



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ESTATUS Y REQUERIMIENTOS
ECOLÓGICOS DE LA RANA *Lithobates
chiricahuensis* (PLATZ & MECHAM, 1979)
EN ÁREAS FORESTALES DEL ESTADO
DE DURANGO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

JOSÉ ISMAEL CAMPOS RODRIGUEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES

COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTINEZ MAYER
DR. ALBERTO GONZALEZ ROMERO

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2011



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.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de agosto de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **CAMPOS RODRIGUEZ JOSE ISMAEL** con número de cuenta **508010600** con la tesis titulada **"Estatus y requerimientos ecológicos de la rana *Lithobates chiricahuensis* (Platz & Mecham, 1979) en áreas forestales del Estado de Durango"**, realizada bajo la dirección del **DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES:**

Presidente: DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER
Vocal: DRA. GABRIELA VAZQUEZ HURTADO
Secretario: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DR. ALBERTO GONZALEZ ROMERO
Suplente: DR. ANDRES GARCIA AGUAYO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de enero de 2011.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por la formación académica recibida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca 210416 otorgada durante el periodo comprendido entre agosto de 2007 y julio de 2009.

A mi tutor principal: Dr. Victor Hugo Reynoso Rosales así como los miembros de mi comité tutorial: Dr. Enrique Martínez Mayer y Dr. Alberto González Romero, por sus valiosos comentarios y sugerencias durante la realización del presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Dra. Lucina Hernández García, por el apoyo económico y logístico otorgado en las primeras etapas de la realización del presente estudio.

A los miembros del jurado, Dra. Gabriela Vázquez Hurtado y Dr. Andrés García Aguayo por los comentarios y observaciones realizadas las cuales contribuyeron a enriquecer el contenido del presente trabajo.

A todas las personas que de manera desinteresada me apoyaron en los muestreos de campo: Beatriz Cantera, Leonor Evaristo, Josué Flores, Efraín Rodríguez, Claudia Hernández, Rosalba López y Berenice Pérez.

A las autoridades de la Secretaria de Recursos Naturales y Medio Ambiente del Estado de Durango, por las facilidades otorgadas y los permisos de acceso al Parque Ecológico El Tecuán.

Al Sr. Martín Pérez Villa, encargado del mantenimiento del Parque Ecológico El Tecuán, por todo el apoyo logístico brindado durante la realización del presente estudio.

DEDICATORIAS

A mi familia, la cual siempre me ha apoyado en todo momento, especialmente a mi mamá, Sra. Silvia Rodríguez Martínez y mi hermana, Silvia Campos Rodríguez.

A Berenice Pérez Valera, por su amor y amistad.

Al Prof. Oscar Polaco Ramos (q.e.p.d) y el M. en C. Fernando Mendoza Quijano (q.e.p.d) por sus enseñanzas y amistad.

ÍNDICE GENERAL

INTRODUCCIÓN	12
HIPOTÉISIS.....	19
OBJETIVOS.....	20
ÁREA DE ESTUDIO.....	21
METODOLOGÍA	27
Trabajo de campo	27
Análisis cuantitativo.....	35
RESULTADOS.....	41
<i>Abundancia de L. chiricahuensis en el Parque Ecológico El Tecuán</i>	<i>41</i>
<i>Éxito reproductivo de L. chiricahuensis.....</i>	<i>42</i>
<i>Gradientes en el habitat local y del paisaje en las pozas del Parque Ecológico El Tecuán ...</i>	<i>43</i>
<i>Efecto de las variables locales y del paisaje sobre la abundancia de L. chiricahuensis.....</i>	<i>59</i>
<i>Efecto del hidropериodo y la estacionalidad sobre la abundancia e índice de éxito reproductivo de L. chiricahuensis.....</i>	<i>86</i>
<i>Efectos de las variables locales y del paisaje del hábitat sobre la abundancia de L. chiricahuensis.....</i>	<i>91</i>
<i>Escala apropiada de manejo.....</i>	<i>103</i>
CONCLUSIONES	107
LITERATURA CITADA.....	109
ANEXOS.....	124
ANEXO I. DATOS CRUDOS DE LAS VARIABLES DEL HABITAT LOCALES Y DEL PAISAJE EN AMBAS TEMPORADAS (ESTIAJE Y LLUVIAS).....	124

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características sobresalientes de las pozas bajo estudio.	24
Cuadro 2. Variables incluidas en el presente estudio. Se indica el tipo de variable, unidades y las abreviaturas empleadas en los análisis estadísticos.	30
Cuadro 3. Abundancia de ranas adultas de <i>L. chiricahuensis</i> en pozas permanentes y estacionales del Parque Ecológico El Tecuán. Se indican los resultados de la prueba de <i>t</i> para muestras dependientes.	41
Cuadro 4. Éxito reproductivo de <i>L. chiricahuensis</i> en las pozas del Parque El Tecuán. La clase I corresponde a un intervalo de abundancia entre 1 a 10 renacuajos. La asignación de la escala del éxito reproductivo consideró los datos de cuatro muestreos.	43
Cuadro 5. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables del hábitat locales y del paisaje de las pozas obtenidas para ambas temporadas (estiaje y lluvias).	45
Cuadro 6. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables del hábitat locales y del paisaje de las pozas obtenidas en la temporada de estiaje.	50
Cuadro 7. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables del hábitat locales y del paisaje de las pozas obtenidas en la temporada de lluvias.	56
Cuadro 8. Contribución, coeficiente de regresión y distancias euclidianas de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS, de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en ambas temporadas (estiaje y lluvias).	62
Cuadro 9. Modelos de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> para las temporadas de estiaje y lluvias. Se indica el valor de R^2 , F y el valor de significancia <i>P</i> . Los modelos mostrados fueron depurados mediante la exclusión de valores extremos detectados mediante el análisis de residuales al modelo original.	63
Cuadro 10. Mejor modelo de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en las temporadas de estiaje y lluvias obtenidos mediante la técnica mejores subconjuntos.	64
Cuadro 11. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo de covarianza biótico obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para ambas temporadas (estiaje y lluvias).	65
Cuadro 12. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo de regresión logística local.	65
Cuadro 13. Mejores modelos de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de <i>L. chiricahuensis</i> para ambas temporadas (estiaje y lluvias).	66
Cuadro 14. Variables incluidas en el modelo local de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de <i>L. chiricahuensis</i> para ambas temporadas (estiaje y lluvias). Se indica el valor del estadístico de Wald y los niveles de significancia.	66
Cuadro 15. Contribución, coeficiente de regresión y distancias euclidianas de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> para la temporada de estiaje.	69
Cuadro 16. Modelos de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en estiaje. Se indica el valor de R^2 , F y el valor de significancia <i>P</i> . Los modelos mostrados fueron depurados mediante la exclusión de valores extremos detectados mediante el análisis de	

residuales al modelo original.....	71
Cuadro 17. Mejor modelo de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en estiaje obtenidos mediante la técnica de mejores subconjuntos.....	72
Cuadro 18. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo de covarianza biótico obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de estiaje.....	72
Cuadro 19. Contribución, coeficiente de regresión y distancias euclidianas de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS, de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> para la temporada de lluvias.....	75
Cuadro 20. Modelos de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en lluvias. Se indica el valor de R^2 y el valor de significancia P . Todos los modelos incluyen el efecto del hidropериodo como variable predictiva categórica.....	78
Cuadro 21. Mejores modelos de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en la temporada de estiaje obtenidos mediante la técnica mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.....	78
Cuadro 22. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo local de regresión general obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.....	79
Cuadro 23. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo abiótico de regresión general obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.....	80
Cuadro 24. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo de regresión general de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en función del paisaje obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.....	80
Cuadro 25. Mejores modelos de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de <i>L. chiricahuensis</i> para la temporada de lluvias.....	83
Cuadro 26. Variables incluidas en el modelo local de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de <i>L. chiricahuensis</i> para la temporada de lluvias. Se indica el valor del estadístico de Wald y los niveles de significancia.....	83
Cuadro 27. Variables incluidas en el modelo abiótico de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de <i>L. chiricahuensis</i> para la temporada de lluvias. Se indica el valor del estadístico de Wald y los niveles de significancia.....	84
Cuadro 28. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo de regresión logística local para la temporada de lluvias.....	84
Cuadro 29. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo abiótico de regresión logística para la temporada de lluvias.....	85
Cuadro 30. Valores obtenidos para las variables del hábitat que operan a una escala local en ambas temporadas (estiaje y lluvias) de las pozas bajo estudio.....	124
Cuadro 31. Valores obtenidos para las variables del habitat que operan a una escala de paisaje en ambas temporadas (estiaje y lluvias) de las pozas bajo estudio.....	125

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplar de <i>L. chiricahuensis</i> del Parque Ecológico El Tecuán, Durango.....	16
Figura 2. Localización del área de estudio.....	21
Figura 3. Localización de las pozas dentro del Parque Ecológico El Tecuán.....	22
Figura 4. Localización de las pozas dentro del Parque Ecológico El Tecuán (continuación).	22
Figura 5. Poza 3 en lluvias (septiembre 2008).....	25
Figura 6. Poza 4 en lluvias (septiembre 2008).....	25
Figura 7. Poza 5 en lluvias (septiembre 2008).....	25
Figura 8. Poza 3 en estiaje (marzo 2008).....	25
Figura 9. Poza 4 en estiaje (marzo 2008).....	25
Figura 10. Poza 5 en estiaje (marzo 2008).....	25
Figura 11. Poza 1 en lluvias (septiembre 2008).....	26
Figura 12. Poza 2 en lluvias (septiembre 2008).....	26
Figura 13. Poza 6 en lluvias (septiembre 2008).....	26
Figura 14. Poza 7 en lluvias (septiembre 2008).....	26
Figura 15. Poza 8 en lluvias (septiembre 2008).....	26
Figura 16. Poza 9 en lluvias (septiembre 2008).....	26
Figura 17. Promedio y desviación estándar de las abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en las pozas del Parque Ecológico El Tecuán en las temporadas de estiaje y lluvias.....	42
Figura 18. Agrupamiento de las pozas en ambas temporadas (estiaje y lluvias) en los CP1 y CP2 del Análisis de Componentes Principales. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.	47
Figura 19. Agrupamiento de las pozas en ambas temporadas (estiaje y lluvias) en los CP2 y CP3 del Análisis de Componentes Principales. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.	48
Figura 20. Agrupamiento de las pozas en la temporada de estiaje en el CP1 y CP2, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.	51
Figura 21. Agrupamiento de las pozas en la temporada de estiaje en el CP2 y CP3, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.	53
Figura 22. Agrupamiento de las pozas en la temporada de lluvias en el CP1 y CP2, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.	57
Figura 23. Agrupamiento de las pozas en la temporada de lluvias en el CP2 y CP3, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.	58
Figura 24. Covarianza de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en ambas temporadas (estiaje y lluvias) explicada por los componentes obtenidos mediante el PLS. Y ave es la contribución de cada componente a R^2 y X es la contribución de las variables independientes a R^2	60
Figura 25. Contribución de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS para datos de ambas temporadas (estiaje y lluvias). El código empleado se indica en el Cuadro 8.61	
Figura 26. Distancias euclidianas de la contribución de las variables predictivas de ambas temporadas a la covarianza de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> . El código empleado se indica en el Cuadro 8.....	61

Figura 27. Residuales eliminados en función de los residuales crudos para el modelo de covarianza biótico para ambas temporadas (estiaje y lluvias).	64
Figura 28. Residuales estandarizados en función del número de casos para el modelo de covarianza biótico para ambas temporadas (estiaje y lluvias).	64
Figura 29. Covarianza de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en estiaje explicada por los componentes obtenidos mediante el PLS. Y ave es la contribución de cada componente a R^2 y X es la contribución de las variables independientes a R^2	68
Figura 30. Contribución de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS para datos de estiaje. El código empleado se indica en el Cuadro 15.	70
Figura 31. Distancias euclidianas de la contribución de las variables predictivas en estiaje. El código empleado se indica en el Cuadro 15.	70
Figura 32. Residuales eliminados en función de los residuales crudos para el modelo de covarianza biótico de la temporada de estiaje.	73
Figura 33. Residuales estandarizados en función del número de casos para el modelo de covarianza biótico de la temporada de estiaje.	73
Figura 34. Covarianza de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> en lluvias y las variables independientes del hábitat local y del paisaje descrita por los componentes obtenidos mediante el modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS). Y ave es la contribución de cada componente a R^2 y X es la contribución de las variables independientes a R^2	74
Figura 35. Contribución de las variables explicativas al componente 1 y 2 mediante el modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS) para los datos de lluvias. El código empleado se indica en el Cuadro 19.	76
Figura 36. Distancias euclidianas de la contribución de las variables predictivas en lluvias hacia la covarianza de la abundancia de <i>L. chiricahuensis</i> . El código empleado se indica en el Cuadro 19.	77
Figura 37. Residuales eliminados en función de los residuales crudos del modelo de covarianza abiótico para la temporada de lluvias.	81
Figura 38. Residuales estandarizados en función del número de casos del modelo de covarianza abiótico para la temporada de lluvias.	81
Figura 39. Residuales eliminados en función de los residuales crudos del modelo de covarianza del paisaje para la temporada de lluvias.	81
Figura 40. Residuales estandarizados en función del número de casos del modelo de covarianza del paisaje para la temporada de lluvias.	81
Figura 41. Residuales eliminados en función de los residuales crudos para el modelo de covarianza local para la temporada de lluvias.	82
Figura 42. Residuales estandarizados en función del número de casos para el modelo de covarianza local para la temporada de lluvias.	82

RESUMEN

El presente estudio evaluó el efecto de variables del hábitat locales y del paisaje sobre la abundancia y éxito reproductor de *Lithobates chiricahuensis* en pozas ubicadas en el Parque Ecológico El Tecuán, Durango. Así como cambios estacionales en la abundancia entre estiaje y lluvias. Se emplearon 18 variables del hábitat locales y 12 del paisaje, cuya relación con la variable respuesta fue evaluada mediante modelos de regresión múltiple lineal y regresión logística. Hubo diferencias significativas en la abundancia de *L. chiricahuensis* en pozas permanentes y estacionales ($F_8 = 236.96$, $P < 0.05$). El hidroperiodo ($P = 0.005$) incidió claramente en el éxito reproductor de *L. chiricahuensis*. Las variables del hábitat a nivel del paisaje describieron un porcentaje bajo del comportamiento de la abundancia de *L. chiricahuensis* en lluvias y no tuvieron valor predictivo en estiaje. Los predictores del hábitat locales describieron un porcentaje mayor de la variabilidad de la abundancia de esta especie. En ambas temporadas, los predictores más relacionados fueron la temporada y el hidroperiodo. En estiaje fue el hidroperiodo. En lluvias, las variables fisicoquímicas (temperatura del agua, pH y porcentaje de saturación de oxígeno disuelto), variables morfométricas de las pozas (área y profundidad) y vegetación (densidad arbórea) fueron incluidas en los mejores modelos lineales y logísticos obtenidos. Futuros planes de conservación de *L. chiricahuensis* deben incluir el manejo del hábitat a escala local y del paisaje.

PALABRAS CLAVE: Abundancia, estacionalidad, *Lithobates chiricahuensis*, hábitat local, Paisaje.

ABSTRACT

This study evaluated the effect of local habitat variables and landscape on the abundance and reproductive success of *Lithobates chiricahuensis* in ponds located in the Parque Ecológico El Tecuán, Durango and seasonal changes in abundance between dry season and rainy season. I used 18 local habitat variables and 12 of the landscape, whose relationship with the response variable was assessed by multiple linear regression and logistic regression. There were significant differences in the abundance of *L. chiricahuensis* in permanent and seasonal ponds ($F_{8,} = 236.96, P < 0.05$). Hydroperiod ($P = 0.005$) clearly affected the reproductive success of *L. chiricahuensis*. The habitat variables at the landscape described a low percentage of the abundance of *L. chiricahuensis* in rainy season and had no predictive value in dry season. Predictors of local habitats described a higher percentage of the variability of the abundance of this species. In both seasons, the predictors were related to season and hydroperiod. In the dry season was the hydroperiod. In rainy season, the physicochemical variables (water temperature, pH and percentage saturation of dissolved oxygen) ponds morphometric variables (area and depth) and vegetation (tree density) were included in the best linear and logistic models obtained. Future plans for the conservation of *L. chiricahuensis* should include the management of local habitat and landscape.

KEY WORDS: Abundance, seasonality, *Lithobates chiricahuensis*, local habitat, landscape.

INTRODUCCIÓN

La evaluación de la influencia del hábitat sobre la distribución de las especies ha sido un tema de gran interés dentro de la ecología. Su comprensión resulta esencial para el desarrollo de estrategias efectivas de conservación (Warren *et al.* 2005; Luther *et al.* 2008; Collinge *et al.* 2010). Al respecto, existen numerosos trabajos que pueden ser agrupados, dependiendo si su escala espacial es a nivel local o del paisaje (Buskirk, 2005).

La escala espacial de los primeros trabajos sobre el tema fue predominantemente local y se enfoca hacia variables del hábitat existentes en el sitio puntual de localización de una especie. A dicha escala, la distribución ha sido asociada a la selección del hábitat (Miller, 1942; Sexton y Heatwole, 1968; Anderson y Shugart, 1974; Rosenzweig, 1973), el efecto de la competencia interespecífica y la depredación (Wilbur, 1972; Macan, 1977; Lynch, 1979; Woodward, 1983).

Los estudios a escala del paisaje surgieron como una respuesta a la aparición de evidencia empírica, que respaldaban a varias teorías sobre la dinámica poblacional entre fragmentos de hábitat inmersos en un paisaje, como la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1963) y la dinámica metapoblacional (Levins, 1969, 1970; Gilpin y Hanski, 1991; Hanski y Gilpin, 1997).

Estos trabajos se han multiplicado en la última década (Buskirk, 2005). Su interés central es comprender la forma como la fragmentación del hábitat, ocasionada por las actividades antropogénicas, incide sobre la abundancia y distribución de las especies (Cushman, 2006).

En el caso de los anfibios, los trabajos realizados se han enfocado a una escala en particular o centrándose en la evaluación de variables que actúan en ambas. Ejemplos de estudios que evalúan el efecto de variables locales del hábitat sobre la abundancia, riqueza específica o diversidad de especies son los trabajos de Beebee (1985), Hecnar y M'Closkey

(1998) y Lane *et al.* (2007). En cambio, las contribuciones de Knutson *et al.* (1999) y Herrmann *et al.* (2005), analizaron el efecto de variables del hábitat a una escala del paisaje.

