En cuanto a los reptiles, el potrero también resulto ser el tipo de vegetación con mayor riqueza de especies, pero a diferencia de los anfibios, esto no difiere de lo reportado en otros estudios (Fabricius *et al.*, 2003; López y de la Torre, 1998), la vegetación que le sigue son los remanentes. En cuanto a la abundancia, al igual que en el caso de los anfibios, los remanentes ocupan el primer sitio. La composición de especies y su abundancia no fue diferente entre ningún tipo de vegetación tanto para anfibios como para reptiles. Posiblemente lo que encontramos coincide con Vargas y Bolaños (1999) en que las especies de reptiles no son especialistas dependiendo del hábitat, pero lo son dependiendo del sustrato y del microhábitat. El hecho de que los reptiles hayan sido más diversos

en hábitats perturbados puede deberse a que resisten más la desecación, así como a su cubierta de escamas y a su reproducción por huevo amniótico, lo que les permite sobrevivir más fácilmente que los anfibios en condiciones desfavorables (López-González *et al.*, 1993). Las especies más abundantes de los potreros fueron dos: *Sceloporus variabilis*, que contribuye con 63% del total de la abundancia, y *Norops sericeus* con 8%. Por otro lado, en los acahuales, la segunda vegetación con la mayor cantidad de especies, las especies que habitan bajo la hojarasca tienen la mayor abundancia, por ejemplo, *Eumeces sumichastri* y *Sphenomorphus cherriei*. Un dato importante es que la serpiente *Bothrops asper* aparentemente no tiene restricciones de su distribución y lo mismo puede habitar un potrero que una selva. Sin embargo, no se registró ningún individuo en el potrero a pesar de que fue medianamente abundante en la selva, por lo que se le puede considerar como una especie indicadora del hábitat. Es posible que su ausencia en el potrero no se deba a su biología, sino a la matanza desmedida (com. personal) que pudo haber sufrido por considerársele altamente peligrosa para el hombre. Esto posiblemente ha limitado su distribución a las zonas con vegetación cerrada, que en este caso son las selvas y sus bordes.

Análisis a nivel de paisaje

El análisis de los datos a nivel de paisaje proporciona información que puede estar enmascarada a otros niveles, como sería por tipo de vegetación o de localidades (Fahrig, 2003). Por ello, en este estudio se analizaron tres unidades de paisaje: potrero (matriz), reserva (fuente) y fuera de la reserva (parches).

Es importante señalar que a este nivel la matriz está integrada por dos localidades, mientras que la fuente como los parches cuentan con tres cada una; esto hace que no sean equitativas. No obstante, el patrón de la estructura y composición de sus comunidades a este nivel permite un mejor entendimiento de cómo estos grupos de animales hacen frente a la fragmentación de su hábitat.

La matriz fue la unidad que presentó la mayor riqueza con 45 especies, mientras que la fuente y los parches empataron con 36. Estas diferencias pueden

deberse a que la fragmentación incrementa la probabilidad de que los organismos abandonen su hábitat y se internen en la matriz (Fahrig, 2003). Es por ello que algunos estudios han comenzado por considerar a las áreas abiertas dentro de las estrategias de conservación para la herpetofauna, sobre todo cuando se trabaja a nivel de paisaje (Guerry y Hunter, 2002).

Por otro lado, la abundancia registró el valor más alto en los parches, con más de 100 organismos en promedio. Esto concuerda con hallazgos previos de que los parches pequeños (< 50 ha) contienen pocas especies, y que sin embargo se caracterizan por una mayor densidad de individuos que otros hábitats similares de mayor tamaño (Kjoss y Litvaitis, 2001), en donde los factores de vegetación no parecen explicar este fenómeno, sino que se relaciona más con la ausencia de depredadores y de competidores más que otro factor (Rodda y Dean-Bradley, 2002).

El mayor porcentaje de especies poco abundantes se obtuvo en la matriz, seguido de los parches. En cuanto a la composición y la abundancia a nivel de paisaje (para la herpetofauna en general), no se encontraron diferencias significativas entre las unidades, lo que nuevamente sugiere que la comunidad de anfibios y reptiles de Los Tuxtlas es una sola.

En el caso particular de los anfibios, la unidad con menos especies fue la reserva. Esto difiere de lo que creíamos de las zonas más conservadas, es decir, que la vegetación con cuerpos de agua permanentes podría haber sido la de mayor riqueza de especies en este grupo de animales. Sin embargo, en este estudio se registró lo contrario. Este patrón coincide con la escala de tipos de vegetación, lo que reafirma que los anfibios se han ajustado de manera sorprendente a la fragmentación de la selva.

En cuanto a la distribución de la abundancia por especie, más de la mitad de las especies de anfibios de la matriz tuvo menos de diez organismos, mientras que el valor más alto de abundancia fue registrado fuera de la reserva. A pesar de ello y de manera inversa, el mayor porcentaje de especies muy abundantes (>21 organismos) se encuentran en la matriz. Nuevamente se compararon las tres especies más abundantes de cada unidad con relación a sus estadios de vida, y

se encontró el mismo patrón que al nivel de vegetación, es decir 60% de los organismos en la matriz son adultos, por únicamente un 14% de crías. La matriz contiene el mayor porcentaje de los adultos registrados en esta investigación. Los anfibios en su etapa adulta tienen la capacidad de desplazarse hacia zonas que no necesariamente reúnen las características microclimáticas y adecuarse a estas, de manera que con estas acciones evaden la sobre competencia por los recursos en zonas conservadas que han sido reducidas en tamaño, principalmente en busca de alimento. Por otro lado, la fuente y los parches tuvieron un porcentaje similar de crías (24%), lo que sugiere fuertemente que en la matriz no se reproducen los anfibios, ya que éstos prefieren los parches y la fuente, lo que reafirma esta hipótesis. Esto tendría como consecuencias a largo plazo que las poblaciones de estos animales fueran cada vez más susceptibles a los cambios del hábitat, ya que a pesar de encontrárseles en los potreros los datos sugieren que seguirán reproduciéndose en vegetaciones más conservadas, por lo que estas zonas resultan entonces fundamentales para su sobrevivencia.

Para los reptiles los resultados fueron iguales a los de Fabricius *et al.* (2003). La mayor riqueza se encontró en la matriz. Se encontraron más especies en las zonas perturbadas que en aquellas bien conservadas. En cuanto a su abundancia, los reptiles presentan el patrón encontrado en otras investigaciones, en el sentido de que las zonas perturbadas son las de mayor abundancia (Martínez y Muñoz, 1998; Ryan *et al.*, 2002; Vargas y Bolaños, 1999). Esto puede deberse a la falta de depredadores (especialmente aves) y a la disponibilidad de alimento. Por otra parte, 60% de las especies en la matriz tuvo menos de cinco organismos, y este resultado estuvo fuertemente influido por las serpientes. Fue en los potreros donde se obtuvo el valor más alto de riqueza de serpientes, lo que concuerda nuevamente con Fabricius *et al.* (2003) en que en las zonas de pastos se encontró casi el doble de la riqueza de especies de serpientes y lagartijas que en otro lugar.

Índices de diversidad

Los índices de diversidad han sido utilizados como un indicador de la calidad ambiental, suponiendo que a mayor valor de diversidad en un cierto hábitat, mayor será la calidad de este hábitat (Magurran, 1988). Sin embargo, el índice de Shannon puede no reflejar adecuadamente la calidad del hábitat (Hanlin *et al.*, 2000) y por consiguiente la de la comunidad de anfibios y reptiles. Por ejemplo, en este estudio las especies que se registraron en los potreros se concentraron en dos clases de abundancia principalmente, especies raras o muy abundantes, lo que da más equidad, es decir, sus especies están más equitativamente distribuidas entre las raras o las muy abundantes, originando un mayor valor del índice de diversidad. Se trata pues de una medida correcta de la diversidad (equidad), pero no así de la importancia de cada especie por su abundancia total y relativa.

Es por esto que French (1994) propuso el uso del índice jerárquico de riqueza (HRI), el cual incorpora tanto la riqueza de especies, como la importancia de la abundancia en cada una de ellas, pero no basada en su equidad. El valor final del HRI depende del número total de individuos, el número de especies y la importancia de cada una de las especies en función de su abundancia. Este índice es simple tanto para su cálculo como conceptualmente. Se le puede emplear en una amplia gama de situaciones, además de no ser dependiente del tamaño de la muestra o la población. Los supuestos para emplearlo son: los grupos o las unidades a comparar deben seleccionarse con el mismo criterio, deberá haber el mismo esfuerzo de muestreo entre las unidades y el empleo de las mismas unidades cuantitativas a comparar. Sin embargo, aunque carece de una escala estandarizada de sus posibles valores, el respetar sus supuestos permite la comparación con otros estudios. Es por ello que al igual que otros estudios (Ellsbury *et al.*, 1998), esta investigación se basa en los resultados del índice de French, mientras que los valores reportados del índice de Shannon se dejaron para que otros trabajos puedan comparar con este.

A nivel de tipo de vegetación, la herpetofauna tuvo un valor más alto de HRI en los potreros, seguidos del remanente, la selva y por último el acahual. Que el potero haya sido el tipo de vegetación con la mayor diversidad está fuertemente

influido por el valor de los anfibios. Por otro lado, al igual que en el estudio de Fabricius *et al.* (2003), la diversidad de las especies de reptiles en éste fue similar en todas las localidades (tanto en zonas protegidas como no protegidas), aunque los mayores valores correspondieron a las zonas perturbadas. La ocupación del primer sitio por los remanentes puede deberse al hecho de que estas zonas cuentan con una continua conexión hacia zonas degradadas, lo que permite que más especies presentes en la matriz puedan invadir fácilmente áreas más conservadas dentro de la zona. Es decir, en esta zona encontramos la suma de las especies de la selva, más las de los potreros. El 35% de las especies de los remanentes no se encuentran en los potreros, mientras que el 65% restante son especies que también se registraron en los potreros, en donde más de la mitad de estas últimas fueron más abundantes en los remanentes que en los potreros. Estos resultados brindan indicios de la capacidad que tienen las especies de los remanentes para aprovechar los recursos de la matriz, evitando así la competencia al interior del remanente, además de emplear las condiciones del hábitat de este tipo de vegetación, las cuales se asemejan a las de una zona conservada.

A nivel de paisaje los valores de la diversidad cambian; para la herpetofauna la matriz cedió su lugar a la reserva, seguida de los parches. En cuanto a los anfibios, a pesar de que el valor no es tan diferente, la matriz continúa en primer sitio, seguida de la reserva y al final los parches, lo que denota la importancia de la reserva, dependiendo del nivel al que se analice. Los reptiles se siguen comportando como lo esperado, es decir, que los parches presenten el mayor valor, sólo que ahora la reserva está por encima de la matriz. Con todo lo anterior podemos concluir que los potreros parecen promover la riqueza de los anfibios y reptiles, pero las áreas protegidas son vitales para la conservación de especies que decrecen frente a la fragmentación.

Diversidad en función de las clases de abundancia

La diversidad total de especies de una comunidad está intensamente influenciada tanto por el número de tipos funcionales, como por el número de especies de cada tipo funcional. Cuanto mayor sea el número de especies funcionalmente análogas, mayor será la estabilidad ecológica de la comunidad. Un ejemplo de un ecosistema con gran número de especies funcionalmente análogas es la selva tropical (Halffter y Ezcurra, 1992). Esto se debe a que los hábitats bien conservados tienen mayor complejidad estructural, lo cual favorece la presencia de más especies especialistas. Este mayor número de especies (especialistas) resultan también en una mayor abundancia relativa de individuos, debido a que los recursos pueden ser aprovechados con mayor eficacia por especies especialistas que por generalistas (Vallan, 2002). Esta situación contrasta con lo que sucede en zonas alteradas por la fragmentación, en las que la diversidad no está distribuida en patrones uniformes, sino que se producen áreas dominadas por una o pocas especies, modificando la conformación estructural de las comunidades (Meffe y Carroll, 1994). Esta modificación repercute en la equidad de las especies especialistas. Bajo este criterio fue conveniente aplicar el índice de Shannon para determinar el tipo de vegetación y la unidad de paisaje con la diversidad más alta y no el HRI. La diferencia radica en que en lugar de analizar a las especies en función de su abundancia, se analiza cuántas especies caen dentro de cada clase de abundancia, de modo que podemos saber si son especies raras, medianamente abundantes o muy abundantes, buscando en última instancia qué tipo de vegetación o unidad de paisaje es la más equitativa en función de sus especies.