Los estudios realizados con mayor frecuencia son aquellos que evalúan el efecto de variables del hábitat que operan tanto a escala local, como del paisaje, entre los que pueden citarse a Laan y Verboom (1990), Beja *et al.* (2003), Bosch y Martínez-Solano (2003), Houlihan y Findlay (2003), Buskirk (2005), Knutson *et al.* (2004), Parris (2004), Mazerolle *et al.* (2005) y Piha *et al.* (2007).

A una escala local, la abundancia de las especies acuáticas, como los anfibios, es influenciada por el hidroperiodo y la presencia de competidores (Smith, 1983; Wilbur, 1984; Hecnar y McCloskey, 1998). Sobre este punto, Wellborn *et al.* (1996) describió la forma como la distribución y estructura de las comunidades, de hábitats dulceacuícolas lénticos, son fuertemente influenciadas por el hidroperiodo, la presencia de depredadores y peces.

Las principales conclusiones de Wellborn *et al.* (1996) son retomadas en el trabajo de Buskirk (2005), donde se propusieron dos modelos para explicar la distribución y estructura de las comunidades en ambientes dulceacuícolas: el modelo del hidroperiodo y el modelo de competencia.

El modelo de competencia surgió a partir de evidencia experimental que enfatiza el papel de las interacciones competitivas en la estructura de las comunidades (Lack *et al.* 1954; Strong *et al.* 1984; Galindo-Leal, 1987). Dicho modelo se relaciona fuertemente con el modelo del hidroperiodo, ya que en pozas permanentes la depredación juega un papel muy importante en la estructura de las comunidades; en cambio, en pozas estacionales, es la competencia la interacción más dominante (Sredl y Collins, 1992). Por ende, varios trabajos sobre riqueza y diversidad de anfibios consideran al hidroperiodo una variable muy influyente en la abundancia y distribución de las especies (Rowe y Dunson, 1995, Snodgrass *et al.* 2000; Babbitt *et al.* 2003; Beja y Alcazar, 2003).

En el caso de cuerpos lénticos dulceacuícolas, como las pozas, las variables del hábitat que operan a escala local e influyen sobre la distribución, riqueza y diversidad de especies son de naturaleza fisicoquímica, como el pH y la temperatura del agua, el área y profundidad de los cuerpos lenticos, ambas relativas al tamaño del hábitat, o referentes a la estructura de la vegetación circundante, como la cobertura de la vegetación. Para anfibios, se ha demostrado que las variables fisicoquímicas, como el pH y la temperatura del agua, influyen notoriamente sobre el desarrollo embrionario de los renacuajos (Moore, 1939; Gosner y Black, 1957). Por la razón anterior, la distribución, riqueza y diversidad de las comunidades de anfibios son influenciadas por la calidad del agua (Freda y Dunson, 1986; Laurila, 1998; Jansen y Healey, 2003; Mazerolle, 2003; Knutson *et al.* 2004).

Cabe señalar que en trabajos como Loman y Lardner (2006), no se encontró evidencia de que los factores fisicoquímicos determinen la riqueza y diversidad de anfibios, esto sugiere que el efecto de la calidad del agua algunas veces puede ser menor de lo esperado.

El tamaño de los cuerpos lénticos ha sido reconocido como una variable que tiene cierta influencia sobre la diversidad de especies de anfibios y que determina su presencia en pozas de mayor edad (Laan y Verboom, 1990; Findlay y Houlihan, 1997; Beja y Alcazar, 2003). No obstante, se ha postulado que el tamaño de las pozas ejerce un efecto sobre la diversidad de algunos grupos de organismos dulceacuícolas, como los odonatos, pero que no incide de forma relevante en anfibios y otros grupos (Snodgrass *et al.* 2000; Oertli *et al.* 2002).

La cobertura de la vegetación, ha sido reconocida como una variable que influye sobre la distribución de los anfibios y su adecuación, debido a que regula la temperatura y la luminosidad, las cuales afectan la disponibilidad de alimento, el crecimiento y el desarrollo de las especies (Skelly *et al.* 2002; Halverson *et al.* 2003).

A la escala del paisaje, las poblaciones locales de una especie pueden ser influenciadas por la migración de individuos, provenientes de otras poblaciones locales y la presencia de

barreras físicas que impidan su dispersión, por ende, la composición del paisaje que rodea a hábitats puntuales o “parches” explica la distribución de las especies de anfibios y otros organismos (Marsh y Trenham, 2001; Buskirk, 2005). A esta escala, la distribución de las especies ha sido explicada en función de la estructura metapoblacional, la complementariedad del hábitat (Denöel y Lehmann, 2006); la cobertura forestal a un radio de 100, 250 y 1000 m respecto al parche de hábitat (Beja y Alcazar, 2003; Herrmann *et al.* 2005; Mazerolle *et al.* 2005; Piha *et al.* 2007), las políticas de uso de suelo (Jansen y Healey, 2003; Anderson y Arruda, 2006) y el efecto de carreteras (Findlay y Houlahan, 1997; Houlahan y Findlay, 2003).

La conclusión más importante de estos trabajos es que las variables del hábitat que influyen sobre la distribución y abundancia de los organismos acuáticos, operan en ambas escalas de estudio (Knutson *et al.* 1999; Lentinen *et al.* 1999; Mazerolle y Villard, 1999; DiMauro y Hunter, 2002; Beja *et al.* 2003; Knutson *et al.* 2004; Mazerolle *et al.* 2005; Piha *et al.* 2007). Por ello, Mazerolle y Villard (1999) y Buskirk (2005) señalaron que el estudio del efecto de las variables del hábitat sobre la distribución y abundancia de anfibios, no solamente debe enfocarse a una escala local, sino también al paisaje que rodea los sitios puntuales de distribución de una especie. Esta aproximación fue adoptada en el presente estudio, el cual evaluó la influencia de variables del hábitat local y del paisaje sobre la abundancia de poblaciones de la rana *Lithobates chiricahuensis*, en pozas existentes en el Parque Ecológico El Tecuán, Durango.

Biología de la especie

La rana *L. chiricahuensis* pertenece al complejo de especies de *L. pipiens* (Hillis y Wilcox, 2005). Su ubicación taxonómica se indica a continuación:

Clase	Amphibia
Orden	Anura
Familia	Ranidae
Género	<i>Lithobates</i>
Especie	<i>Lithobates chiricahuensis</i> (Platz y Mecham, 1979)



Figura 1. Ejemplar de *L. chiricahuensis* del Parque Ecológico El Tecuán, Durango.

Se distingue de otros miembros del complejo de *L. pipiens* por presentar un patrón de coloración de la parte posterior de los muslos, consistente de pequeños tubérculos prominentes o manchas de color crema sobre un fondo oscuro, pliegues dorsolaterales interrumpidos y desviados medialmente, proporciones del cuerpo robustas (LHC máxima de 11 cm), piel relativamente áspera en la espalda y costados, un canto nupcial distintivo consistente en ronquidos relativamente fuertes de uno a dos segundos de duración (Figura 1) (Plantz y Mecham, 1979).

De acuerdo con el *U. S. Fish and Wildlife Service* (2005), esta especie se distribuye en el centro y sureste de Arizona, centro-oeste y suroeste de Nuevo México, norte de Sonora, y la Sierra Madre Occidental de Chihuahua, abarcando un intervalo altitudinal de 1000 a 2709 m.

Recientemente se ha confirmado su distribución en los municipios de Durango y Pueblo Nuevo, Dgo (Campos-Rodríguez, en preparación).

Esta especie es predominantemente acuática, pero no existen estudios formales sobre el efecto de las variables del hábitat sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*. Es considerada generalista del hábitat, históricamente presente en una amplia variedad de hábitats acuáticos, pero que actualmente se limita a pocos sistemas, carentes de depredadores introducidos (Mecham, 1968; Zweifel, 1968; Frost y Bagnara, 1977; Scott y Jennings, 1985; Sredl y Saylor, 1998).

La especie requiere estanques permanentes o semi-permanentes para reproducirse, agua baja en contaminantes y de pH moderado (*U. S. Fish and Wildlife Service*, 2005). Los cuerpos de agua, donde se ha detectado la presencia de *L. chiricahuensis*, poseen sustrato rocoso provisto de grietas, vegetación emergente o sumergida, aguas profundas, raíces acuáticas enraizadas o una combinación de estas características, mismas que pueden ser usado como refugio de depredadores y condiciones climáticas extremas (Jennings, datos no publicados).

La oviposición se presenta a lo largo del año, excepto en noviembre, diciembre y enero y aparentemente es poco común en junio (Zweifel, 1968; Frost y Bagnara, 1977; Frost y Platz, 1983; Scott y Jennings, 1985; Sredl, datos no publicados). Se han reportado puestas principalmente en los meses de marzo a agosto (Frost y Plantz, 1983).

No existen estudios detallados sobre hábitos alimenticios de renacuajos o adultos de *L. chiricahuensis*, ni tampoco sobre sus depredadores potenciales. Se infiere que los renacuajos son depredados por insectos acuáticos (belostómidos, nonéctidos, ditiscidos y anisópteros), peces nativos e introducidos y culebras de agua (género *Thamnophis*) (*U. S. Fish and Wildlife Service*, 2005).

Se desconoce información precisa sobre patrones de actividad diurna y estacional de la especie. Jennings (1988 y 1990) señaló que el número de individuos detectados se relaciona

con el mes del año, temperatura del aire y hora del día. Este autor encontró una correlación negativa entre el número de ranas observadas y la hora del día, así como una correlación positiva con la temperatura nocturna del agua y la presencia de viento.

El ámbito hogareño de los machos, en promedio, es de 161 m² en la temporada de estiaje y 375.7 m² en lluvias; en las hembras, el promedio es de 57.04 m² en estiaje y 92.16 m² en lluvias. La mayor distancia recorrida por un individuo de *L. chiricahuensis* fue de 3.54 km (observación personal de R. Jennins; *U. S, Fish and Wildlife Service*, 2005). Este ránido pasa el invierno dentro o muy cerca de los sitios de reproducción (Nussbaum *et al.* 1983; Cunjak, 1986; Harding, 1997).

La especie se encuentra enlistada como Especie Amenazada (A) en la NOM-059-SEMARNAT-2001. En la Lista Roja de Especies en Peligro de la IUCN (2008) es considerada Vulnerable (Vu) (Diario Oficial de la Federación, 2002; IUCN, 2008).

HIPOTÉISIS

Dado que la abundancia y éxito reproductivo de los anfibios depende del efecto de variables del hábitat a una escala local y del paisaje y considerando que el hidroperiodo, la calidad del agua, la depredación y el tamaño del hábitat son variables locales muy influyentes, al igual que la capacidad de dispersión de los individuos y la conectividad del paisaje. Entonces:

La abundancia y éxito reproductivo de *L. chiricahuensis*, en el Parque Ecológico El Tecuán, será influenciada por variables pertenecientes a ambas escalas, en igual forma, siendo las más importantes el hidroperiodo, la abundancia de depredadores, la calidad del agua, el tamaño de la poza, la estructura forestal en diferentes radios con relación a las pozas y el grado de aislamiento de las mismas.

OBJETIVOS

1) Determinar el efecto de la estacionalidad sobre la abundancia e índice de éxito reproductivo de *L. chiricahuensis* en la temporada de estiaje y de lluvias. Se predice que la abundancia de ranas será más alta en lluvias y que el éxito reproductivo es mayor en pozas cuyo hidroperiodo es permanente.

2) Identificar las variables locales y del paisaje correlacionadas con la abundancia y el éxito reproductivo de *L. chiricahuensis* durante las temporadas de estiaje y lluvias. Se predice que las variables locales que determinan su distribución y abundancia serán: el hidroperiodo, la abundancia de depredadores, el pH, la temperatura y el tamaño de la poza.

En cuanto a las variables del paisaje, se espera que las variables con mayor influencia sean: la cobertura forestal en un radio de 250 y 1000 m, con relación a la poza y la distancia, en línea recta, a la poza más cercana.

3) Identificar la escala espacial (el paisaje que rodea las pozas o las pozas en sí) apropiada para el manejo del hábitat de *L. chiricahuensis*. Se espera que el manejo del hábitat para la especie de interés incluya ambas escalas de estudio, debido a que hay variables de una u otra que influyen decisivamente sobre su abundancia.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo fue realizado en nueve pozas ubicadas en el Parque Ecológico El Tecuán, el cual se localiza en el flanco oriental de la Sierra Madre Occidental, en el suroeste del estado de Durango entre los $23^{\circ}52'30''$ y $23^{\circ}55'30''$ N de latitud y los $104^{\circ}59'30''$ y $105^{\circ}02'45''$ W de longitud (Figura 2).

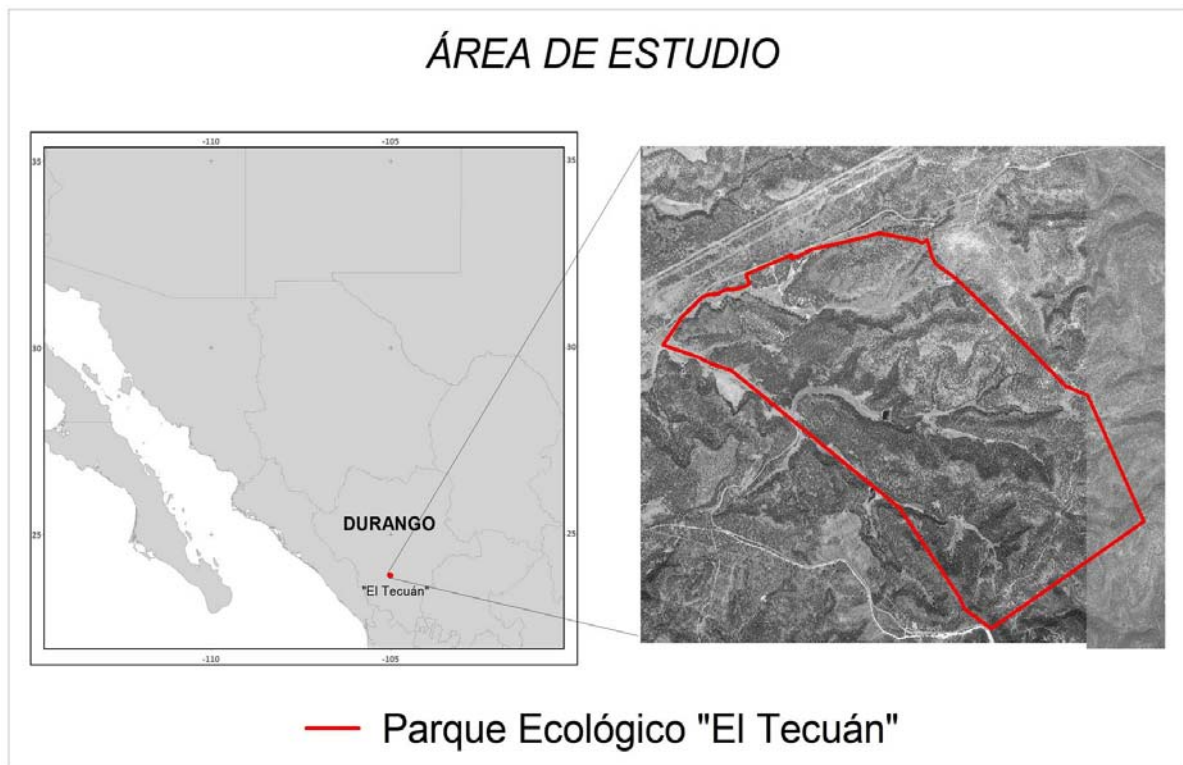


Figura 2. Localización del área de estudio.

La topografía del área es relativamente uniforme. La mayor parte de su superficie se encuentra entre los 2550 y 2600 m de altitud, el relieve predominante son los bajíos y laderas. Algunas mesas y cerros pequeños, en el extremo oriental del parque, superan ligeramente los 2600 m. El substrato está constituido por roca ígnea extrusiva ácida cuyos afloramientos son escasos. En los bajíos predominan sedimentos aluviales y suelos profundos cuyo drenaje es deficiente. Sobre las mesas, los suelos varían de someros a profundos.

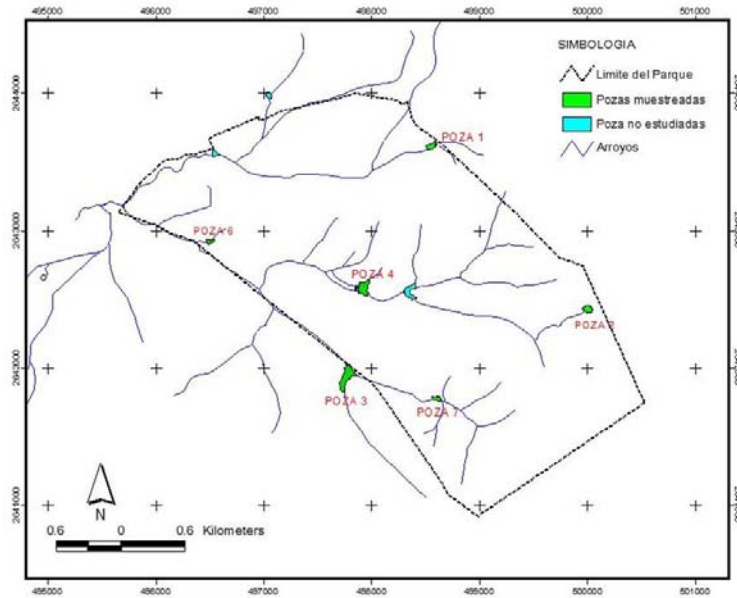


Figura 3. Localización de las pozas dentro del Parque Ecológico El Tecuán.