Los resultados obtenidos coinciden con los datos de Cabrera (2005), los cuales muestran que los organismos presentaron sólo abundancias muy pequeñas o muy abundantes, dejando las clases intermedias vacías. Los resultados obtenidos en esta investigación tanto por tipo de vegetación como a nivel paisaje confirman que las zonas más conservadas son las que presentan una mayor equidad de sus especies especialistas. Para la herpetofauna, tanto la selva como la reserva presentaron los mayores valores, al igual que para anfibios. El único valor ajeno a este patrón es el de los reptiles a nivel de paisaje, ya que claramente

estos organismos fueron más diversos en las zonas fuera de la reserva, lo que concuerda con la literatura (Arioles *et al.*, 2000; Asiaín y García, 2001; Barragán, 2002; Fabricius *et al.* 2003).

Complementariedad

En la actualidad, bajo la creciente tasa de fragmentación de los ecosistemas y el aislamiento del hábitat, es crucial priorizar las áreas de mayor biodiversidad. El problema recae en cómo medir la contribución de diferentes áreas en una región que se quiere conservar. Ante esto, el uso del principio de complementariedad basado en zonas con mayor número de especies raras (en la menor área posible) empleado por Margules *et al.* (2002) parece responder de manera fácil y rápida a partir de datos fáciles de conseguir. El análisis de la complementariedad es importante porque permite conservar con mayor eficiencia la representatividad de la biodiversidad y por consecuencia incrementar los limitados recursos para la conservación de cierta zona (Justus y Sarkar, 2002). Por ello, se le ha empleado frecuentemente como una herramienta de conservación para la identificación de áreas prioritarias. Los datos obtenidos en este estudio confieren el estatus de irremplazables a dos localidades (Potrero alto y bajo), ya que en ellas se registraron el mayor número de especies únicas (seis y cinco, respectivamente), dos áreas con un valor flexible (Acahual Montepío y Remanente Playa) con una especie única cada una y un área con valor prescindible (Remanente Montepío) con ninguna especie única. En general estos resultados ponen a las dos localidades de Montepío con un bajo valor para su consideración dentro de esta estrategia de conservación en lo que respecta a diversidad de anfibios y reptiles. Al final, cinco de las ocho localidades contuvieron en conjunto 98% de las especies reportadas; tres de dichas localidades conforman la reserva, ya que no puede tratarseles como independientes. El análisis mostró que los potreros actualmente juegan un papel muy relevante en la dinámica de las comunidades herpetofaunísticas en Los Tuxtlas, favoreciendo la riqueza por un lado, pero alterando la estructura y la composición de las comunidades nativas. Por ello,

tomar una decisión de conservación de un área con base en especies únicas puede ser equivocado, ya que es fundamental conocer las especies en función de su calidad a fin de determinar las zonas más importantes bajo este criterio. No obstante, es evidente que a los potreros se les debe incorporar dentro de los planes de manejo para la herpetofauna a nivel local y regional. Además, el tipo de manejo a emplear deberá depender de lo que se desee (riqueza o calidad).

Diversidad en función de la fragmentación

Al igual que Martínez y Muñoz (1998) en su estudio realizado en El Ocote, Chiapas, las zonas con vegetación perturbada presentaron la mayor riqueza tanto para anfibios como para reptiles. Pese a esto, no parece que la perturbación de los hábitats esté favoreciendo la diversidad, sino que únicamente promueve la riqueza de especies. Este fenómeno puede ser explicado de tres maneras. (1) Es posible que exista un flujo constante de especies entre zonas perturbadas y zonas conservadas; por ejemplo, 31% de las 45 especies registradas en la matriz o los potreros únicamente se encontraron en este tipo de vegetación (todas ellas registradas para la reserva en trabajos previos); además, 57% de las especies de los potreros se registraron también en la selva, en donde 64% de ellas tuvieron una abundancia mayor dentro de la selva que en los potreros. (2) También es posible que las zonas con vegetación perturbada sean el resultado del uso del suelo en actividades reproductivas por la población local; la mayoría de las áreas perturbadas y de los asentamientos humanos se localizan cerca de los cuerpos de agua y esto repercute en que temporalmente algunos reptiles y anfibios habiten estas zonas, especialmente en la época reproductiva, aumentando con ello la riqueza total de especies. (3) Finalmente no puede descartarse que en los cultivos o zonas de borde abunden insectos y roedores que atraigan a ciertos anuros y serpientes depredadores de estos animales, lo que podría explicar por qué 46% de los reptiles registrados en los potreros fueron serpientes. Altamirano *et al.* (1990) señalan en su trabajo en Alvarado, Veracruz, que la mayoría de los anfibios y reptiles fueron insectívoros. Entre las presas más frecuentes para varias

especies de anfibios y reptiles están los ortópteros, los himenópteros y los coleópteros. Además, se sabe que la actividad de estas presas potenciales es muy variable cerca del borde, debido a que la variación diaria de las condiciones microclimáticas es mayor en el borde que en el interior de la selva (Laurance *et al.*, 2002). Por otro lado, el oportunismo parece ser una buena estrategia de forrajeo debido a la gran fluctuación en la diversidad de estas presas (Barbault y Maury, 1981), lo que termina atrayendo a los anfibios y reptiles a estas zonas, como una alternativa frente a la alta competencia en el interior de la selva.

Capacidad de ajuste de los anfibios a la fragmentación de la región de Los Tuxtlas

Al igual que en otros estudios recientes, éste mostró que existe una mayor riqueza de especies de anfibios en zonas perturbadas que en zonas conservadas, tanto por tipo de vegetación como a nivel de paisaje. El incremento de especies en zonas perturbadas en comparación con las de selva es de 5 a 10% en comparación con el trabajo de Laurance *et al.* (2002), en donde llegaron a registrar hasta un 25% más de especies en zonas perturbadas que en aquellas conservadas. De todas las especies reportadas en la selva, 80% se registraron también en los potreros, 73% en los remanentes y 67% en los acahuales. En cuanto a la abundancia, en general los parches (remanentes) fueron los que tienen más individuos. La especie más abundante en la reserva (*Eleutherodactylus rhodopis*) estuvo representada por un poco más de la mitad de los individuos que esta misma especie mostró en los parches. Sin embargo, 75% de las especies raras (menos de cinco individuos por especie) de los potreros fueron registrados también en la selva, donde 67% tuvieron mayor abundancia dentro de la selva que en el potrero; por ejemplo, especies del género *Bolitoglossa* y *Smilisca*.

La variación estacional en la abundancia de los organismos dentro de la selva se incrementó luego de la temporada de lluvias, lo que concuerda con el trabajo de Hernández (2005). En los potreros, sin embargo, la abundancia

disminuyó, lo que pudo haber estado determinado por un incremento de parásitos en los potreros y una mayor probabilidad de supervivencia de sus huevos (Schlaepfer y Gavin, 2001). La baja abundancia en potreros concuerda con el bajo porcentaje de crías en comparación con adultos y juveniles encontrados en los potreros. Además, muchos anfibios se dispersan ampliamente en su estadio juvenil y adulto (Marsh y Trenham, 2001), lo que nuevamente coincide con los porcentajes de estos estadios en zonas perturbadas. Para la mayoría de los anfibios observados en este estudio, los fragmentos de selva no parecen estar completamente aislados, quizá porque muchas especies pueden utilizar y migrar a través de la matriz circundante (Tocher *et al.*, 1997).

Uno de los puntos más importantes es que la dispersión de los anfibios no depende en última instancia de las capacidades de la especie para realizarla, sino de los atributos del paisaje que pueden impedir e incrementar la mortalidad durante la dispersión. En general, mientras la matriz se aproxime más a la estructura y a los microclimas de la selva conservada, pueden emplearla más especies sensibles a la fragmentación (Laurance *et al.*, 2002). Así, los fragmentos rodeados por comunidades vegetales altas y densas permiten que sea más accesible la colonización que aquellos rodeados por potreros (Tocher *et al.*, 1997). Esto implica que los fragmentos cercanos y conectados a la fuente quizá no se encuentran completamente aislados con respecto a la comunidad de anfibios. El incremento en la abundancia de las especies puede deberse a que en estos fragmentos se encuentran pocas especies presentes, por lo que la expansión del nicho puede verse facilitada (mayor espacio y alimento además de poca o nula competencia y depredadores) (Rodda y Dean-Bradley, 2002). Además, el solapamiento de especies que comparten un nicho tanto en selva conservada como en fragmentos puede existir gracias al uso temporal de éstos; es decir, una especie puede aprovechar los recursos durante el día mientras la otra lo hace por la noche (Duellman, 1989).

Es indispensable averiguar cómo se comportan estos grupos en la matriz, y con ello poder crear un plan de manejo que tenga como parte de sus prioridades el manejo de la matriz (Fahrig 2001).

Restauración ecológica

La restauración ecológica desempeña un papel importante no solamente como una técnica de recuperación de comunidades naturales, sino también como un método de investigación básica en ecología. El fundamento de esta idea es que para poder restaurar una comunidad es necesario conocer al menos los procesos que subyacen en su funcionamiento y su estructura, para poder identificar cada uno de los elementos que los conforman y la forma en que se ensamblan. Con base en la restauración ecológica podemos obtener nuevos conocimientos e hipótesis sobre la recuperación de comunidades. Sin embargo, frente a la rápida degradación de los ecosistemas es necesario, por un lado, tomar medidas urgentes tanto políticas como económicas para evitar su completa destrucción, y por otro, plantear medidas científicas para su recuperación a partir de los avances que hasta el momento se tienen en ecología básica. Es esencial hacer ecología de la restauración para después realizar proyectos de restauración ecológica. Es decir, reunir información ecológica de los grupos faunísticos o florísticos con los que vayamos a trabajar, en particular, sobre su estado en cuanto a estructura y composición (tanto histórica como actual), sus requerimientos biológicos (ciclos de vida e historia natural), sus capacidades de dispersión, así como su resiliencia frente a los diversos factores de la fragmentación.

En este contexto, la presente investigación proporcionó información sobre la estructura y la composición de varias comunidades de anfibios y reptiles en un paisaje fragmentado, lo que en un futuro podrá ser utilizado para evaluar la restauración de un ecosistema o una comunidad, basados en la recuperación de su biodiversidad (Dobson y Bradshaw, 1997).

También se encontró que pese a que los potreros resultaron ser el tipo de vegetación que alberga la comunidad con mayor riqueza de especies dado su cercanía a la fuente, esta comunidad es inferior en calidad si tomamos en cuenta que sus especies más abundantes son todas de origen ajeno a la selva conservada, su composición está integrada por especies nativas provenientes de

zonas conservadas como especies propias de zonas abiertas o perturbadas. Esto contrasta con la comunidad de la selva conservada, en donde se registró un mayor número de especies restringidas, así como un menor número de especies de zonas perturbadas; de las cuales ninguna tuvo los primeros lugares en abundancia.

Por otra parte los acahuales destacaron por ser el tipo de vegetación más pobre en especies y también en abundancia. Parece que los anfibios tienden a no emplear estas comunidades vegetales, mientras que los reptiles la emplean más, quizá por la carencia de vegetación alta que impida el paso de la luz, lo que facilita que estos animales puedan calentarse más fácilmente y comenzar con sus actividades cotidianas. En la selva se encontraron especies características de este tipo de vegetación, es decir especies resistentes a la perturbación. Sin embargo, debido a la carencia de estudios anteriores sobre diversidad de anfibios y reptiles en estas zonas, se desconoce la abundancia histórica de estos grupos, por lo que es difícil evaluar en que estado de conservación se encuentran en la actualidad. Con base en datos históricos únicamente podemos decir cuántas especies no se registraron.