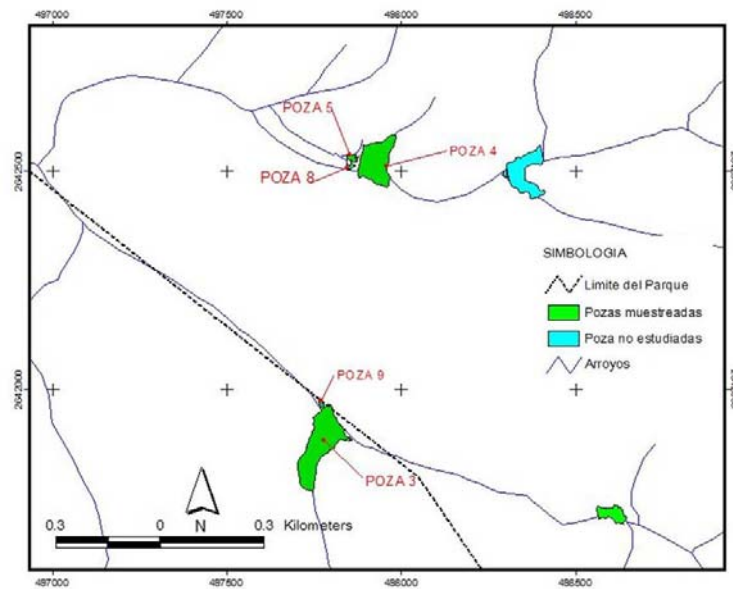


Figura 4. Localización de las pozas dentro del Parque Ecológico El Tecuán (continuación).

El clima del parque es templado subhúmedo. La temporada de estiaje abarca los meses de diciembre a julio y la temporada de lluvias va de julio a noviembre. La vegetación dominante en las mesetas y cerros es el bosque de coníferas, cuyas principales asociaciones son bosque de *Pinus cooperi*, bosque de *P. leyophylla-Quercus sideroxyla*, bosque de *P. teocote-Pinus spp-Quercus spp-Arbutus madrensis* y Bosque de *Pinus engelmannii-Quercus sideroxyla-Quercus laeta* (Gonzalez-Elizondo, 1997).

En los bajíos anegables con drenaje deficiente, predomina la vegetación de ciénaga y claros con cubierta herbácea, donde las especies dominantes pertenecen a gramíneas de los géneros *Muhlenbergia*, *Aristida* y *Schizachyrium* así como compuestas de los géneros *Bidens*, *Conyza*, *Cosmos*, *Erigeron*, *Gnaphalium* y *Stevia* (González-Elizondo, 1997). La vegetación acuática de las pozas es dominada por las especies flotadoras *Marsilea mollis* y *Nymphoides phallax* y especies emergentes pertenecientes al género *Scirpus*.

Las pozas estudiadas se localizan en una microcuenca conformada por arroyos intermitentes que los conectan, los cuales presentan agua exclusivamente en la temporada de lluvias. Dicha microcuenca contiene un sistema de 13 pozas, de las cuales fueron incluidas nueve en este estudio por cuestiones de logística y acceso (Figura 2 a Figura 4).

Las pozas bajo estudio difieren en la duración de su hidroperiodo, origen y tamaño. El hidroperiodo se define como la duración en tiempo y estacionalidad del agua presente en un humedal (Tarr y Babbitt, 2008) y es considerada una variable que determina el tiempo en el que los renacuajos u otros organismos acuáticos pueden completar su desarrollo, así como la abundancia y tipos de depredadores a los cuales se encuentra expuestos (Wellborn *et al.* 1996; Babbitt *et al.* 2003).

Las pozas consideradas en el presente trabajo fueron clasificadas en permanentes o estacionales, dependiendo si al término de los cuatro muestreos en un periodo de nueve meses (invierno, primavera y verano) se secaban o se mantenían con agua. Cabe señalar que se tuvo conocimiento de la duración de cada poza en los dos años anteriores (2006 y 2007) y el año posterior (2009) a la realización del presente estudio.

Las pozas designadas como permanentes retuvieron el agua todo el año. Las pozas estacionales presentaron agua desde mediados de junio y hasta principios de marzo, es decir siete meses, excepto las pozas 6 y 9, la cuales tuvieron agua entre tres y cuatro meses. En

2006 éstas tuvieron de duración efímera, pero en los años restantes se comportaron como pozas de duración intermedia, según la clasificación de Tarr y Babbitt (2008).

Cuadro 1. Características sobresalientes de las pozas bajo estudio.

POZA (COORDENADAS DEL CENTROIDE)	HIDROPERIODO	ORIGEN Y USO
Poza 1 (-99.0142, 23.9067)	Estacional, intermedio	Artificial, recreativo
Poza 2 (-98.99997, 23.8932)	Estacional, intermedio	Natural, sin uso aparente
Poza 3 (-99.0220, 23.88765)	Permanente, largo	Artificial, recreativo y abrevadero de ganado
Poza 4 (-99.0203, 23.8950)	Permanente, largo	Artificial, recreativo
Poza 5 (-99.0210, 23.8951)	Permanente, largo	Natural, sin uso aparente
Poza 6 (-99.0343, 23.8988)	Estacional, corto a intermedio	Artificial, abandonada
Poza 7 (-99.0137, 23.8859)	Estacional, intermedio	Artificial, abandonada
Poza 8 (-99.0211, 23.8949)	Estacional, intermedio	Natural, sin uso aparente
Poza 9 (-99.0219, 23.8887)	Estacional, corto a intermedio	Natural, sin uso aparente

En términos generales, las pozas permanentes del área de estudio fueron de mayor tamaño y empleadas con fines recreativos o como abrevaderos de ganado. Las pozas 3 y 4 son artificiales, siendo las más grandes, la primera es empleada con fines recreativos y de abrevadero, la segunda es usada esporádicamente. La poza 5 es natural, no tiene uso aparente y es una de las pozas más pequeñas (Cuadro 1).

Las pozas estacionales tuvieron un tamaño mediano ó pequeño, las pozas 1, 2, 6 y 7 son medianas, las pozas 8 y 9 son pequeñas, únicamente las pozas 2 y 9 son de origen natural y las demás fueron construidas artificialmente como abrevaderos de ganado o fines recreativos. De ellas, únicamente la poza 1 mantiene su uso original, el resto se encuentran abandonadas (Cuadro 1).



Figura 5. Poza 3 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 6. Poza 3 en estiaje (marzo 2008)



Figura 7. Poza 4 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 8. Poza 4 en estiaje (marzo 2008).



Figura 9. Poza 5 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 10. Poza 5 en estiaje (marzo 2008).



Figura 11. Poza 1 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 12. Poza 2 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 13. Poza 6 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 14. Poza 7 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 15. Poza 8 en lluvias (septiembre 2008).



Figura 16. Poza 9 en lluvias (septiembre 2008).

METODOLOGÍA

Trabajo de campo

Se realizaron cuatro salidas de campo, dos en la temporada de estiaje, en los meses de enero y marzo de 2008 y dos en la temporada de lluvias, en julio y septiembre de 2008. Cada salida tuvo una duración de nueve días, periodo en el cual fueron visitadas todas las pozas. En cada una de ellas se obtuvieron datos de abundancia absoluta de adultos y renacuajos de *L. chiricahuensis* así como de las variables del hábitat locales y del paisaje consideradas predictores de la abundancia de la especie de interés.

Abundancia de L. chiricahuensis

Para evaluar la abundancia de la especie de interés, un equipo de dos personas caminó simultáneamente sobre el perímetro de cada poza contando los individuos adultos presentes a una distancia de 2 m a cada lado de la ribera. Los muestreos se realizaron durante el día (12:00 a 14:00) y en la noche (22:00 a 24:00), dado que las ranas mostraron mayor actividad en dichos horarios. Para cada sesión se realizaron tres muestreos, dando un total de seis conteos por poza.

Cabe señalar que inventarios previos de la herpetofauna de El Tecuán indicaron que la única especie de rana presente en las pozas del parque es *L. chiricahuensis*. Otras especies de anuros que se distribuyen en el área de estudio fueron *Anaxyrus mexicanus*, *Hyla arenicolor*, *H. eximia* y *Spea multiplicata*. Estas especies son de hábitos más terrestres que la especie de interés y únicamente se concentran en las pozas durante la temporada de reproducción (Campos-Rodríguez, datos no publicados).

Abundancia de renacuajos de L. chiricahuensis e índice de éxito reproductivo

De acuerdo con Van Horne (1983), la reproducción es el indicador más sensible de la calidad del hábitat para la vida silvestre. Por ello, en el presente trabajo se utilizó un índice del éxito reproductor propuesto por Knutson *et al.* (2004) que combina la abundancia de renacuajos con su persistencia en el hábitat, con base en la observación de puestas de huevos, renacuajos y juveniles de anfibios. Para estimar dicho índice se obtuvo la abundancia absoluta de renacuajos en cada poza mediante el empleo de redes tipo *dipnet*, con mango metálico, de 25X50 cm y una luz de malla de 2 mm (Shaffer *et. al*, 1994).

Las sesiones de dragado con la red *dipnet* se realizaron en puntos de muestreo situados a 40 m de distancia entre sí sobre la orilla de cada poza, de manera tal que las pozas de mayor tamaño tuvieran un mayor número de estaciones que las pozas más pequeñas. Cuando el número de estaciones de muestreo fue mayor se efectuaron cinco dragados por estación, con una duración de 2 min por dragado. En las pozas con menor número de estaciones, el muestreo siempre tuvo una duración de 20 a 30 minutos por poza.

Cabe resaltar que el empleo de redes tipo *dipnet* es bastante eficiente en situaciones donde la abundancia de renacuajos es baja (Jung *et al.* 2002), como ocurrió en el presente estudio. La abundancia de renacuajos fue expresada en las siguientes clases:

Clase 1: 1-10 individuos observados.

Clase 2: 11-99 individuos observados.

Clase 3: ≥ 100 individuos observado.

La escala del índice de Knutson *et al.* (2004) empleada fue la siguiente:

Alta: aplica para aquellas pozas donde la clase más abundante de estadios larvales o juveniles fue ≥ 2 al menos en tres visitas.

Media: en pozas donde la clase más abundante de estadios larvales o juveniles fue ≤ 2 en dos visitas o menos ó juveniles = 1 en al menos tres visitas ó cuando las masas de huevos fueron detectadas.

Baja: en pozas que no cumplieron los criterios mencionados.

La aplicación del índice de Knutson *et al.* (2004) permitió separar aquellas pozas con mayor abundancia y permanencia de renacuajos de las pozas donde la abundancia y permanencia fue menor, por esta razón constituye una medida de la calidad del hábitat *sensu* Hall *et al.* (1997), dado que este término ha sido definido como la habilidad del ambiente de proporcionar condiciones apropiadas para la sobrevivencia, reproducción y persistencia individual y de las poblaciones.

Se evaluaron 30 variables del hábitat considerando dos escalas de influencia: 1) 18 variables del hábitat local y 2) 12 variables del paisaje (Cuadro 2). El método empleado para cada caso se describe a continuación:

Variables del hábitat local

A continuación se efectúa un desglose metodológico de las técnicas empleadas en la obtención de las variables del hábitat que operan a una escala local consideradas en el presente estudio:

Densidad y cobertura arbórea.- Se evaluó la densidad y cobertura del estrato arbóreo mediante el empleo de cuadrantes de 10X10 m, situados cada 40 m siguiendo el perímetro de la poza y orientados paralelamente a la poza. La cobertura arbórea se calculó de acuerdo con la siguiente expresión (Gysel y Lyon, 1987):

$$\text{Cobertura} = \text{Densidad} \times A$$

$$A = d_1 \times d_2 \times 0.7854$$

Donde A = promedio del área de la copa, d_1 y d_2 son dos diámetros de la copa del árbol.

Cuadro 2. Variables incluidas en el presente estudio. Se indica el tipo de variable, unidades y las abreviaturas empleadas en los análisis estadísticos.

TIPO	VARIABLE	ABREVIATURA
Local: Fisicoquímicas	Temperatura del agua (°C)	TH20
	Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto	%O2
	Concentración de oxígeno disuelto (mg/l)	CONCO2
	Conductividad (mS/cm)	CND
Local: Morfométricas	Potencial de Hidrógeno	PH
	Área de la poza (m ²)	AREA
	Perímetro de la poza (m)	PERIM
	Índice de Forma	FORMA
Local: Depredadores	Profundidad máxima (cm)	PROFUN
	Índice de abundancia absoluta de náyades de odonatos	ODONATA
	Índice de abundancia absoluta de náyades de odonatos potencialmente depredadoras	DEPRODONATA
	Índice de abundancia absoluta de hemípteros acuáticos	HEMIPTERA
	Índice de abundancia absoluta de hemípteros acuáticos potencialmente depredadoras	DEPRHEMIPTERA
	Índice de abundancia absoluta de peces (<i>Lepomis spp.</i> y <i>Carassius spp.</i>)	PECES
	Índice de abundancia absoluta de ajolotes (<i>Ambystoma spp.</i>)	AMBYSTOMA
Local: Vegetación	Índice de abundancia de culebras de agua (<i>Thamnophis spp.</i>)	THAMNOPHIS
	Densidad de árboles (individuos/m ²)	DENSARB
Paisaje: Aislamiento de pozas	Cobertura arbórea	COBARB
	Distancia a la poza más cercana en línea recta (m)	DLINPON
	Promedio de las distancias más cercanas en línea recta al resto de las pozas (m)	PROMDLINPON
	Distancia a la poza más cercana siguiendo el curso de los arroyos (m)	DSTREAM
	Promedio de las distancias a la pozas más cercanas siguiendo el curso de los arroyos (m)	PROMDSTREAM
	Superficie de pozas presentes en un radio de 100 m (m ²)	POZAS100M
	Superficie de pozas presentes en un radio de 250 m (m ²)	POZAS250M
	Superficie de pozas presentes en un radio de 500 m (m ²)	POZAS500M
	Superficie de pozas presentes en un radio de 1000 m (m ²)	POZAS 1000M
	Paisaje: Cobertura forestal	Cobertura forestal en un radio de 100 m (m ²)
Cobertura forestal en un radio de 250 m (m ²)		FOREST250M
Cobertura forestal en un radio de 500 m (m ²)		FOREST500M
Cobertura forestal en un radio de 1000 m (m ²)		FOREST 1000M

Variables fisicoquímicas del agua.- Fueron obtenidas a partir de muestras situadas en los primeros 30 cm de la columna del agua en estaciones localizadas entre 20 y 40 m, siguiendo la orilla de cada poza. El total de estaciones osciló entre 2 y 13, dependiendo del

perímetro de la poza. Las mediciones fueron realizadas *in situ* empleando un Conductímetro Hach y un Oxímetro YSI 85.

El valor promedio de cada variable fue empleado en los análisis estadísticos subsecuentes. Esta metodología ha sido empleada en estudios similares (Oertli *et al.* 2002; Beja y Alcazar, 2003; Mazerolle *et al.* 2005) efectuados con anuros y macroinvertebrados de bosques templados.

Índice de Abundancia absoluta de culebras de agua.- Fue determinada mediante encuentros visuales siguiendo la metodología descrita previamente para la abundancia de ranas, excepto por el hecho de que se contabilizaron únicamente los ejemplares presentes en la orilla o a dos metros hacia el interior de la poza. Cabe señalar que la técnica de encuentros visuales fue factible de emplear en el presente estudio debido a que las dos especies de culebras de agua, *Thamnophis cyrtopsis* y *T. eques* son de hábitos bastante conspicuos. Se decidió conjuntar los datos de abundancia correspondientes a las dos especies de culebras de agua presentes dentro del área de estudio.

Índice de abundancia de macroinvertebrados (hemípteros acuáticos y náyades de odonatos).- Los individuos de ambos grupos fueron colectados mediante el empleo de una red tipo *dipnet* de 20x50 cm con marco metálico y una luz de malla de 2 mm, a la cual se le colocó un recipiente de plástico de 1 L.

Los hemípteros acuáticos y náyades de odonatos contabilizados fueron aquellos que quedaron atrapados de dicho recipiente (la unidad de muestreo fue 1 L). En cada poza, se establecieron estaciones de muestreo situadas a 40 m de distancia siguiendo la orilla de cada poza. En las pozas con mayor número de estaciones de muestreo se efectuaron cinco dragados por estación, en tanto que en las pozas con menor número de estaciones el muestreo siempre tuvo una duración de 25 minutos.

Cabe señalar que los hemípteros acuáticos y las náyades de odonatos fueron clasificados en dos grupos, de acuerdo con el suborden o familia al que pertenecían y su longitud total (medida del margen anterior del labrum al ápice de los apéndices caudales, en el caso de las náyades de odonatos):

Hemípteros acuáticos potencialmente depredadores. Aquellos individuos pertenecientes a las familias Belostomatidae y Nepidae, las cuales agrupan a las chinches acuáticas y los escorpiones de agua. Los individuos de ambas familias tuvieron una longitud total superior 20 mm.

Hemípteros acuáticos. Aquellos individuos pertenecientes a las familias de patinadores Notonectidae y Peidae, cuya longitud total fue menor a 20 mm.

Náyades de odonatos potencialmente depredadores. Aquellos individuos pertenecientes al suborden Anisoptera, cuya longitud total promedio fue claramente mayor a la observada en las náyades de Zygoptera ($\mu = 38$ mm; SD = 6.8 mm).

Náyades de odonatos. Aquellos individuos del suborden Zygoptera cuya longitud total fue claramente menor a la observada en las náyades de Anisoptera ($\mu = 16.2$ mm; SD = 4.3 mm).

La identificación de los subórdenes de náyades de odonatos y familias de hemípteros acuáticos fue realizada empleando las claves taxonómicas contenidas en Merritt *et al.* (2008).

Índice de abundancia de ajolotes.- La abundancia de los ajolotes (*Ambystoma tigrinum*) fue evaluada mediante la combinación de las técnicas de encuentros visuales y el empleo de redes tipo *dipnet* de 20X50 cm y luz de malla de 2 mm. El muestreo con la

última técnica fue efectuado bajo las mismas condiciones que el muestreo dirigido a renacuajos de *L. chiricahuensis*, contabilizando todos los individuos atrapados en la red.

El conteo de ajolotes mediante encuentros visuales fue efectuado siguiendo la orilla de cada poza. En total, se realizaron dos conteos posteriores al empleo de la técnica de redes *dipnet* obteniendo un promedio del número de ejemplares observados. La abundancia absoluta consideró los ejemplares capturados con la red *dipnet* más el promedio de los ejemplares avistados por encuentros visuales. La técnica de conteo visual de ajolotes únicamente pudo utilizarse en algunas pozas (pozas 1, 2, 6 y 9) por cuestiones de turbidez del agua.

Índice de abundancia absoluta de peces.- La abundancia de las dos especies de peces presentes en las pozas, *Lepomis macrochirus* y *Carassius auratus*, fue obtenida también con las redes *dipnet* de 20X50 cm y luz de malla de 2 mm, siguiendo el mismo protocolo que para ajolotes y los renacuajos de *L. chiricahuensis*. La elevada turbidez del agua en algunas pozas tuvo como consecuencia que esta técnica fuese altamente eficiente en la captura de peces.

Morfometría de las pozas.- Las pozas fueron georreferenciadas en campo, obteniendo su perímetro y área en cada salida, empleando un GPS GARMIN60 y representados mediante formatos vectoriales (*shapefile*), mediante el programa *GPSTrackMarker*. Las áreas y perímetros fueron calculados en el GIS Arc View 3.2, empleando la extensión *Xtools*. La forma fue obtenida mediante el índice de Patton (1975) según la siguiente expresión:

Forma = $P/2\sqrt{\pi A}$, donde P es el perímetro y A es el área de la poza.

Variables del hábitat a escala de paisaje

La caracterización de variables del hábitat, a nivel paisaje, se efectuó mediante el empleo del GIS Arc View 3.2. Dichas variables fueron evaluadas a partir de coberturas vectoriales obtenidas a partir de cartas topográficas 1:50 000 u ortofotos 1:20,000 (claves F13A19C y F13A11C) distribuidas por INEGI.

Aislamiento entre pozas.- Las distancias más cercanas en línea recta fueron calculadas mediante el empleo de la extensión *Nearest Feature V. 3.8b*. Las distancias más cercanas siguiendo el curso de los arroyos fueron obtenidas a partir de las capas de hidrología superficial de la carta topográfica vectorizada F13A19 escala 1:50,000 de INEGI. En ambos casos, las distancias fueron calculadas a partir de la cobertura de pozas (formato *shapefile*), obtenida mediante el cartografiado de las pozas, realizado en cada salida de campo para obtener su morfometría.

La distancia a la poza más cercana siguiendo el cursos de los arroyos fue obtenida en virtud de que, *L. chiricahuensis* ha sido referida como una especie altamente dependiente a la presencia de cuerpos de agua (*U.S Fish and Wildlife Service, 2005*), cuya dispersión puede depender de la presencia de arroyos que actúen como corredores. Es una variable relativa al grado de aislamiento de las pozas.

Se obtuvieron *buffers* mediante la aplicación de la extensión *Geoprocessing* que abarcaron radios de 100, 250, 500 y 1000 m en relación con cada poza, las cuales han sido reportadas como las distancias de movimiento usuales en *L. chiricahuensis* (observación personal de R. Jennins; *U.S Fish and Wildlife Service, 2005*). Estos fueron creados a partir de la cobertura de pozas generada a partir del cartografiado en campo.

Se obtuvieron superficies de pozas en un radio de 100, 250, 500 y 1000 m en relación con cada poza. Para ello, se utilizó la cobertura de pozas generadas en cada una de las

salidas de campo y los *buffers* a un radio de 100, 250, 500 y 1000 m descritos con anterioridad. La cobertura de pozas fue manipulada mediante la extensión *Xtools* de Arc View 3.2, con la cual fue posible obtener la superficie de pozas.

Esta variable describe la disponibilidad de hábitat acuático (en este caso la superficie de las pozas) disponible y el grado de aislamiento de los individuos de *L. chiricahuensis* presentes en una poza en particular.

Cobertura forestal.- El cálculo de áreas forestales fue efectuado empleando las ortofotos F13A19C y F13A11C mediante el procesamiento de bandas y formatos raster (*grid*) con la extensión *Spatial Analysis* de Arc View 3.2. Las áreas forestales fueron calculadas empleando los *buffers* descritos previamente.

Análisis cuantitativo

La abundancia de *L. chiricahuensis* fue transformada a $\log A + 1$ con el objeto de normalizar los datos y evaluada con la Prueba de Shapiro-Wilk. Dicha evaluación se realizó antes y después de dicha transformación a efecto de verificar si cumplían con una distribución normal.

Se evaluaron posibles diferencias entre las medias de la abundancia de ranas considerando el efecto independiente entre pozas y la estacionalidad mediante un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. El efecto único del hidroperiodo fue evaluado mediante una ANOVA de una vía. En ambos casos se empleó un nivel de significancia de $P < 0.05$. Para detectar diferencias entre cada poza entre temporadas fue empleada una prueba de *t* para muestras dependientes.

Los análisis estadísticos correspondientes al efecto de los predictores del hábitat locales y del paisaje sobre la abundancia de *L. chiricahuensis* en la temporada de estiaje

fueron realizados empleando 27 variables: 11 locales y 16 del paisaje, ya que los predictores índice de abundancia de ajolotes, distancia a la poza más cercana siguiendo el curso de los arroyos y promedio de las distancias más cercanas al resto de pozas siguiendo el curso de los arroyos, se manifestaron únicamente en la temporada de lluvias.

Para lluvias se emplearon las 30 variables descritas previamente en el método (12 predictores locales y 18 del paisaje). En el análisis conjunto de estiaje y lluvias se emplearon 27 variables, excluyendo a los predictores presentes únicamente en lluvias.

Se realizó un Análisis de Componente Principales (ACP), empleando los valores promedio de cada una de las variables del hábitat obtenidos para cada poza. Para estandarizar y asegurar una distribución multivariada normal se transformaron los datos a $\log A + 1$.

Se emplearon tres componentes principales (CP) debido a que explicaban el mayor porcentaje de varianza de los datos y bajo la consideración de que la interpretación de más de tres CP es sumamente complicada. Las variables empleadas en la interpretación de cada CP fueron aquellas cuya carga fue superior a 0.6 o menor a -0.6, como es recomendado por McGarigal *et al.* (2000). Se empleó el Coeficiente de Correlación de Spearman, con nivel de significancia $P < 0.05$, para evaluar la colinearidad entre pares de las variables que integraron los distintos subconjuntos de variables del hábitat local (físicoquímicas, morfométricas, vegetación y depredadores) y variables del hábitat a escala de paisaje (aislamiento entre las pozas y cobertura forestal).

Aquellos pares de variables al interior de cada subgrupo (por ejemplo, variables locales físicoquímicas), con coeficiente de correlación significativos ($P < 0.05$), r mayor a 0.9, clara relación lineal y carentes de valores extremos fueron simplificadas, eligiéndose a

la variable lógicamente más consistente. El conjunto simplificado de variables locales y del paisaje fueron empleadas en los análisis posteriores.

Se emplearon modelos generales de cuadrados mínimos parciales (PLS), como método multivariado tendiente a identificar las variables que mejor describen el comportamiento de la covarianza de la abundancia de ranas adultas y las variables independientes. El PLS fue aplicado por separado a los datos obtenidos en estiaje, lluvias y los datos en conjunto de ambas temporadas (estiaje y lluvias).

El PLS es similar a las regresiones múltiples lineales. Tiene como propósito construir un modelo lineal, $Y=XB+E$, donde Y es una n observación por m matriz de covariables dependientes, X es una n observación por p matriz de variables predictivas, B es una p por m coeficiente de regresión y E es el “ruido” para el modelo, el cual tiene las mismas dimensiones que Y . Este modelo se obtiene a partir de los algoritmos NIPALS y SIMPLS (Geladi y Kowalsky, 1986).

El PLS produce puntuaciones de los factores como combinaciones lineales de las variables predictivas originales, cuya matriz de contribuciones refleja la estructura de covarianza entre las variables dependientes y las variables independientes. Dicho método es versátil, ya que es menos restrictivo que el análisis de discriminantes, análisis de regresión, análisis de componentes principales y análisis de correlaciones canónicas, especialmente en situaciones donde es necesario comparar juegos de variables o hay menos observaciones que variables predictivas.

Las variables independientes con las mayores contribuciones hacia la covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis* fueron seleccionadas en función del valor de la distancia euclidiana de sus contribuciones a los componentes 1 y 2 del PLS. Los predictores

seleccionados fueron aquéllos con distancia euclidiana igual o mayor a la mediana obtenida para todas las variables ingresadas.

Los resultados del PLS dependen del número de componentes seleccionados. Geladi y Kowalsky (1986) indican que se debe seleccionar los componentes necesarios para modelar la mayoría de la variabilidad existente entre la variable respuesta y los predictores, pero no incluir demasiados, porque cada nuevo componente introducido describe más variabilidad aleatoria e introducen “ruido” estadístico en exceso al modelo. Los componentes 1 y 2 fueron seleccionados en virtud de que explicaron un porcentaje elevado de la covarianza entre la abundancia de *L. chiricahuensis* y las variables independientes (59.93 al 90.75%).

El procedimiento anterior permitió disminuir el número de variables independientes empleadas en la construcción de los modelos descriptivos de la abundancia de *L. chiricahuensis*. Con escasas excepciones (el área de las pozas en la temporada de estiaje y la temperatura del agua en lluvias), los predictores eliminados con este procedimiento no tuvieron ningún efecto sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*. Lo anterior fue comprobado mediante la inclusión de estas variables en modelos de regresión lineal y modelos logísticos preliminares.

Una vez seleccionadas las variables locales y del paisaje con mayor contribución a la covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis*, se procedió a construir modelos explicativos empleando modelos lineales de regresión general (GRM) y modelos lineares/no lineales generalizados (GLZ). Ambos tipos de modelos fueron seleccionados debido a que el análisis de las gráficas individuales de la relación entre la abundancia de ranas a las variables locales y del paisaje indicó que algunas de variables incluidas

presentaban una posible relación lineal, en tanto que otras aparentaban tener una relación logarítmica.

En ambos tipos de modelos se emplearon regresiones con covarianza para evaluar el efecto del hidropериодо y la temporada como variables categóricas que influyen sobre las variables continuas correspondientes al hábitat local y del paisaje.

Los modelos de regresión general fueron construidos mediante la técnica de mejores subconjuntos empleando R^2 para evaluar el ajuste global del modelo y la Cp de Mallows para seleccionar el mejor modelo. Se efectuó un análisis de los residuales a efecto de evaluar el cumplimiento de los supuestos de la regresión múltiple lineal. En algunos casos fue necesario excluir a valores extremos de la construcción del modelo, los cuales fueron identificados antes de su exclusión.

Los modelos lineares generalizados ofrecen ventajas sobre los modelos generales de regresión. Entre ellas destaca la posibilidad de incluir variables dependientes con distribución no normal (Binomial, Polinomial, Gamma, Poisson etc.), así como variables independientes cuya relación es no lineal (logarítmica, exponencial, etc.). La abundancia de *L. chiricahuensis* fue evaluada mediante un modelo de regresión logística suponiendo que la variable de interés sigue una distribución de Poisson (Beja y Alcazar, 2003; Herrmann *et al.* 2005; McCullagh y Nelder, 1989), corrigiendo la sobredispersión de los datos (en caso de presentarse).

La construcción de los modelos de regresión logística fue realizada mediante la técnica de mejores subconjuntos empleando el Criterio de Información de Aikaike para seleccionar el mejor modelo y la prueba de Wald para la selección de variables significativas. El ajuste del modelo fue verificado mediante el radio de los estadísticos de

Desviación, Desviación escalada, Pearson Chi² y Pearson Chi² Escalada. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el Programa STATISTICA 8.0.

RESULTADOS

Abundancia de L. chiricahuensis en el Parque Ecológico El Tecuán

La abundancia promedio de *L. chiricahuensis* fue mayor en estiaje que en lluvias. En estiaje, la abundancia promedio fue de 7.77 ($SD = 18.91$) y en lluvias disminuyó a 2.72 ejemplares ($SD = 4.99$). La ANOVA mostró diferencias significativas ($F_8 = 4.194$, $P < 0.001$) en la abundancia de *L. chiricahuensis* entre las pozas bajo estudio. Se detectaron diferencias significantes considerando el efecto de la temporada ($F_1 = 9.42$, $P < 0.002$). Dicho análisis, también reveló diferencias significativas en la variable respuesta entre pozas con distinto hidroperiodo ($F_1 = 264.0$, $P < 0.001$).

Cuadro 3. Abundancia de ranas adultas de *L. chiricahuensis* en pozas permanentes y estacionales del Parque Ecológico El Tecuán. Se indican los resultados de la prueba de *t* para muestras dependientes.

Poza	Hidroperiodo	Estiaje		Lluvias		T	Df	P
		μ	SD	μ	SD			
Poza 1	Estacional	1.00	1.04	0.92	1.19	0.35	11.00	0.73
Poza 2	Estacional	0.00	0.00	1.31	1.55	-2.77	11.00	0.02
Poza 3	Permanente	41.58	29.61	7.31	7.23	11.10	11.00	<0.00
Poza 4	Permanente	3.75	1.22	8.85	7.60	1.60	11.00	0.14
Poza 5	Permanente	23.33	7.99	2.42	1.24	16.38	11.00	<0.00
Poza 6	Estacional	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	11.00	1.00
Poza 7	Estacional	0.00	0.00	0.46	0.52	-3.93	11.00	<0.00
Poza 8	Estacional	0.25	0.45	1.38	2.02	-3.63	11.00	<0.00
Poza 9	Estacional	0.00	0.00	0.46	0.52	-2.80	11.00	0.02

Las pozas permanentes tuvieron la mayor abundancia de *L. chiricahuensis*, la cual fue significativamente diferente a la abundancia en pozas estacionales. La abundancia promedio en las pozas permanentes 3 y 5 durante estiaje fue notoriamente mayor que en las pozas estacionales (Figura 17).

El promedio de *L. chiricahuensis* durante el estiaje en la poza 3 fue de 41.58 individuos y en lluvias disminuyó a 7.3 individuos. En la poza 5, el promedio de ranas en estiaje fue de 23.33 individuos y en lluvias de 2.42. En las pozas estacionales 2, 7 y 9 se detectaron ranas en la temporada de lluvias, lo cual fue significativo, ya que estas pozas permanecieron secas durante el estiaje (Cuadro 3 y Figura 17).

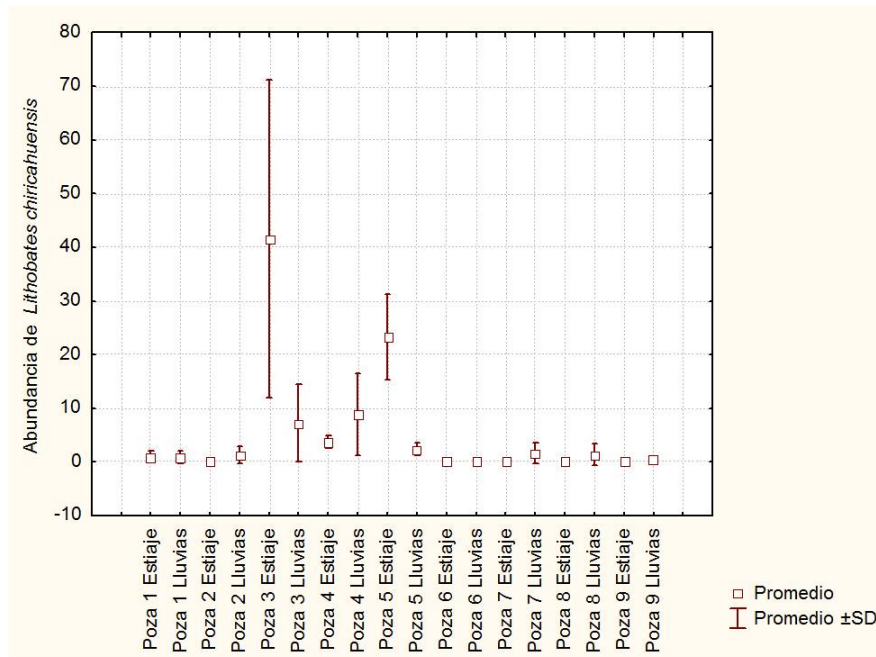


Figura 17. Promedio y desviación estándar de las abundancia de *L. chiricahuensis* en las pozas del Parque Ecológico El Tecuán en las temporadas de estiaje y lluvias.

Éxito reproductivo de L. chiricahuensis

El éxito reproductivo de *L. chiricahuensis*, de acuerdo con el Índice de Knutson *et al.* (2004), fue nulo a medio en las diferentes pozas bajo estudio. Las pozas permanentes presentaron éxito reproductivo, el cual fue ausente en pozas estacionales.

En la poza 3 el éxito reproductivo fue medio y en las pozas 4 y 5 fue bajo. En las pozas estacionales no se detectaron renacuajos en ningún muestreo, siendo su éxito reproductivo nulo (Cuadro 4).

Cuadro 4. Éxito reproductivo de *L. chiricahuensis* en las pozas del Parque El Tecuán. La clase I corresponde a un intervalo de abundancia entre 1 a 10 renacuajos. La asignación de la escala del éxito reproductivo consideró los datos de cuatro muestreos.

Poza	Hidroperiodo	Clase de abundancia	Escala del éxito reproductivo
1	Estacional	Sin renacuajos	Nulo
2	Estacional	Sin renacuajos	Nulo
3	Permanente	I	Medio
4	Permanente	I	Bajo
5	Permanente	I	Bajo
6	Estacional, corto	Sin renacuajos	Nulo
7	Estacional	Sin renacuajos	Nulo
8	Estacional	Sin renacuajos	Nulo
9	Estacional	Sin renacuajos	Nulo

Gradientes en el habitat local y del paisaje en las pozas del Parque Ecológico El Tecuán

Análisis de componentes principales (ACP) con datos de ambas temporadas (estiaje y lluvias)

De acuerdo con el ACP realizado con las variables locales y del paisaje de las temporadas de estiaje y lluvias: el primer componente principal (CP1) explicó 38.26% de la varianza observada, el segundo componente (CP2) un 30.60% y el tercer componente (CP3) un 12.24% (Cuadro 5).

Las variables locales más correlacionadas con el CP1 fueron el área y perímetro de las pozas, índice de abundancia de ajolotes y de culebras de agua y la cobertura arbórea (Cuadro 5).

Las variables del paisaje con mayor carga en relación al CP1 fueron las superficies de pozas presentes en un radio de 100, 250, 500 y 1000 m, la distancia en línea recta a la poza más cercana, la distancia a la poza más cercana siguiendo el curso de los arroyos, el promedio de las distancias más cercanas en línea recta al resto de pozas y el promedio de la distancias más cercanas al resto de pozas siguiendo el curso de los arroyos (Cuadro 5).

El CP2 tuvo fuertes correlaciones con las variables locales concentración de oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, perímetro, profundidad y forma de las pozas e índice de abundancia de peces, hemípteros acuáticos y hemípteros acuáticos potencialmente depredadores. Las variables del paisaje con mayor carga en relación con el CP2 fueron las coberturas forestales a un radio de 100, 250, 500 y 1000 m en relación con cada poza (Cuadro 5).