En resumen, podemos decir que la comunidad de Los Tuxtlas sigue siendo rica en especies, pero que muy posiblemente su calidad esté muy alterada en comparación de lo que alguna vez fue. Es muy importante que los potreros sean incluidos en los proyectos de manejo de estos grupos y que se aproveche la cercanía con la fuente para promover la conexión con fragmentos aislados de vegetación remanente. Muchas especies al parecer son capaces de emplear el potrero, lo que facilitaría la creación de corredores a partir de la conexión de pequeños manchones de vegetación en los potreros. Por lo tanto, los esfuerzos de restauración deberán ser dirigidos hacia estos manchones aislados de vegetación remanente por un lado y por otro a la delimitación de áreas libres de pastoreo.

Las comunidades naturales son complejas, pero no por eso incomprendibles. Por lo tanto, la investigación básica debe continuar y es importante aplicar estos conocimientos en la manipulación y en la predicción del comportamiento de las comunidades. Ante la problemática ambiental de la pérdida

de sistemas completos, la restauración ecológica es una posible respuesta para el manejo científico de comunidades y ecosistemas muy perturbados. La importancia de este procedimiento como una forma de ecología aplicada y el valor para la investigación básica la sitúan como una rama de la ecología con amplias expectativas hacia el futuro.

Uno de los aspectos esenciales en cualquier proyecto de restauración ecológica es la restauración cultural, ya que la desaparición de los ecosistemas y especies nativas del paisaje va acompañada de su desvanecimiento de la cultura en la misma región. Si el objeto natural no tiene una imagen en la cultura local, un concepto que la defina y un valor que la asocie positivamente a la vida cotidiana, está condenado a desaparecer. La gente crea a su alrededor el paisaje que lleva en su interior. Para restablecer una selva o unas especies dentro de un ecosistema controlado por el hombre, debe primero restaurarse su conocimiento y valoración dentro de la cultura.

CONCLUSIONES

Al no haber diferencias significativas en riqueza y abundancia entre las localidades se puede decir que la comunidad de anfibios y reptiles de la selva fragmentada de Los Tuxtlas es una sola.

Las localidades de los potreros resultaron ser el tipo de vegetación con el mayor número de especies. La heterogeneidad ambiental como uno de los atributos particulares del paisaje de los potreros de Los Tuxtlas posiblemente permiten soportar una gran diversidad de especies. La mayoría de especies reportadas en esta investigación mostraron una gran capacidad de respuesta frente a la fragmentación; sin embargo, hacen falta estudios más detallados de cómo estos procesos se están llevando a cabo. Por su parte, los remanentes son los sitios con mas diversidad para los reptiles, este patrón coincide con trabajos previos.

Pese a todos los cambios que sufre la selva como producto de la perdida de hábitat a consecuencia de la fragmentación, la diversidad de las comunidades de anfibios y reptiles de la selva fragmentada de Los Tuxtlas es estable y similar en todas las localidades estudiadas en esta investigación, por lo que futuros estudios pueden ir enfocados a profundizar estos datos.

Es muy posible que algunos de los patrones registrados en este trabajo sean del tipo temporal, se requiere de una mayor esfuerzo de monitoreo a fin de establecer patrones más estables.

La carencia de datos históricos impide precisar si las comunidades de anfibios y reptiles de Los Tuxtlas están declinando o se encuentran estables. Por ello resulta muy difícil concluir si se requiere o no un ejercicio de restauración para estos grupos en la zona de Los Tuxtlas. Sin embargo, la conexión a los remanentes y la delimitación del pastoreo terminaría por mejorar la calidad de la comunidad total de la zona. Los potreros promueven la riqueza pero los remanentes y la selva son vitales para la conservación de las especies que decrecen frente a la fragmentación. Es evidente que de la calidad de las especies dependerá el que una zona sea prioritaria frente a las demás. A pesar de que en

las localidades de Montepío sólo se registró una especie que no fue encontrada en ningún otro sitio, su tamaño y aislamiento le dan un valor prioritario para emplearlo como un sitio con gran potencial para conectarlo con la fuente, para reintroducir especies perdidas por la fragmentación o para funcionar como fuente. Este trabajo termina con el lastre de una carencia histórica de la diversidad de las comunidades de anfibios y reptiles en la zona, dado por los datos de su riqueza al igual que su abundancia. Esta investigación denota que al no haber tomado datos precisos de diversidad y abundancia en su momento, muy probablemente nunca estemos en capacidad de conocer las condiciones naturales de las comunidades que hoy estudiamos.

REFERENCIAS

Adaya, R.A., G.J. Ceballos y T. García. 2000. Efecto por el cambio de uso del suelo de selva a pastizal sobre la herpetofauna, en la costa de Jalisco. Memorias de la VI Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A. C. Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. p. 17.

Altamirano, T., R.M. Vidal, R. García y N. Ferriz. 1990. Análisis del nicho trófico y espacial de algunas especies de anfibios y reptiles de Alvarado, Veracruz. Revista de Zoología, ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México 2: 3-13.

Arioles, V., F. Flores, U. O. García, C. Hernández, J. Sánchez, D. Solís, F. Tecuapetla, L. Canseco y M.G. Gutiérrez. 2000. Estudio comparativo de la riqueza y diversidad de la herpetofauna entre zonas perturbadas y no perturbadas en la cabecera municipal de Huehuetlán El Chico, Puebla. Memorias de la VI Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A. C. Instituto de Historia Natural, Chiapas. P. 118.

Asiaín, A. A. y R. García. 2001. Inventario herpetofaunístico en San José Deguedo, Municipio de Soyaniquilpan, Estado de México. Memorias del XVI Congreso Nacional de Zoología, Zacatecas. p. 36.

Barbault, R y M.E. Maury. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. *Oecologia* 51: 335-342.