El CP3 tuvo correlaciones elevadas con las variables locales pH y abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores. En cuanto a los predictores del paisaje, únicamente la cobertura forestal en un radio de 1000 m tuvo una carga elevada con dicho componente (Cuadro 5).

En el CP1 fue posible identificar un gradiente ambiental relacionado con el grado de aislamiento de las pozas. Hacia la izquierda del CP1 se detecto el grupo integrado por las pozas 5, 8 y 9 distinguible por presentar una poza muy cercana a ellas. Estas pozas presentaron las menores distancias en línea recta a las pozas más cercanas (4.42-7.15 m) y la menor distancia entre pozas siguiendo el curso de los arroyos (15.75-16.54 m) (Figura 18).

Cuadro 5. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables del hábitat locales y del paisaje de las pozas obtenidas para ambas temporadas (estiaje y lluvias).

Temporada de Lluvias	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	11.48	9.18	3.67
% de Varianza explicada	38.26	30.60	12.24
Porcentaje acumulado	38.26	68.86	81.10
Variables	CP 1	CP 2	CP 3
TH2O	0.51	0.20	0.65
PH	-0.54	0.33	-0.11
CND	-0.20	0.34	0.18
CONCO2	-0.25	0.71	-0.41
%O2	-0.13	0.77	-0.21
ÁREA	0.80	0.53	-0.03
PERIM	0.74	0.62	-0.04
PROFUN	0.41	0.83	0.02
FORMA	-0.30	0.78	-0.29
ODONATA	0.33	0.74	0.24
DEPRDONATA	0.52	0.34	-0.74
HEMIPTERA	0.56	0.67	-0.21
DEPRHEMIPTERA	0.18	0.61	0.05
PECES	0.01	0.83	-0.29
AMBYSTOMA	0.82	-0.02	-0.36
THAMNOPHIS	0.82	0.46	-0.20
DENSARB	0.53	0.54	-0.51
COBARB	0.62	0.43	0.48
DLINPOND	0.95	-0.12	0.11
DSTREAM	0.83	-0.49	0.24
PROMDLINPON	0.82	-0.10	0.47
PROMDSTREAM	0.83	-0.21	-0.24
FOREST100M	0.17	0.93	0.18
FOREST250M	-0.40	0.80	0.43
FOREST500M	-0.46	0.68	0.56
FOREST1000M	-0.36	0.63	0.66
POZAS100M	-0.93	0.20	-0.22
POZAS250M	-0.93	0.19	-0.22
POZAS500M	-0.91	0.24	-0.22
POZAS1000M	-0.75	0.43	0.19

Las pozas 1 y 2 fueron las más alejadas y se situaron al extremo derecho del CP1. Ambas presentaron la mayor distancia en línea recta respecto a las pozas más cercanas (1,507.32-1,547.82 m) y la mayor distancia respecto a otras pozas siguiendo el curso de los arroyos (950.51-1,154 m). El resto de pozas presentaron valores intermedios y se localizaron en las inmediaciones del origen formado por los CP1 y CP2 (Figura 18).

El gradiente de aislamiento del PC1 también guardó relación con la superficie disponible de hábitat acuático cercano a las pozas. Las pozas 5, 8 y 9 presentaron la mayor superficie de pozas en los radios de 100 m (5,931.33-6,664.61 m²), 250 m (6,155.52-10,837.95 m²), 500 m (8,509.03-12,521.11 m²) y 1000 m (21,068.08-27,583.50 m²). Por el contrario, las pozas 1 y 2 carecieron de superficie de pozas en los radios indicados (Figura 18).

Fue posible identificar grupos de pozas en el CP1 en función del índice de abundancia de ajolotes y la cobertura arbórea. Con excepción de la poza 6, aquellas pozas situadas a la derecha del origen del CP1 (pozas 1, 2, 3, y 7) presentaron ajolotes y una mayor cobertura arbórea (valores 2.50-4.07). Las pozas situadas a la izquierda carecieron de ajolotes y tuvieron la menor cobertura forestal (0.00-0.11) (Figura 18).

En el PC2 se identificó un ligero gradiente ambiental relacionado con la morfometría de las pozas. Por encima del origen del PC2 se localizaron las pozas 3, 4 y 7 cuyo perímetro (201.78-568.67 m) y profundidad (99.67-193.75 m) fueron mayores. Estas pozas tuvieron una forma irregular (1.31-1.49). Con excepción de la poza 2, debajo del origen se ubicaron las pozas con menor perímetro (54.88-193.21 m) y profundidad máxima (30.83-67.50 m). Dichas pozas tuvieron una forma más regular (1.16-1.30) (Figura 18).

Otro gradiente relativamente evidente en el PC2 se relacionó con la concentración de oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, los cuales fueron mayores en las pozas situadas por encima del origen del CP2. Las pozas 3, 4 y 5 presentaron una concentración de 4.04 a 4.83 mg/l y 53.09 a 57.95% de saturación de oxígeno disuelto. Con excepción de la poza 7, los valores de ambas variables fueron menores en las pozas situadas por debajo del origen (Figura 18).

Las pozas 3 y 4 localizadas por encima del origen del CP2 tuvieron el mayor índice de abundancia de peces (15-95 individuos). Al contrario, las pozas 5 y 7 así como aquellas situadas por debajo del origen tuvieron un menor índice de abundancia o no presentaron peces (Figura 18).

Finalmente, el PC2 permitió distinguir un leve gradiente relacionado con la cobertura forestal en un radio de 100, 500 y 1000 m en relación con cada poza. Las pozas 3, 4 y 7 tuvieron una tendencia a presentar mayores coberturas forestales que las pozas restantes (Figura 18).

En el PC3 fue posible identificar un ligero gradiente en la concentración de oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto. Las pozas 2, 6, 7 y 9 tuvieron los valores más bajos en ambas variables (3.32 a 3.89 mg/l y 35.77 a 47.13%), se localizaron hacia arriba del origen del PC3 y las pozas con los valores más altos se ubicaron por debajo del origen (pozas 3, 4 y 5) (Figura 19).

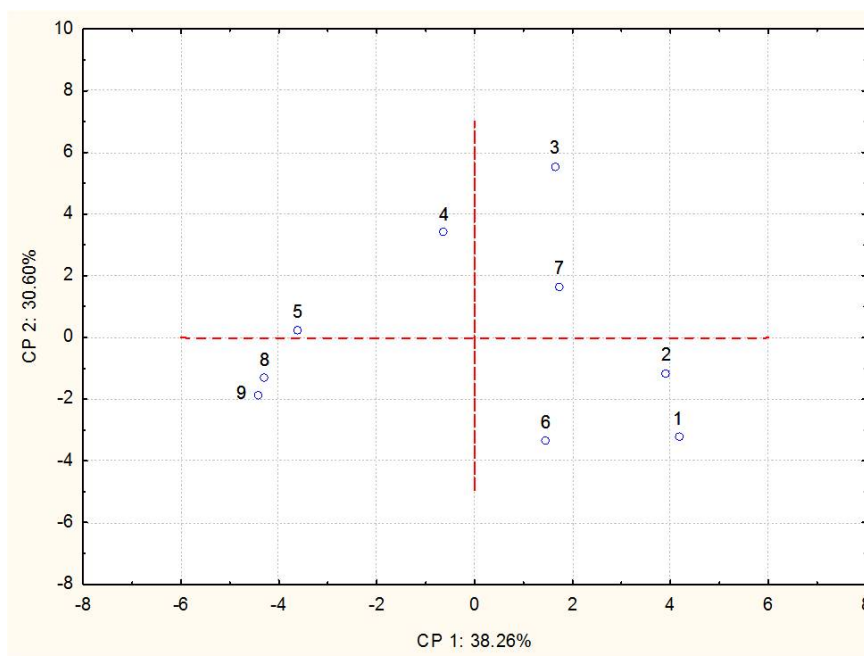


Figura 18. Agrupamiento de las pozas en ambas temporadas (estiaje y lluvias) en los CP1 y CP2 del Análisis de Componentes Principales. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.

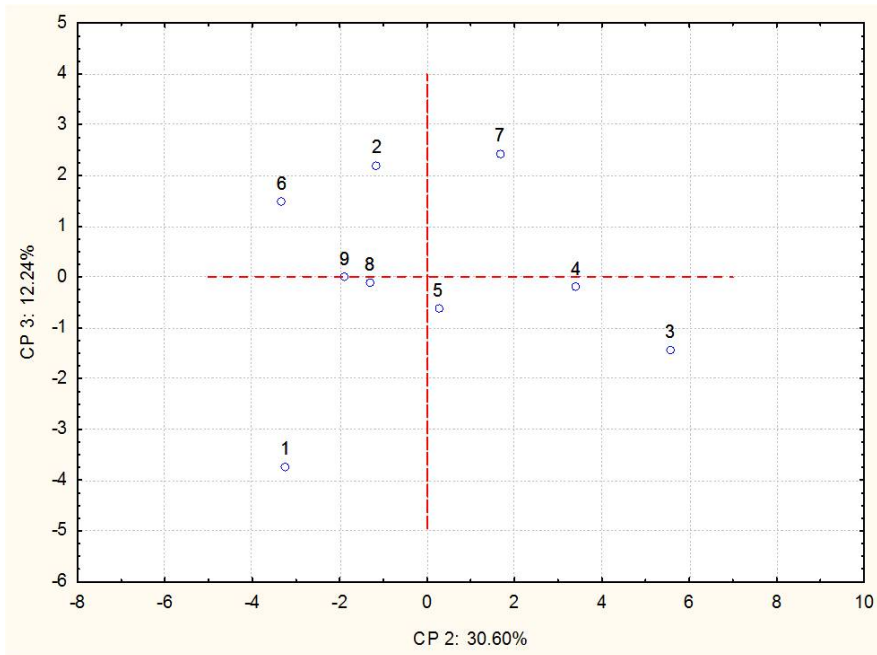


Figura 19. Agrupamiento de las pozas en ambas temporadas (estiaje y lluvias) en los CP2 y CP3 del Análisis de Componentes Principales. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.

Se detectó una ligera división entre las pozas con presencia de náyades de odonatos potencialmente depredadores (pozas 1, 3 y 4) situadas por debajo del origen del CP3 y las pozas que carecen de ellos, localizadas por encima del origen (Figura 19). Una excepción a dicha división fue la poza 6.

Colinearidad entre las variables locales y del paisaje del hábitat en ambas temporadas (estiaje y lluvias)

Para ambas temporadas, se detectó que los predictores locales porcentaje de oxígeno disuelto y concentración de oxígeno disuelto fueron altamente colineales ($r = 0.97$, $P = <0.05$) al igual que el área y el perímetro de las pozas ($r = 0.98$, $P = <0.05$).

En cuanto a variables del paisaje, los pares más correlacionados fueron la superficie forestal a un radio de 250 y 500 m ($r = 0.94$, $P = <0.05$), la superficie de pozas en un radio de 100 y 250 m ($r = 0.99$, $P = <0.05$), la superficie de pozas en un radio de 100 y 500 m ($r =$

= 0.99, $P = <0.05$) y la superficie de pozas a un radio de 250 y 500 m en relación con cada poza ($r = 0.99$, $P = <0.05$).

Para análisis estadísticos posteriores fueron seleccionadas las variables concentración de oxígeno disuelto, área, superficie forestal a un radio de 250 m y la superficie de pozas a un radio de 250 m.

Análisis de componentes principales (ACP) con datos de la temporada de estiaje

El primer componente principal (CP1) explicó el 35.88% de la varianza observada, el segundo componente (CP2) describió un 31.96% y el tercer componente (CP3) el 17.91%. Los tres primeros componentes describieron en conjunto el 85.74% de la varianza observada (Cuadro 6).

Los predictores locales más correlacionados con el CP1 fueron la temperatura del agua, el área, perímetro, profundidad y forma de las pozas, la abundancia de peces y culebras de agua y la cobertura forestal. En cuanto a las variables del hábitat a escala del paisaje, las mayores correlaciones fueron con la cobertura forestal a 100, 250, 500 y 1000 m, superficie de pozas en un radio de 100, 250, 500 y 1000 m (Cuadro 6).

En cuanto al CP2, las variables locales del hábitat más correlacionadas fueron la concentración de oxígeno disuelto, el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, el índice de abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores y de abundancia de hemípteros acuáticos. Los predictores a escala paisaje con mayores cargas fueron la distancia en línea recta a la poza más cercana, la cobertura forestal en un radio de 250, 500 y 1000 m y la superficie de pozas en un radio de 100, 250, 500 y 1000 m (Cuadro 6).

El CP3 tuvo las correlaciones más altas con las variables locales conductividad, abundancia de náyades de odonatos y hemípteros acuáticos. No hubo predictores del paisaje correlacionados con dicho componente (Cuadro 6).

Cuadro 6. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables del hábitat locales y del paisaje de las pozas obtenidas en la temporada de estiaje.

Temporada de Estiaje	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	9.68	8.63	4.83
% de Varianza explicada	35.88	31.96	17.91
Porcentaje acumulado	35.88	67.84	85.7483
Variables	CP1	CP2	CP3
TH2O	-0.64	0.57	0.51
PH	-0.20	-0.05	0.54
CND	0.20	0.23	0.77
CONCO2	-0.29	-0.79	0.41
%O2	-0.39	-0.63	0.56
ÁREA	-0.98	-0.12	-0.14
PERIM	-0.98	-0.11	-0.16
PROFUN	-0.94	0.23	0.12
FORMA	-0.71	0.03	-0.30
ODONATA	-0.41	-0.08	-0.88
DEPRDONATA	-0.19	-0.85	-0.47
HEMIPTERA	-0.01	-0.63	-0.73
DEPRHEMIPTERA	-0.40	0.22	-0.36
PECES	-0.87	-0.11	-0.47
THAMNOPHIS	-0.68	-0.01	-0.46
DENSARB	-0.53	-0.67	-0.28
COBARB	-0.87	-0.22	0.36
DLINPOND	-0.09	-0.87	0.38
PROMDLINPON	-0.48	-0.57	0.13
FOREST100M	-0.94	0.26	0.01
FOREST250M	-0.72	0.69	0.06
FOREST500M	-0.66	0.72	0.20
FOREST1000M	-0.67	0.68	0.29
POZAS100M	0.32	0.84	-0.38
POZAS250M	0.32	0.84	-0.38
POZAS500M	0.32	0.84	-0.38
POZAS1000M	-0.47	0.86	0.18

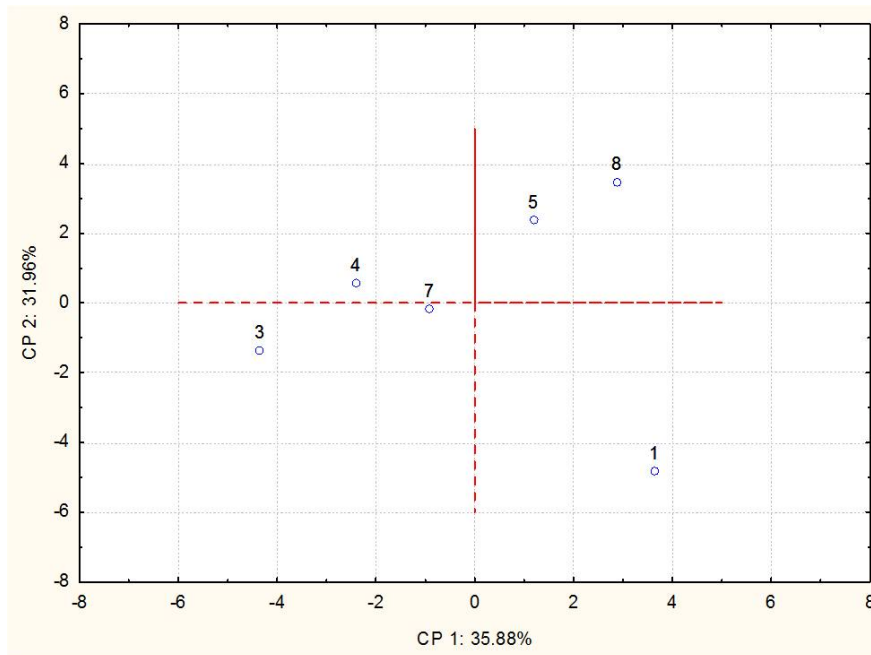


Figura 20. Agrupamiento de las pozas en la temporada de estiaje en el CP1 y CP2, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.

El arreglo de las pozas en el CP1 obedece a un gradiente relacionado con el tamaño de la poza (área, perímetro y profundidad máxima). Las pozas 3, 4 y 7 se localizaron a la izquierda del origen del CP1 y fueron las pozas con el área (620.37-8415.18 m²), perímetro (100.84-454.03 m) y profundidad máxima (105-162.5 cm) mayores. Las pozas 1, 5 y 8 se ubicaron a la derecha del CP1 y tuvieron el área (96.63-233-94 m²), perímetro (31.24-71-36 m) y profundidad máxima (15-42.5 cm) menores.

Se detectó un gradiente relativo a la temperatura del agua muy similar en comportamiento al gradiente del tamaño de las pozas, donde las pozas situadas a la izquierda del CP1 presentaron mayor temperatura (Figura 20). Las pozas 3, 4 y 7 tuvieron una temperatura del agua promedio comprendida entre 12.19 y 15 °C, mientras que en las pozas 1, 5 y 8 fue de 8 a 11.96 °C.

Otro gradiente evidente en el CP1 se relacionó con el área de cobertura forestal a 100, 250, 500 y 1000 m, ya que las pozas situadas a la izquierda del origen del CP1 tuvieron la

mayor cobertura forestal, en tanto que las pozas situadas a la derecha presentaron menor cobertura forestal. Para el grupo de pozas 3, 4 y 7 la cobertura forestal en un radio de 100 m, fue de 19,112.49-31,371.08 m², en un radio de 250 m de 123,160.24-156,363.93 m², a un radio de 500 m fue de 462,867.61-489,281.18 m² y en un radio de 1000 m, de 1,518 821.80-1,833 416.63 m². Las pozas 1, 5 y 8 tuvieron una cobertura forestal a un radio de 100 m de 5,406.78-11,556.89 m², en un radio de 250 m fue de 36,412.13-117,624.65 m², en un radio de 500 m, de 138,727.19- 421,178-24 m² y en un radio de 100 m, de 542,750.28-1,435966.52 m².