Barragán, M. R. 2002. Estudio preliminar de la herpetofauna en la sierra de Boca del Cerro, Tabasco, México. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato. p. 94.

Barreto-Oble, D. y V.H. Reynoso Rosales. 2000. Diversidad herpetofaunística en una localidad del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Memorias de la 6a. Reunión Nacional de Herpetología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas p. 39.

Berger W.H. y F.L. Parker. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments. *Science* 168: 1345-7.

Bolón, J.C. 2002. Comparación de la herpetofauna de cuatro comunidades de la sierra de Huimanguillo, Tabasco. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato. p. 99.

Burkey, T.V. 1988. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55:75-81.

Bustos, M.G., R. Castro y P. Trujillo. 2001. Efecto de la contaminación en la diversidad de anfibios y reptiles de la cuenca del río Amacuzac. Memorias del XVI Congreso Nacional de Zoología, Zacatecas, p. 13.

Cabrera, E. 2005. Estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM.

Campbell, J.A. 1999. Distribution patterns of amphibians in middle America. Pp 111-210. En: Duellman, W.E. (ed). Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. John Hopkins University Press, Boston, EU.

Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López y A. Ramírez- Bautista. 1991. Como hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuadernos del Instituto de Biología. Núm.10 UNAM. pp. 68.

Chacón, A.L., M. A. Güisado, R. J. Maceda, M. G. Palacio, S. R. Reyes y M. G. Gutiérrez. 2002. Diversidad herpetofaunística de la localidad de Tlaucingo, municipio de Teotlalco, Puebla. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato. p. 100.

CEPAL (Comisión Económica para América Latina y el Caribe), www.cepal.org

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), www.conabio.gob.mx

Colwell, R.K. 2004. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 7 (software and user's guide)

Colwell, R.K, Ch.X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves. Ecology 85: 717-727.

Crump, M.L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas 3: 1-62.

Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. Ciencia y Desarrollo 7: 33-45.

Dirzo, R y M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast México. Conservation Biology 6: 84-90.

Dirzo, R, E. González y R. Vogt. 1997. Introducción general. En: Historia natural de los Tuxtlas. Dirzo, R, E. González y R. Vogt (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Dobson, A. P. y A.D. Bradshaw, 1997. Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science* 277:515-523.

Duellman, W.E. 1989. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforest. pp. 61-183. En: Harmelin, M.L. y Bourliere (eds.). *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer Verlag. pp. 200

Ehrlich, P.R. y A.H. Ehrlich. 1981. *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, Nueva York.

Ellsbury, M. M., J.E. Powell, F. Forcella, W.D. Woodson, S.A. Clay y W. E. Riedell. 1998. Diversity and dominant species of ground beetle assemblages (Coleoptera: carabidae) in crop rotation and chemical input systems for the northern great plains. *Annals of the Entomological Society of America* 91: 619–625.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, México. *Ecography* 24: 94-102.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, D.A. Anzures y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 577-593.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y D.A. Meritt. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity Conservation* 6: 19-43.

Estupiñán, R.A. y U. Galatti. 1999. La fauna en áreas con diferentes grados de intervención antrópica de la amazona oriental brasileña. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 23: 275-286.

Fabricius, C., M. Burger y P.A. Hockey. 2003. Comparing biodiversity between protected areas and adjacent rangeland in xeric succulent thicket, South Africa: arthropods and reptiles. *Journal of Applied Ecology* 40: 392-403.

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 and Evolution Systematics* 34: 487-515.

Flores-Villela, O. 1993. *Herpetofauna Mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México. Cambios taxonómicos recientes y nuevas especies*. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication 17: 1-73.

Flores, O., F. Mendoza y G. González. 1995. Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México* 10: 1-285.

Ford, W.M., M.A. Menzel, D.W. Mc Gill, J. Laerm y T.S. Mc Cay. 1999. Effects of a community restoration fire on small mammals and herpetofauna in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 114: 233-243.

French, D.D. 1994. Hierarchical richness index (HRI): a simple procedure for scoring richness, for use with grouped data. *Biological Conservation* 69: 207-212.

Gascon, C. 1993. Breeding hábitat use by five amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity and Conservation* 2: 438-444.

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

Garza, J.M. y A.J. González. 2000. Impacto en la herpetofauna como consecuencia del cambio de uso del suelo. *Memorias de la VI Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A. C. Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.* p. 16.

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

Gibbons, J.W., V.J. Burke, J.E. Lovich, R.D. Semlitsch, T.D. Tuberville, J.R. Bodie, J.L. Greene, P.H. Niewiarowski, H.H. Whiteman, D.E. Scott, J.H. Pechmann, C.R. Harrison, S.H. Bennett, J.D. Krenz, M.S. Mills, K.A. Buhlmann, J.R. Lee, R.A. Seigel, A.D. Tucker, T.M. Mills, T. Lamb, M.E. Dorcas, J.D. Congdon, M.H. Smith, D.H. Nelson, M.B. Dietsch, H.G. Hanlin, J.A. Ott y D.J. Karapatakis. 1997. Perception of species abundance, distribution, and diversity: lessons from four decades of sampling on a government managed reserve. *Environmental Management* 21: 259-268.

Gibbons, J.W., D.E. Scott, T.J. Ryan, K.A. Buhlmann, T.D. Tuberville, B.S. Metts, J.L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy y C.T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Déjà vu amphibians. *Bioscience* 50: 653-666.

González, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas.* Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

González, C. y J. Chablé. 2002. Herpetofauna de dos tipos de vegetación de la península de Yucatán. *Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato.* p. 28.

Green, D. M. 2003. The ecology of extinction: population fluctuation and decline in amphibians. *Biological Conservation* 111: 331-343.

Guerry, A.D. y M.L. Hunter. 2002. Amphibian distributions in a landscape of forest and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology* 16: 745-754.

Guevara, S., S. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potreros y ganadería. En: *Historia natural de Los Tuxtlas*. Dirzo, R., E. Gonzáles y R. Vogt (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad?
<http://www.mesoamerica.org.mx/manejocomunit/docdiscusion/biodiv1.htm>

Hanlin, H.G., F.D. Martin, L.D. Wike y S.H. Bennett. 2000. Terrestrial activity, abundance and species richness of amphibians in managed forest in South Carolina. *American Midland Naturalist* 143: 70-83.

Hernández, O. 2005. 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. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.

Hinojosa, O.M. 2000. Comparación del efecto de la fragmentación de hábitat sobre la herpetofauna en el rancho El Huasteco, Gómez Farías, Tamaulipas. *Memorias de la VI Reunión Nacional de Herpetología, Sociedad Herpetológica Mexicana A. C.* Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. p. 5

Ibarra, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 264 pp.

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

Justus, J. y S. Sarkar. 2002. The principle of complementarity in the desing of reserve networks to conserve biodiversity: a preliminary history. *Journal of Biosciences* 27 Suppl. 2: 421-435.

Kenneth, C. y B.G. Charest. 1988. The herpetofaunal community of temporary ponds in north Florida sand-hills: species composition, temporal use and management implications. *Symposium of Management of Amphibians, Reptiles and Small Mammals in North America*. Flag Staff, Arizona.

Kjoss, V.A. y J.A. Litvaitis. 2001. Community structure of snakes in a human dominated landscape. *Biological Conservation* 98: 285-292.

Kolozsvary, M.B. y R.K. Swihart. 1999. Hábitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1268-1299.

Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard. 1997. *Tropical forest remnants*. University of Chicago Press. Chicago.

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

López-González, C.A., A. González y J.M. Castillo. 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: 65-73.

López, M.A. y M.A. de la Torre. 1998. Distribución altitudinal y por tipo de vegetación de la herpetofauna en una porción de la Sierra Madre Oriental en Veracruz. *Memorias de la V Reunión Nacional de Herpetología*, Sociedad Herpetológica Mexicana A.C. Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, p. 19.

Lozano, N. y A. Ramírez. 2001. Riqueza herpetofaunística de Jocotlán, Jalisco, México. *Memorias del XVI Congreso Nacional de Zoología*, Zacatecas. p. 25.

Maciel, O.M. y B. Juárez. 2000. Herpetofauna en áreas restauradas y reforestadas en la ex cantera de caliza del cerro Buenavista, Mpio. de Ixtaczoquitlan, Ver. *Memorias de la VI Reunión Nacional de Herpetología*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. p. 116.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.

Malcolm, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. *En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (eds). Tropical forest remnants*. University of Chicago Press. Chicago.

Margules, C., R.L. Pressey y P.H. Williams. 2002. Representing biodiversity: data and procedures for identifying priority areas for conservation. *Journal of Biosciences* 27 Suppl. 2: 309-326.

Martínez, R. y A. Muñoz. 1998. La herpetofauna de la reserva El Ocote, Chiapas, México: una comparación y análisis de su distribución por tipos de vegetación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 8: 1-14.

Martínez, M.P., A. Muñoz y R. Percino. 2002. Efecto de los cafetales sobre la diversidad de reptiles dentro y en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato. p. 12

Marsh, D. M. y P. B. Pearman. 1997. Effects of hábitat fragmentation on the abundance of two species of Leptodactylid frogs in an andean montane forest. *Conservation Biology* 6: 1323-1328.

Marsh, D. M. y P. C. Trenham. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40-49.

Mac Aleece, N. 1997. Biodiversity Pro. Natural History Museum and Scottish Association of Marine Science.

McNeely, J.A. 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN, Gland, Suiza.

Meffe, G.K. y C.R. Carroll. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer, Sunderland.

Moreno, M. y A. Muñoz. 2002. Efecto de las perturbaciones (cafetales) sobre la diversidad de anfibios en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato. p. 3.

Morrison, M.L. 2002. *Wildlife restoration. Techniques for hábitat analysis and animal monitoring*. Island Press. Washington D.C.

Muñoz, A. y R. Percino. 2002. Riqueza y distribución de los anfibios y reptiles de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato. p. 52.

Murguía, M. y J.L. Villaseñor. 2003 Estimating the effect of the similarity and the cluster algorithm on biogeographical classifications. *Annales Botanici Fennici*. 40:1-7.

Naeem, S., L.J. Thompson, S.P. Lawler, J.H. Lawton y R.M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.

Palmer, M.A., R.F. Ambrose y N.L. Poff. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5:291-300.

Pearman, P.B. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology* 11: 1211-1225.

Pechmann J.H.K. y H.M. Wilbur. 1994. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* 50: 65-84.

Pelcastre, V.L. 1991. Anfibios y reptiles de Veracruz: uso del sistema de información climática-cartográfica. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Pérez, G. y H. Smith. 1991. Ofidiofauna de Veracruz. Análisis taxonómico y zoogeográfico. Publicaciones especiales 7. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Pisan, G. R. y J Villa. 1974. Guías de de preservación de anfibios y reptiles. Society for Study of amphibians and reptiles. Circular Herpetológica 2: 1-24.

Ramírez-Bautista, A. y A. Nieto-Montes de Oca. 1997. Ecogeografía de anfibios [y reptiles. Págs: 523-532. En: Gonzáles, E., R. Dirzo y R. Vogt (eds.). Historia natural de Los Tuxtlas, 1997. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Raxworthy C.J. y D.K. Attuquayefio. 2000. Herpetofaunal communities at Muni Lagoon in Ghana. *Biodiversity and Conservation* 9: 501–510.

Robinson, J.G. y K.H. Redford. 1997. Uso y conservación de la vida silvestre neotropical. Fondo de Cultura Económica. México D.F.

Rodda, G.H. y K. Dean-Bradley. 2002. Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages. *Journal of Biogeography* 29: 623-632.

Ryan, T.J., T. Philippi, Y.A. Leiden, M.E. Dorcas, T.B. Wigley y J.W. Gibbons. 2002. Monitoring herpetofauna in a managed forest landscape: effects of hábitat types and census techniques. *Forest Ecology and Management* 167: 83-90.

Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5:18-32.

Schlaepfer, M.A. y T.A. Gavin. 2001. Edge effect on lizard and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1079-1090.