El ordenamiento de las pozas 3 y 4 en el CP1 fue influenciado por la abundancia de peces y culebras de agua, ya que fueron las dos pozas que con el mayor índice de abundancia de ambos tipos de organismos en el estiaje (Figura 20).

En el CP2 se identificó la existencia de un gradiente relacionado con el grado de aislamiento de las pozas. Las pozas situadas debajo del origen de este componente (pozas 1, 3 y 7) se encontraron a mayor distancia (663.71-2,037.82 m) en relación a la poza más cercana y no tuvieron pozas vecinas en un radio de 100, 250 y 500 m (Figura 20).

Aquellas pozas situadas por encima del CP2 (pozas 4, 5 y 8) mostraron una menor distancia en relación con la poza más cercana (8.24-11.82 m) y presentaron pozas adyacentes. El valor del predictor superficie de pozas en un radio de 100 m fue de 267.54-5,226.81 m² y en los radios de 250 y 500 m fue de 267.54-5,242.52 m² en ambos casos (Figura 20).

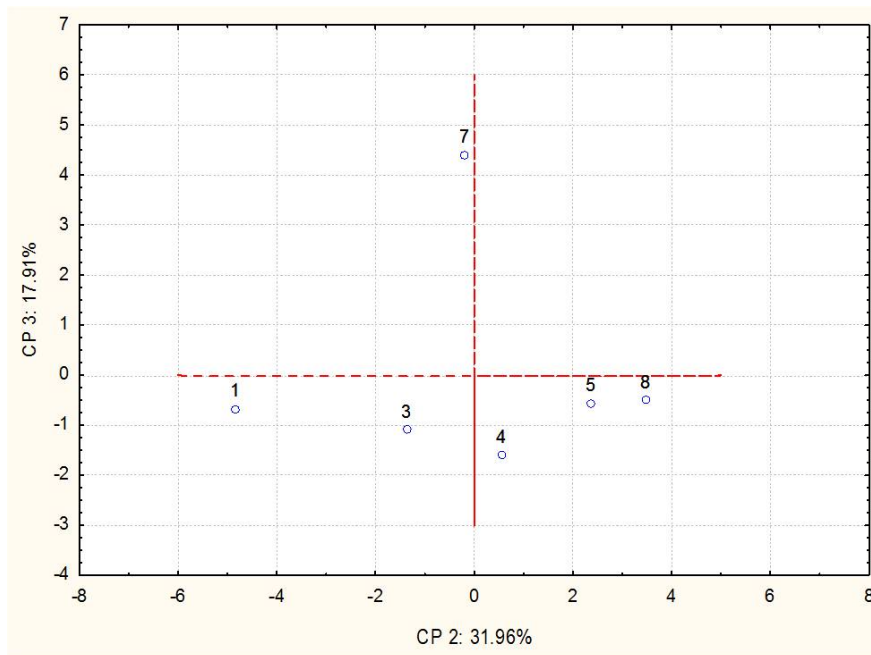


Figura 21. Agrupamiento de las pozas en la temporada de estiaje en el CP2 y CP3, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.

En el CP3 fue posible reconocer un tenue gradiente relacionado con el índice de la abundancia de hemípteros acuáticos y de abundancia de náyades de odonatos. Por debajo del origen formado por los CP2 y CP3 se localizaron las pozas 3, 4 y 5 cuyo índice de abundancia de odonatos fue mayor (26-138 individuos). Además, fue posible separar a la poza 7 como la única que en estiaje no presento hemípteros acuáticos y las pozas 1, 3 y 4 cuyo índice de abundancia de hemípteros fue mayor (5-13 individuos) (Figura 21).

Colinearidad entre las variables locales y del paisaje del hábitat durante la temporada de estiaje

Los pares de variables locales altamente colineales en la temporada de estiaje fueron el porcentaje de oxígeno disuelto ($r = 0.94$, $P < 0.05$), el perímetro y el área ($r = 1.00$, $P < 0.05$). En cuanto a los predictores del paisaje, las correlaciones más altas se detectaron entre las superficies de pozas a 100 y 250 m ($r = 1.00$, $P < 0.05$), las superficies de pozas a 500 y 1000 m ($r = 1.00$, $P < 0.05$), las superficies forestales a 100 y 250 m ($r = 1.00$, $P < 0.05$) y

la superficies forestales a 500 y 1000 m ($r = 1.00$, $P < 0.05$). De estos pares, fueron seleccionados la concentración de oxígeno disuelto, el área, las superficies de pozas a 250 y 1000 m así como las superficies forestales a 500 y 1000 m.

Análisis de componentes principales (ACP) con datos de la temporada de lluvias

En lluvias, el primer componente principal (CP1) explicó 37.96% de la varianza observada, el segundo componente (CP2) describió el 24.11% y el tercer componente (CP3) explicó el 11.96%. Los tres primeros componentes describieron en conjunto el 70.03% de la varianza observada (Cuadro 7).

En el CP1 se detectaron numerosas variables que definieron la estructura multidimensional de los datos. Los predictores locales más correlacionados fueron el pH, la conductividad, el área y perímetro de las pozas, los índices de abundancia de ajolotes, culebras de agua y náyades de odonatos potencialmente depredadores (Cuadro 7).

Las cargas de los predictores del hábitat a nivel paisaje en relación al CP1, generalmente fueron más altas que las correspondientes a una escala local. Las variables del paisaje con mayor correlación fueron las superficies de pozas presentes a un radio de 100, 250, 500 y 1000 m respecto de cada poza, la distancia a la poza más cercana en línea recta, la distancia a la poza más cercana siguiendo el curso de los arroyos, el promedio de la distancias en línea recta a las pozas más cercanas y el promedio de las distancias a la pozas más cercanas siguiendo el curso de los arroyos (Cuadro 7).

El CP2 tuvo fuertes correlaciones con el perímetro, la profundidad máxima y la forma de las pozas y el índice de abundancia de peces y de hemípteros acuáticos, todos ellos

predictores locales del hábitat. Las variables del paisaje con mayor carga hacia el CP2 fueron las coberturas forestales en un radio de 100, 500 y 1000 m (Cuadro 7).

El CP3 tuvo correlaciones elevadas únicamente con predictores del hábitat a escala local, específicamente con la concentración de oxígeno disuelto, el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto y la abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores (Cuadro 7).

En el CP1 fue posible distinguir un gradiente entre pozas relacionado con el aislamiento en relación con otras pozas, reflejado en los valores de los predictores superficie de pozas cercanas a 100, 250, 500 y 1000 m, distancia en línea recta a la poza más cercana, distancia a la poza más cercana siguiendo el curso de los arroyos, promedio de las distancias en línea recta a las pozas más cercanas y promedio de las distancias a la poza más cercana siguiendo el curso de los arroyos (Figura 22).

Al respecto, se detectaron dos grandes grupos de pozas en el PC1. El primer grupo fue integrado por las pozas 1, 2, 6 y 7. Todas ellas presentaron las mayores distancias en relación a las pozas más cercanas ya sea en línea recta (728.16-1,547.82 m) o siguiendo el curso de los arroyos (415.71-950.51 m) y ninguna tuvo alguna poza cercana en un radio de 100, 250 y 500 m. En el otro extremo del gradiente se detectó al grupo integrado por las pozas 3, 4, 5, 8 y 9, las cuales se encontraron muy cercanas a otras pozas en línea recta (3.38-8.19 m) o siguiendo el curso de los arroyos (16.54-23.23 m). Estas tuvieron una poza cercana a ellas en un radio de 100, 250 y 500 m (Figura 22).

De acuerdo con el CP1 las pozas 3 y 4 se comportaron de forma independiente (particularmente la poza 3). Ambas presentaron una poza muy cercana a ellas, pero a diferencia del grupo conformado por las pozas 5, 8 y 9, las pozas cercanas a ellas fueron las

de menor área, lo que les confiere un grado intermedio en cuanto a su grado de aislamiento (Figura 22).

Cuadro 7. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables del hábitat locales y del paisaje de las pozas obtenidas en la temporada de lluvias.

Temporada de Lluvias	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	11.39	7.23	4.83
% de Varianza explicada	37.96	24.11	17.91
Porcentaje acumulado	37.96	62.07	85.75
Variables	CP1	CP2	CP3
TH2O	0.14	0.39	-0.55
PH	-0.65	-0.20	-0.10
CND	-0.71	-0.17	0.26
CONCO2	-0.43	-0.24	-0.82
%O2	-0.20	-0.06	-0.96
ÁREA	0.71	0.57	-0.21
PERIM	0.67	0.66	-0.15
PROFUN	0.36	0.80	-0.10
FORMA	-0.23	0.74	0.36
ODONATA	0.56	0.16	-0.13
DEPRODONATA	0.60	0.01	0.78
HEMIPTERA	0.55	0.70	0.27
DEPRHEMIPTERA	0.46	0.25	0.27
PECES	-0.08	0.82	-0.13
AMBYSTOMA	0.82	-0.09	-0.27
THAMNOPHIS	0.76	0.46	0.15
DENSARB	0.52	0.59	0.16
COBARB	0.57	0.51	-0.13
DLINPOND	0.83	-0.44	-0.07
DSTREAM	0.82	-0.47	-0.04
PROMDLINPON	0.77	-0.34	-0.31
PROMDSTREAM	0.79	-0.39	-0.16
FOREST100M	0.11	0.89	-0.36
FOREST250M	-0.21	0.45	0.07
FOREST500M	-0.47	0.69	-0.22
FOREST1000M	-0.39	0.62	-0.29
POZAS100M	-0.92	0.20	0.04
POZAS250M	-0.92	0.18	0.03
POZAS500M	-0.92	0.22	-0.02
POZAS1000M	-0.72	0.50	0.31

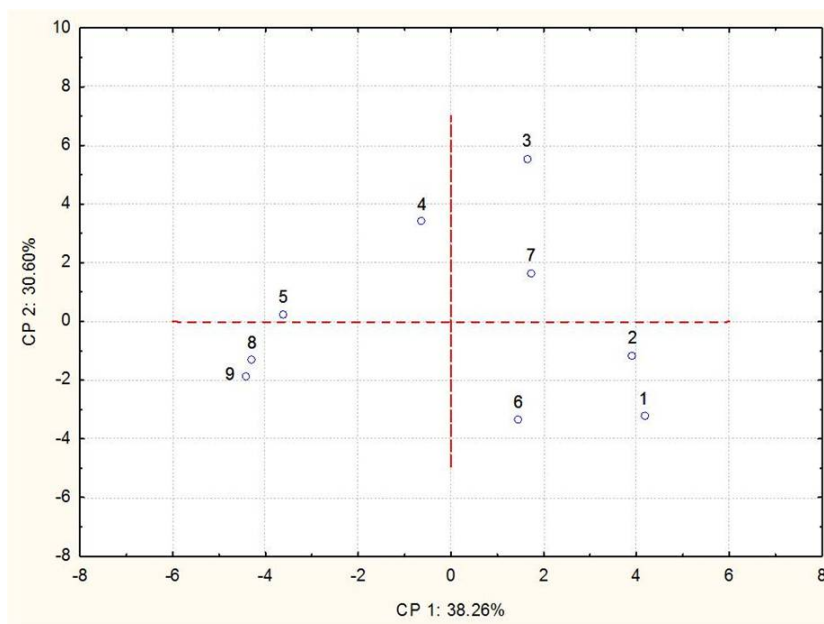


Figura 22. Agrupamiento de las pozas en la temporada de lluvias en el CP1 y CP2, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.

Otro gradiente determinado a partir del PC1 se relacionó con el índice de abundancia absoluta de ajolotes. Las pozas 1, 2, 6 y 7 presentaron ajolotes, a diferencia de las pozas 5, 8 y 9 que carecieron de ellos (Figura 22).

El CP2 permitió distinguir un gradiente relacionado con la cobertura forestal en un radio de 100, 250, 500 y 1000 m, en relación con cada poza. Las pozas 3, 4 y 7, situadas por encima del origen, presentaron mayores coberturas forestales en un radio de 100 m (24,829.24-46,218.73 m²), en un radio de 250 m (144,924.98-175,840.41 m²), un radio de 500 m (489,987.02-525,792.16 m²) y un radio de 1000 m (1,561 990.18-1,890 925.07 m²) que el resto de pozas situadas por debajo del origen de dicho componente (Figura 22).

A partir del CP2 se detectó que las pozas con mayor perímetro (252.25-683.32 m), mayor profundidad máxima (97-225 cm) y de forma irregular (1.45-1.59) se agruparon entre sí por encima del origen (pozas 3, 4 y 7). Las pozas 1, 2, 5, 6, 8 y 9 se localizaron por

debajo del origen del CP2, tuvieron menor perímetro (13.87-72.67 m), menor profundidad máxima (27.50-77.50 cm) y forma regular (1.16-1.54) (Figura 22).

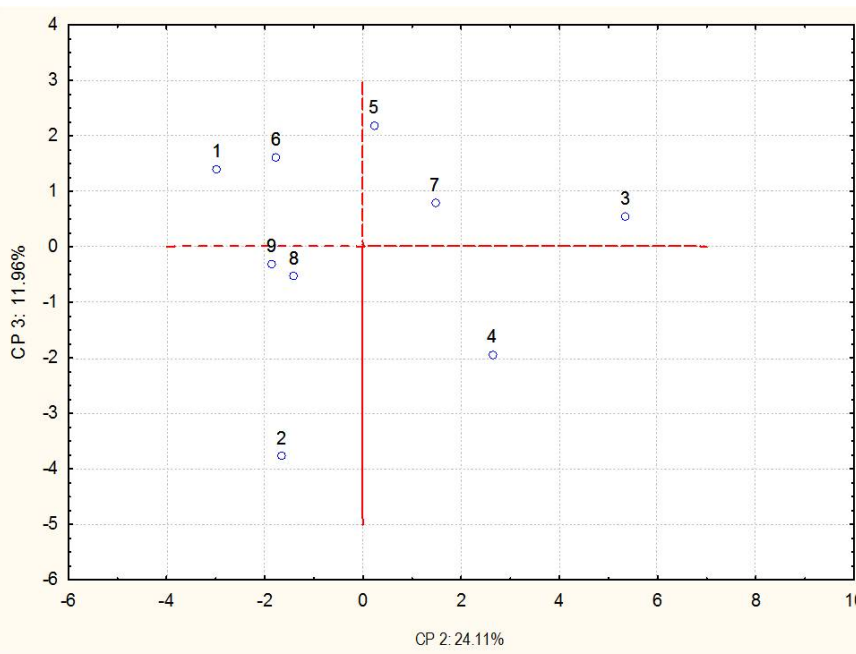


Figura 23. Agrupamiento de las pozas en la temporada de lluvias en el CP2 y CP3, de acuerdo con el ACP. Los números corresponden a las pozas bajo estudio.

El CP3 permitió identificar un gradiente en cuanto a la concentración de oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto. Las pozas 1, 3, 5, 6 y 7 presentaron los valores más bajos de ambas variables (3.32-3.41 mg/L y 35.77-37.92%) y se localizaron hacia arriba del origen de dicho componente. Por el contrario, las pozas 2, 4, 8 y 9 tuvieron los valores más altos (3.82-3.90 mg/L y 40.64-47.13%) ubicándose por debajo de dicho origen (Figura 23).

En el CP3 se detectó una división evidente entre las pozas que presentaron náyades de odonatos potencialmente depredadores, situadas por arriba del origen del CP3 y las pozas que carecieron de ellos, situadas por debajo del origen (Figura 23).

Colinearidad entre las variables locales y del paisaje del hábitat durante la temporada de lluvias

Como sucedió en la temporada de estiaje, las variables locales porcentaje de saturación y concentración de oxígeno disuelto fueron altamente colineales ($r = 1.00$, $P = <0.05$) igual que el área y el perímetro de las pozas ($r = 0.99$, $P = <0.05$). El par de predictores del paisaje más correlacionado fueron la superficie forestal en un radio de 500 y 1000 m, en relación con cada poza ($r = 0.95$, $P = <0.05$). Se seleccionaron el porcentaje de O_2 , el área y la superficie forestal a 1000 m para análisis estadísticos posteriores.

Efecto de las variables locales y del paisaje sobre la abundancia de L. chiricahuensis

Modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS) de la abundancia de L. chiricahuensis en ambas temporadas (estiaje y lluvias).

Cuando se conjuntaron los datos de las temporadas de estiaje y lluvias, los dos primeros componentes del PLS describieron un 59.93% de la covarianza existente, entre la abundancia de *L. chiricahuensis* y las variables del hábitat. El primer componente describió el 49.16% de esta covarianza y el segundo explicó un 10.77% (Figura 24).

La mediana de la distancia euclidiana, de las variables ingresadas al PLS, fue de 0.23. Las variables locales con mayor distancia euclidiana fueron, en orden descendente, el hidroperiodo, la temporada, el índice de abundancia de las náyades de odonatos potencialmente depredadores, náyades de odonatos, peces y hemípteros acuáticos potencialmente depredadores, la profundidad, densidad y cobertura arbórea, el área de las

pozas y el efecto conjunto del hidropериодо y la estacionalidad (Cuadro 8, Figura 25 y Figura 26).

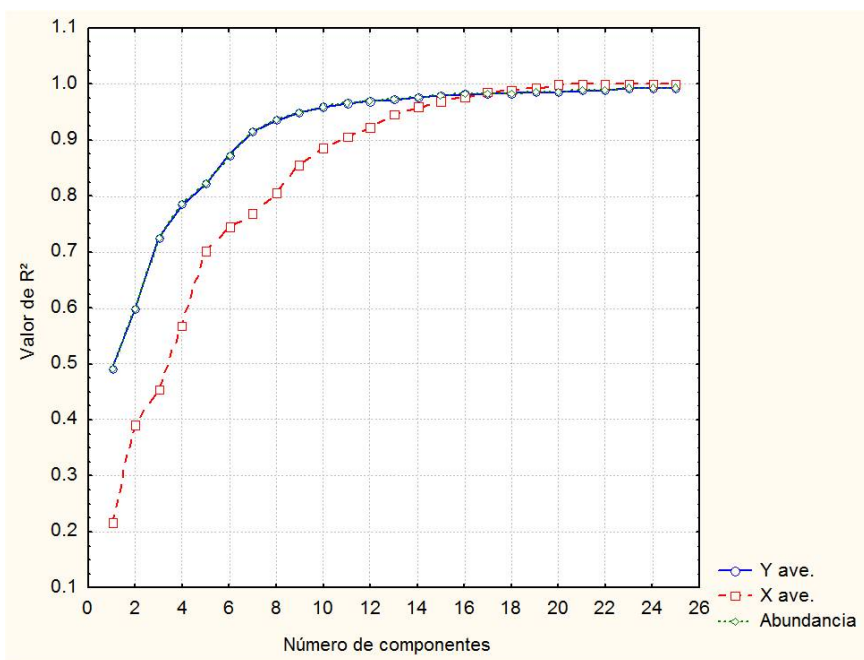


Figura 24. Covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis* en ambas temporadas (estiaje y lluvias) explicada por los componentes obtenidos mediante el PLS. Y ave es la contribución de cada componente a R^2 y X es la contribución de las variables independientes a R^2 .

Las variables del paisaje con mayor contribución a la covarianza de la abundancia de ranas fueron la cobertura forestal en un radio de 100 y 250 m en relación a las pozas (Cuadro 8, Figura 25 y Figura 26).

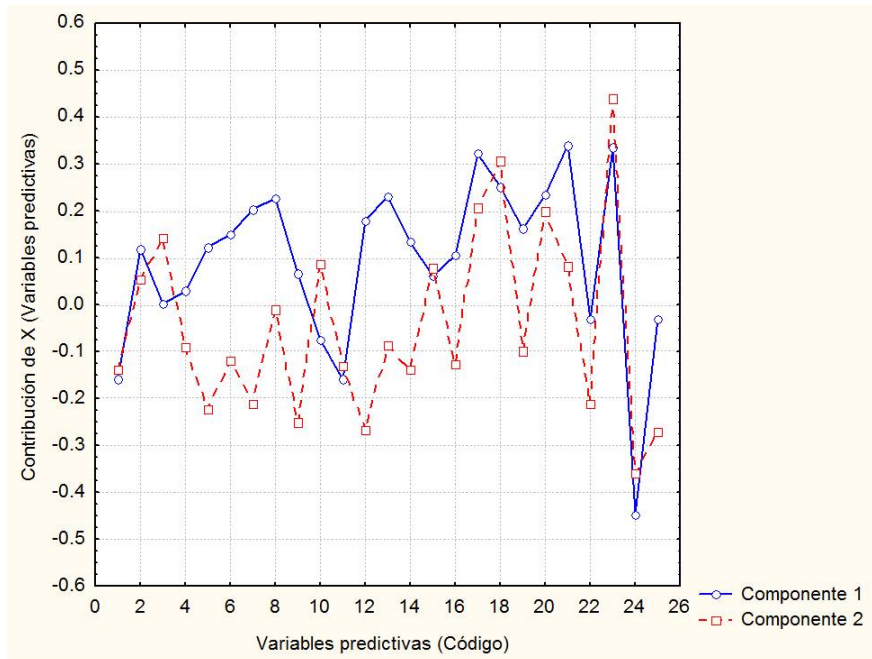


Figura 25. Contribución de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS para datos de ambas temporadas (estiaje y lluvias). El código empleado se indica en el Cuadro 8.

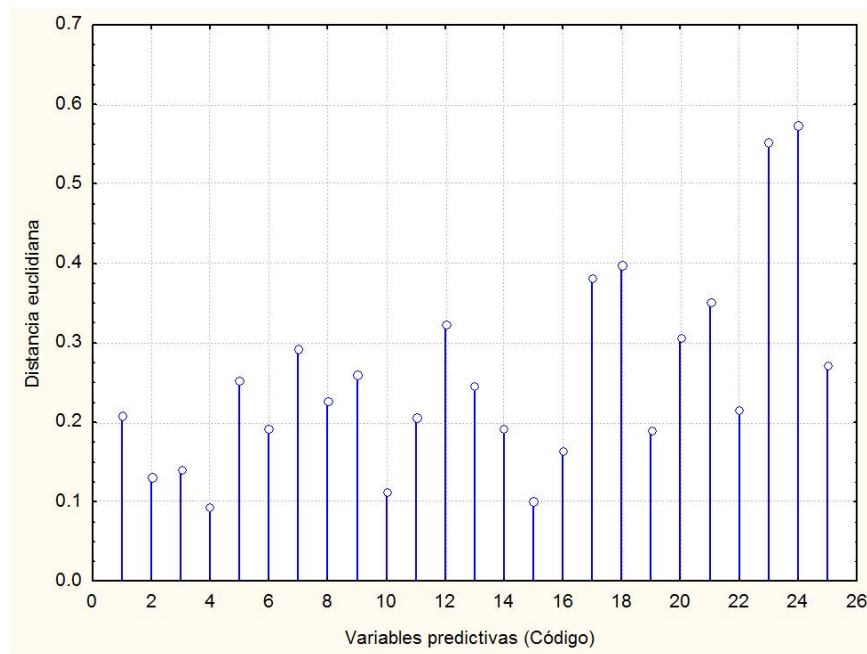


Figura 26. Distancias euclidianas de la contribución de las variables predictivas de ambas temporadas a la covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis*. El código empleado se indica en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Contribución, coeficiente de regresión y distancias euclidianas de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS, de la abundancia de *L. chiricahuensis* en ambas temporadas (estiaje y lluvias).

Código	Variable	Contribución CP1	Contribución CP2	Coeficiente de regresión	Distancias de las contribuciones de X
		49.16%	10.77%.		
1	TH20_LLUV	-0.16	-0.14	-0.24	0.21
2	%_02_LLUV	0.12	0.05	0.10	0.13
3	CND_LLUV	0.00	0.14	0.08	0.14
4	PH_LLUV	0.03	-0.09	-0.02	0.09
5	AREA	0.12	-0.22	0.00	0.21
6	FORMA	0.15	-0.12	0.37	0.25
7	PROFUN	0.20	-0.21	0.04	0.25
8	DENSIDARB	0.23	-0.01	0.25	0.23
9	COBERT	0.07	-0.25	-0.05	0.21
10	DLINPOND	-0.07	0.09	0.00	0.13
11	PROMDLIN	-0.16	-0.13	-0.33	0.20
12	FOREST100M	0.18	-0.27	0.01	0.29
13	FOREST250M	0.23	-0.09	0.16	0.24
14	FOREST1000M	0.13	-0.14	0.06	0.20
15	POZAS250M	0.06	0.08	0.01	0.20
16	POZAS1000M	0.11	-0.13	0.00	0.07
17	ODONATA	0.32	0.21	0.08	0.17
18	DEPRODONATA	0.25	0.31	0.20	0.40
19	HEMIPTERA	0.16	-0.10	0.03	0.42
20	DEPRHEMIPTERA	0.23	0.20	0.20	0.16
21	PECES	0.34	0.08	0.09	0.32
22	THAMNOPHIS	-0.03	-0.21	-0.11	0.35
23	EPOCA	0.33	0.44	0.10	0.19
24	HIDROPERIODO	-0.45	-0.36	-0.11	0.55
25	EPOCA*HIDROPERIODO	-0.03	-0.27	-0.03	0.55

Modelos generales de regresión lineal (GRM) de la abundancia de L. chiricahuensis en ambas temporadas

Considerando los datos conjuntos de las temporadas de estiaje y lluvias, el modelo de regresión general más robusto fue el de covarianza de depredadores que incluyó a los predictores índice de abundancia de náyades de odonatos, náyades de odonatos potencialmente depredadores, hemípteros acuáticos potencialmente depredadores y abundancia de peces, hidroperiodo y la temporada. Este modelo fue construido a partir de variables relacionadas con los depredadores presentes en las pozas bajo estudio.

Cuadro 9. Modelos de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* para las temporadas de estiaje y lluvias. Se indica el valor de R^2 , F y el valor de significancia *P*. Los modelos mostrados fueron depurados mediante la exclusión de valores extremos detectados mediante el análisis de residuales al modelo original.

TIPO DE MODELO	VARIABLES INCLUIDAS	R^2	F	<i>P</i>
Covarianza depredadores	ODONATA+ DEPRODONATA + DEPRHEMIPTERA + PECES + TEMPORADA+ HIDROPERIODO+ TEMPORADA*HIDROPERIODO	0.53	8.18	<0.001

El coeficiente de determinación múltiple ajustado (R^2) fue moderado y la relación de regresión fue significativa para el modelo obtenido (Cuadro 9). El análisis de residuales indicó que, en general, no existieron desviaciones importantes a los supuestos de regresión (covarianza constante, normalidad de los residuales e independencia) ni valores extremos aparentes (Figura 27 y Figura 28).

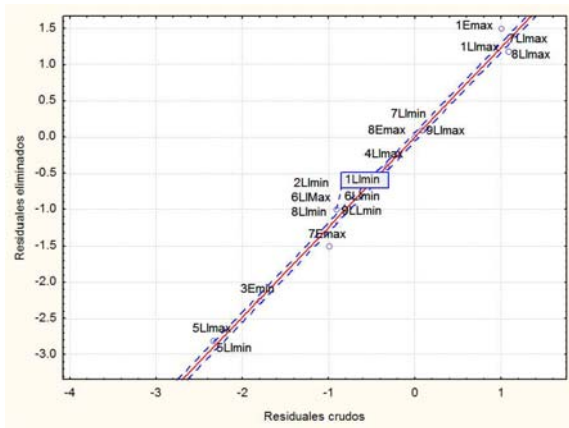


Figura 27. Residuales eliminados en función de los residuales crudos para el modelo de covarianza biótico para ambas temporadas (estiaje y lluvias).

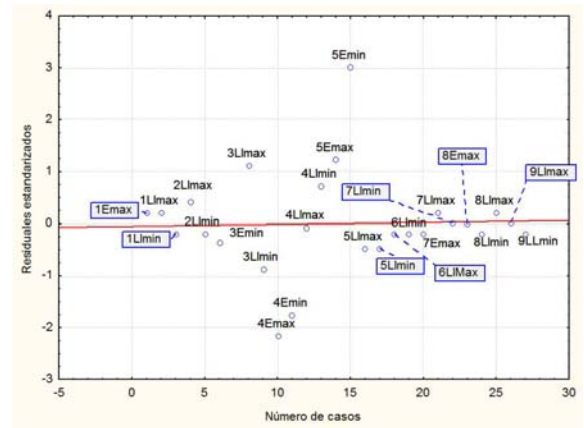


Figura 28. Residuales estandarizados en función del número de casos para el modelo de covarianza biótico para ambas temporadas (estiaje y lluvias).

El hidroperiodo y la temporada interactuaron entre sí de forma significativa. Fue posible detectar que la variable respuesta se encontró relacionada con la temporada de estiaje y las pozas estacionales. Los coeficientes de regresión indicaron que la abundancia de ranas guardó una relación positiva con el estiaje, una relación negativa con las pozas estacionales y una relación negativa con el efecto conjunto de las pozas estacionales y el estiaje (Cuadro 10 y Cuadro 11).

Cuadro 10. Mejor modelo de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* en las temporadas de estiaje y lluvias obtenidos mediante la técnica mejores subconjuntos.

MODELO	CP DE MALLOWS	VARIABLES INCLUIDAS
Covarianza Biótico	4.36	0.33(TEMPORADA) -0.60 (HIDROPERIODO) – 0.33 (TEMPORADA*HIDROPERIODO)

El hidroperiodo es un predictor local del hábitat. El modelo obtenido excluyó a las variables del hábitat relacionadas con el efecto de la depredación, por lo que la abundancia de *L. chiricahuensis* no se encontró significativamente relacionada con la abundancia de depredadores (Cuadro 11). Conjuntando ambas temporadas, las variables del hábitat a escala del paisaje no guardaron relación con la variable respuesta.

Cuadro 11. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo de covarianza biótico obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para ambas temporadas (estiaje y lluvias).

EFECTO	SS	D	MS	F	P
INTERACCIÓN	513.1947	1	513.1947	20.26799	<0.00
TEMPORADA (ESTIAJE)	116.43	1.00	116.43	4.60	0.04
HIDROPERIODO (ESTACIONAL)	335.72	1.00	335.72	13.26	0.00
TEMPORADA *HIDROPERIODO	112.40	1.00	112.40	4.44	0.05

La variable respuesta, en ambas temporadas, fue mayor en la temporada de estiaje y menor en pozas estacionales, por lo que se fortaleció la noción de que existieron cambios notables entre las temporadas de estiaje y lluvias. Las pozas estacionales en estiaje tuvieron una menor abundancia de *L. chiricahuensis* (Cuadro 10).

Modelos lineales generalizados (GLZ) de la abundancia de L. chiricahuensis en ambas temporadas.

El modelo logístico de covarianza local, tuvo el mejor ajuste en relación con la abundancia de *L. chiricahuensis*. El radio de los estadísticos de ajuste (desviación, desviación escalada, Pearson Chi² y Pearson Chi²) fue cercano a 1, una vez corregida la sobredispersión de datos mediante la prueba de Pearson Chi² (Cuadro 12).

Cuadro 12. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo de regresión logística local.

ESTADÍSTICO DE AJUSTE	GRADOS DE LIBERTAD (G1)	VALOR DEL ESTADÍSTICO (Stat)	Stat/G1
Desviación	14	19.13	1.37
Desviación escalada	14	14.93	1.07
Pearson Chi ²	14	17.94	1.28
Pearson Chi ² escalada	14	14.00	1.00

El modelo mencionado incluyó los predictores locales temperatura del agua, el área y profundidad de las pozas, la densidad y cobertura arbórea, el índice de abundancia de

náyades de odonatos, náyades de de odonatos potencialmente depredadores y peces, la temporada, el hidropериodo y el efecto conjunto de la temporada y el hidropериodo.

Con excepción de la temperatura del agua, el modelo logístico local incluyó a todas las variables detectadas por el PLS como las de mayor contribución a la covarianza entre los predictores y la variable respuesta.

Cuadro 13. Mejores modelos de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de *L. chiricahuensis* para ambas temporadas (estiaje y lluvias).

TIPO DE MODELO	VARIABLES INCLUIDAS											GRADOS DE LIBERTAD (Gl)	AIC	L. Radio - Chi ²	P	
Local	TH2O	AREA	PROFUND	DENSIDARB	COBERT	ODONATA	DEPRONATA	DEPRHEMPTERA	PCES	TEMPORADA	HIDROPERIODO	TEMPORADA*HIDROPERIODO	12	92.4618	381.6225	0.00

Todas las variables locales fueron incluidas en el modelo final, obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos. Este modelo tuvo el valor del criterio de información de Aikaike (AIC) fue el más bajo (Cuadro 13 y Cuadro 14). Por tanto, la varianza en la variable respuesta, para ambas temporadas, fue mejor descrita por variables locales del hábitat.

Cuadro 14. Variables incluidas en el modelo local de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de *L. chiricahuensis* para ambas temporadas (estiaje y lluvias). Se indica el valor del estadístico de Wald y los niveles de significancia.

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTÁNDAR	ESTADÍSTICO DE WALD	P
TH2O	0.15	0.04	11.63	0.0006

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTÁNDAR	ESTADÍSTICO DE WALD	P
AREA	0.00	0.00	8.00	0.0047
PROFUND	-0.02	0.01	8.00	0.0047
DENSIDARB	-4.22	1.27	10.98	0.0009
COBERT	-1.08	0.46	5.39	0.0203
ODONATA	-0.01	0.00	4.53	0.0333
DEPRODONATA	0.36	0.08	19.16	0.0000
DEPREHEMIPTERA	0.77	0.18	18.16	0.0000
PECES	0.02	0.00	24.86	0.0000
TEMPORADA (ESTIAJE)	0.97	0.37	6.66	0.0099
HIDROPERIODO (ESTACIONAL)	-0.97	0.27	12.65	0.0004
TEMPORADA*HIDROPERIODO	-0.91	0.28	10.29	0.0013

De acuerdo con el modelo obtenido, el comportamiento de la abundancia de *L. chiricahuensis* mantuvo una relación logística positiva con los predictores temperatura del agua, área de las pozas, índice de abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores, de abundancia de hemípteros acuáticos potencialmente depredadores y de peces y la temporada. La variable respuesta mostró una relación negativa con la profundidad, la densidad y cobertura arbórea, el índice de abundancia de náyades de odonatos así como el hidropériodo.

Considerando ambas temporadas, la variable respuesta fue descrita como más alta en pozas con mayor temperatura del agua y área. Las pozas con mayor abundancia de peces, náyades de odonatos y hemípteros acuáticos potencialmente depredadores presentaron mayor abundancia de *L. chiricahuensis*. En pozas estacionales o aquellas con mayor cobertura y densidad arbórea, el modelo describió una menor abundancia de la especie de interés.

La relación entre la abundancia de *L. chiricahuensis* y el predictor temporada fue diferente en los modelos finales obtenidos mediante regresión múltiple lineal y regresión

logística ya que el signo del coeficiente fue positivo en el primer caso y negativo en el segundo.

Modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS) de la abundancia de L. chiricahuensis en la temporada de estiaje

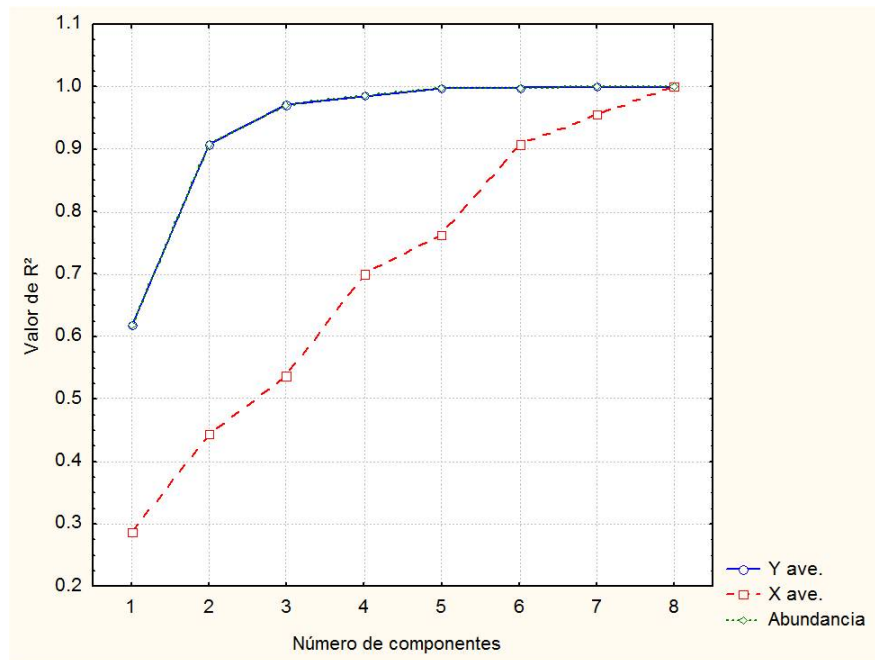


Figura 29. Covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis* en estiaje explicada por los componentes obtenidos mediante el PLS. Y ave es la contribución de cada componente a R^2 y X es la contribución de las variables independientes a R^2 .