SEMARNAP. 1997. Programa de conservación de la vida silvestre y diversificación productiva en el sector rural 1997-2000. Secretaría de Medios Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México, D.F.

Skelly, D.K, K.L. Yurewicz, E.E. Werner y R.A. Relyea. 2003. Estimating decline and distributional change in amphibians. *Conservation Biology* 17:744-751.

Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: Historia natural de Los Tuxtlas. Dirzo, R, E. González y R. Vogt (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Tilman, D. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning. Pág. 93-112. En Daily, G.C. (eds.) 1997. Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems. Island Press, Washington D.C.

Tocher, M., C. Glascon y B. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a central amazonian frog community: A ten year study, pp. 124-137. *En*: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (eds). Tropical forest remnants. University of Chicago Press. Chicago.

Urbina, J.N. y M.C. Londoño. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la isla de Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27: 105-113.

Vallan, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forest of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 18: 725-742.

Vargas, F. y M.E. Bolaños. 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* 23: 499-511.

Vélez, L.H. y P. A. Lavín. 2002. Herpetofauna asociada a los remanentes de la selva baja caducifolia del municipio de Casas, Tamaulipas, México. *Memorias de la VII Reunión Nacional de Herpetología, Guanajuato*. p. 19.

Viana, V.M. 1995. Conservation of biological diversity in neotropical forest fragments in intensively cultivated landscape. Pp 135-154. *En*: Fonseca, G.S., M. Schmink, C. P. Pinto y F. Brito (eds). *On common ground: interdisciplinary approaches to biodiversity conservation and land use dynamics in the new world*. Conservation International. Belo Horizonte, Brasil.

Vogt, R.C., J.L. Villareal y G. Pérez. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. pp 507-522. *En*: González, E., R. Dirzo y R. Vogt. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, 1997. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Wilcove, D., C. McClellan y A. Dobson. 1986. Hábitat fragmentation in the temperate zone. *En*: Soulé, M.E. (ed.) *Conservation Biology, the science of the scarcity and diversity*. pp 237-256. Sinauer, Sunderland.

Wilcox, B.A. y D.D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125: 879-887.

Young, T.P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.

Young, B.E., K.R. Lips, J.K. Reaser, R. Ibañes, A.W. Salas, J.R. Cedeño, L.A. Colomna, S. Ron, E. La Marca, J.R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves y D. Romo. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latinamerica. *Conservation Biology* 15: 1213-1223.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3^a ed. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Zimmerman, B. y R.O. Bierregaard. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography* 13: 133-143.

Zimmerman, B. y D. Simberloff. 1996. An historical interpretation of hábitat use by frogs in a central Amazonian forest. *Journal of Biogeography* 23: 27-46.

ANEXOS

1. Especies por localidad. Los valores indican la frecuencia de cada especie por localidad

	Potrero alto	Potrero bajo	Acahual Montepío	Acahual Cárdenas	Remanente Montepío	Remanente Plava	Selva Estación	Selva Ramos
REPTILES								
Saurios								
<i>Basiliscus vittatus</i>		15	1			2		3
<i>Corytophanes hernandezi</i>			15	15	16	2	4	4
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>		8						
<i>Ctenosaura acanthura</i>		2						
<i>Iguana iguana</i>	1							
<i>Sceloporus teapensis</i>	207	65	7	26	6	11		7
<i>Norops barkeri</i>								6
<i>Norops rodriguezi</i>	3						1	2
<i>Norops sericeus</i>	15	20	3	10	3	2	1	1
<i>Norops uniformis</i>	7		125	195	258	180	138	172
<i>Eumeces sumichrasti</i>	1	1	2	8	6	1	6	2
<i>Scinella gemmingeri</i>	1							
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	6		33	20	68	55	28	17
<i>Ameiva undulate</i>	4	5	7	17	6	10	1	8
<i>Lepidophyma pajapanense</i>	13	1						3
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	5	2	1	2	9	13	1	12
Serpentes								
<i>Boa constrictor</i>		4				1		
<i>Adephicos quadrivirgatus</i>						3		
<i>Clelia scytalina</i>	2				1			
<i>Coniophanes fissidens</i>			5		1			
<i>Coniophanes imperialis</i>					1		1	
<i>Drymarchon corais</i>				1				
<i>Ficimia publia</i>	1			1			1	1
<i>Imantodes cenchoa</i>	2		14	20	24	4	10	8
<i>Lampropeltis triangulum</i>	1							
<i>Leptodeira septentrionalis</i>					1	2		

Leptophis mexicanus		1						
Ninia diademata	2							
Ninia sabae	6	3			1	1		
Oxirhopus petola	1			1				
Rhadinaea decorata	1		4		7	2	1	
Scaphiodontophis annulatus				1			1	
Tantilla schistosa	1							
Tantillita lintoni	4							
Micrurus diastema		3						
Micrurus limbatus				1	1			
Bothrops asper			4	2	8		10	11
Testudines								
Kinosternon leucostomum	9	2						
ANFIBIOS								
Caudata								
Bolitoglossa mexicana		2	2		4	1		1
Bolitoglossa platydactyla		1				1	1	8
Bolitoglossa rufescens	1		2	1	2	2	9	4
Lineatrinon lineolus					1		11	1
Anura								
Bufo cavifrons	2						1	
Bufo marinus	57	14	2	4	2	2	2	
Bufo valliceps	4		1	16			9	18
Hyla ebraccata		26						
Hyla picta			1					
Smilisca baudini	20	3	12	51	9	7	2	18
Smilisca cyanosticta	1		3		2	3	2	6
Eleutherodactylus alfredi						1	2	1
Eleutherodactylus rhodopis	71	36	190	69	361	200	150	182
Eleutherodactylus rugulosus				1	1	65	3	112
Leptodactylus labialis	3	2				4		
Leptodactylus melanotus	3	4				1		
Syrrhopus leprus	26	3						
Gastrophryne usta	13	20	1	1				1

Gastrophryne elegans	1	1						
Rana berlandieri	6	45	2	13		4	1	
Rana vaillanti	32	8						1