En estiaje, el PLS permitió identificar dos componentes que en conjunto explicaron el 90.75% de la covarianza existente entre la abundancia de *L. chiricahuensis* y las variables independientes. El primer componente describió el 61.78% de esta covarianza y el segundo componente explicó un 28.97% (Figura 29).

En estiaje, las variables del hábitat a escala local, con la mayor distancia euclidiana fueron, en orden descendente: el índice de abundancias de peces, abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores, abundancia de hemípteros acuáticos, la profundidad

máxima de las pozas, la forma, el hidroperiodo, densidad arbórea, cobertura arbórea, temperatura del agua y pH (Cuadro 15, Figura 30 y Figura 31).

Cuadro 15. Contribución, coeficiente de regresión y distancias euclidianas de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS de la abundancia de *L. chiricahuensis* para la temporada de estiaje.

Código	Variable	Contribución CP1 48.86%	Contribución CP2 38.45%.	Coeficiente de regresión	Distancias de las contribuciones de X
1	TH2O	0.24	0.12	0.64	0.27
2	PORCCO2	0.01	-0.21	-0.04	0.21
3	PH	0.26	0.09	0.66	0.27
4	AREA	0.23	-0.11	0.00	0.26
5	FORMA	0.32	0.19	27.91	0.37
6	PROFUN	0.04	-0.38	-0.04	0.38
7	DENSIDARB	0.32	0.09	4.60	0.33
8	COBERT	0.28	-0.06	1.00	0.29
9	DLINPOND	-0.04	-0.05	0.00	0.06
10	PROMDLIN	-0.04	-0.24	0.00	0.25
11	FOREST250M	0.12	-0.17	0.00	0.20
12	FOREST1000M	0.15	-0.12	0.00	0.19
13	POZAS250M	-0.01	0.33	0.00	0.33
14	POZAS1000M	-0.04	0.13	0.00	0.14
15	ODONATA	-0.01	-0.23	-0.03	0.23
16	DEPRODONATA	0.35	0.36	0.73	0.51
17	HEMIPTERA	-0.27	-0.37	-0.93	0.45
18	DEPRHEMIPTERA	-0.02	-0.19	-0.55	0.19
19	PECES	0.46	0.30	0.27	0.55
20	THAMNOPHIS	0.06	-0.07	-0.06	0.10
21	HIDROPERIODO	-0.30	-0.22	-3.91	0.37

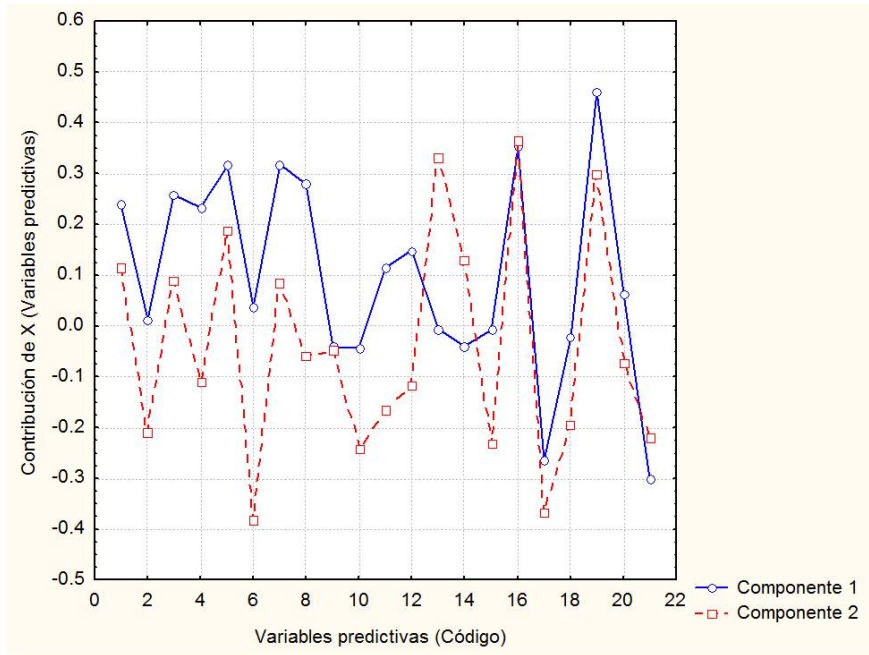


Figura 30. Contribución de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS para datos de estiaje. El código empleado se indica en el Cuadro 15.

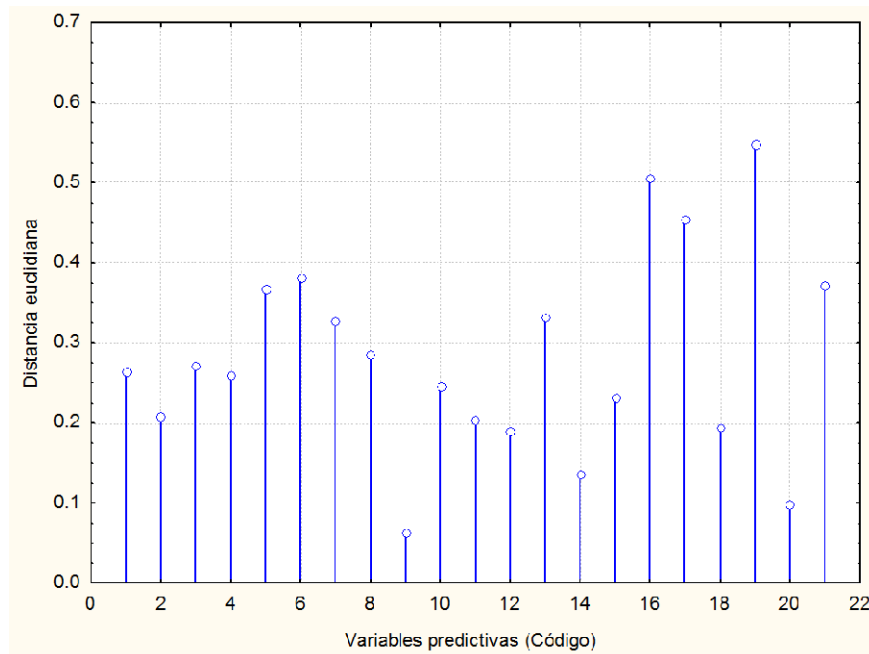


Figura 31. Distancias euclidianas de la contribución de las variables predictivas en estiaje. El código empleado se indica en el Cuadro 15.

En cuanto a los predictores del hábitat a escala del paisaje, la mayor contribución hacia la covarianza existente entre la variable respuesta y las variables independientes fue

realizada por la superficie de pozas a 250 m. adultas. Estas contribuciones fueron menores a las efectuadas por las variables locales del hábitat (Cuadro 15, Figura 30 y Figura 31).

La mediana de la distancia euclidiana para las variables del hábitat locales y del paisaje fue de 0.27. Para construir los modelos de regresión múltiple lineal y logística, fueron seleccionados 11 predictores del hábitat (10 a escala local y una relativa al paisaje), que superaron dicho valor. A este juego de variables se le adicionó el área de las pozas, cuya distancia euclidiana fue ligeramente menor a la mediana.

Modelos generales de regresión lineal (GRM) de la abundancia de L. chiricahuensis durante la temporada de estiaje

Para la temporada de estiaje, el modelo de regresión general formado por las variables locales densidad y cobertura arbórea, índice de abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores, de hemípteros acuáticos y de la abundancia de peces e hidroperiodo tuvo un coeficiente de determinación múltiple ajustado (R^2) cercano a 1 y fue el único modelo significativo ($P < 0.05$). Este modelo se denominó modelo de covarianza biótico (Cuadro 16).

Cuadro 16. Modelos de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* en estiaje. Se indica el valor de R^2 , F y el valor de significancia P . Los modelos mostrados fueron depurados mediante la exclusión de valores extremos detectados mediante el análisis de residuales al modelo original.

NOMBRE DEL MODELO	VARIABLES INCLUIDAS	R^2	F	P
Covarianza abiótico	TH2O + PH + AREA + FORMA+ PROFUN + HIDROPERIODO	0.99	83.97	0.08
Covarianza biótico	DENSIDARB + COBERT + DEPRDONATA + HEMIPTERA + PECES + HIDROPERIODO	0.94	24.78	<0.00

El modelo formado por las variables locales temperatura del agua, pH, área, profundidad máxima, forma de las pozas e hidroperiodo tuvo una R^2 muy alta, pero fue marginalmente significativo ($P = 0.08$) (Cuadro 16).

El mejor modelo de covarianza biótico según la técnica de mejores subconjuntos, incluyó a las variables del hábitat local índice de abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores, de la abundancia de hemípteros acuáticos e hidroperiodo (Cuadro 17).

Cuadro 17. Mejor modelo de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* en estiaje obtenidos mediante la técnica de mejores subconjuntos.

MODELO	CP DE MALLOWS	VARIABLES INCLUIDAS
Biótico con influencia del hidroperiodo	2.98	0.69(DEPRODONATA)- 0.55 (HEMIPTERA) - 0.54 (HIDROPERIODO)

Los tres predictores del modelo final tuvieron coeficientes de regresión significativos (Cuadro 18). La abundancia de *L. chiricahuensis* observó una relación positiva con la abundancia de náyades de odonatos potencialmente depredadores, por el contrario, se relacionó negativamente con la abundancia de hemípteros acuáticos y el hidroperiodo estacional.

Cuadro 18. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo de covarianza biótico obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de estiaje.

EFFECTO	SS	D	MS	F	P
DEPRODONATA	1618	1	1618	37.05	0.002
HEMIPTERA	1040	1	1040	23.82	0.005
HIDROPERIODO	1012	1	1012	23.17	0.005

Estos resultados indicaron que la variable respuesta fue menor en pozas estacionales y en las pozas donde la abundancia de hemípteros acuáticos fue mayor. En cambio, en las pozas donde las náyades de odonatos potencialmente depredadores fueron abundantes, también hubo una mayor abundancia de *L. chiricahuensis*.

Durante la temporada de estiaje, la abundancia de *L. chiricahuensis* fue influenciada por el hidroperiodo y las abundancias de posibles depredadores. En ambos casos, se trató de predictores del hábitat que actuaron a una escala local.

El análisis de residuales del modelo de covarianza biótico no indicó la presencia de valores extremos muy evidentes en la gráfica correspondiente a los residuales eliminados en relación con los residuales crudos (Figura 32). No obstante, los residuales estandarizados tienden a mostrar una ligera varianza decreciente (Figura 33).

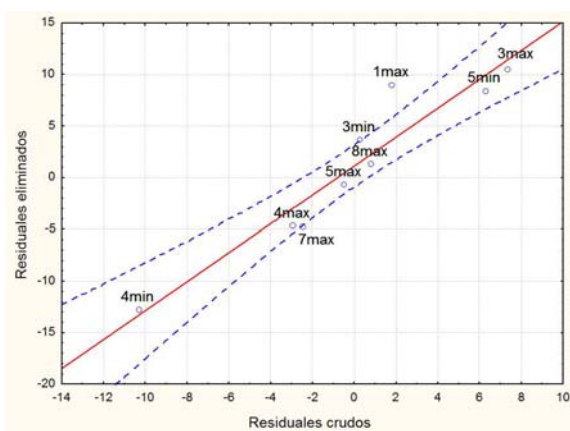


Figura 32. Residuales eliminados en función de los residuales crudos para el modelo de covarianza biótico de la temporada de estiaje.

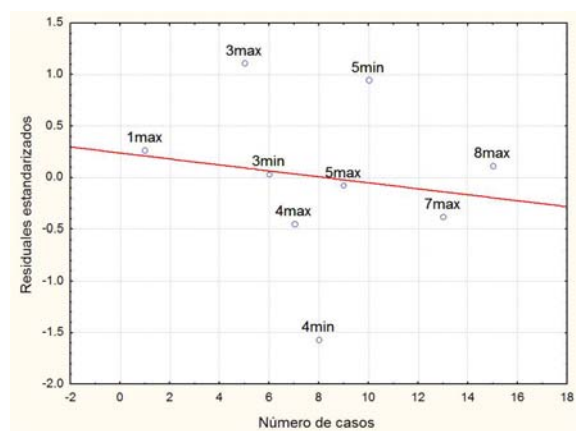


Figura 33. Residuales estandarizados en función del número de casos para el modelo de covarianza biótico de la temporada de estiaje.

Modelos lineales generalizados (GLZ) de la abundancia de L. chiricahuensis en la temporada de estiaje.

Los modelos descriptivos de la abundancia de *L. chiricahuensis* fueron evaluados también mediante modelos lineales generalizados. Todos los modelos probados tuvieron un mal ajuste a los datos de estiaje ya que los estadísticos de bondad de ajuste (desviación, desviación escalada, Pearson χ^2 y Pearson χ^2 escalada) fueron superiores a 1, lo que implica que sus valores fueron notoriamente mayores que los grados de libertad correspondientes.

Modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS) de la abundancia de L. chiricahuensis en la temporada de lluvias

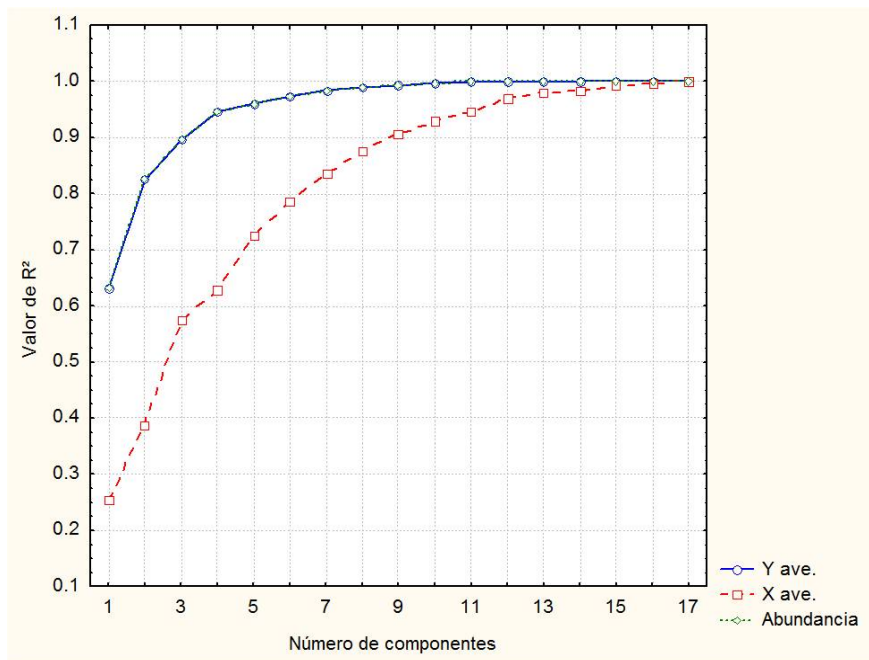


Figura 34. Covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis* en lluvias y las variables independientes del hábitat local y del paisaje descrita por los componentes obtenidos mediante el modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS). Y ave es la contribución de cada componente a R^2 y X es la contribución de las variables independientes a R^2 .

Fueron seleccionados los dos primeros componentes del PLS efectuado con datos de lluvias, ya que en conjunto explicaron el 82.47% de la covarianza entre la abundancia de *L. chiricahuensis* y los predictores del hábitat locales y del paisaje empleados en el presente estudio. El primer componente describió el 63.13% de la covarianza en la abundancia y las variables independientes, en tanto que el segundo explicó el 19.34% (Figura 34).

Los predictores del hábitat local con la mayor distancia euclidiana (valores iguales o por encima de la mediana, que fue de 0.21) y que, por tanto, son los que explicaron la mayor cantidad de covarianza en la abundancia de *L. chiricahuensis* fueron, en orden descendente, el índice de abundancia de peces, el porcentaje de oxígeno disuelto, el índice de abundancia de hemípteros acuáticos, temperatura del agua, profundidad máxima,

cobertura arbórea, abundancia de culebras de agua, hidroperiodo, el área de las pozas, la densidad arbórea, la forma y el pH (Cuadro 19, Figura 35, Figura 36).

Cuadro 19. Contribución, coeficiente de regresión y distancias euclidianas de las variables independientes a los componentes 1 y 2 del PLS, de la abundancia de *L. chiricahuensis* para la temporada de lluvias.

Código	Variable	Contribución CP1 63.13%	Contribución CP2 19.34%.	Coeficiente de regresión	Distancias de las contribuciones de X
1	TH2O	0.23	0.33	0.148352	0.40
2	%O2	0.16	0.45	0.061719	0.47
3	CND	-0.01	-0.05	-8.04556	0.05
4	PH	-0.04	0.20	0.252027	0.21
5	AREA	0.26	-0.14	0.000022	0.30
6	FORMA	0.20	-0.05	0.675271	0.21
7	PROFUN	0.34	0.12	0.005411	0.36
8	DENSARB	0.19	-0.22	-0.064444	0.29
9	COBARB	0.09	-0.34	-0.155429	0.35
10	DLINPON	-0.14	-0.10	-0.000361	0.17
11	DSTREAM	-0.02	0.01	-0.000010	0.02
12	PROMDLINPON	-0.13	-0.17	-0.000608	0.21
13	PROMDSTREAM	0.10	0.07	0.000083	0.12
14	FOREST100M	0.30	-0.05	0.000017	0.31
15	FOREST250M	0.28	0.01	0.000006	0.28
16	FOREST1000M	0.14	-0.13	0.000000	0.19
17	POZAS100M	-0.10	0.07	-0.000007	0.12
18	POZAS250M	-0.12	0.06	-0.000010	0.13
19	POZAS500M	-0.05	0.15	0.000013	0.16
20	POZAS1000M	0.09	0.13	0.000016	0.16
21	ODONATA	0.10	-0.04	0.000744	0.11
22	DEPRODONATA	0.10	0.06	0.234156	0.11
23	HEMIPTERA	0.34	0.25	0.010305	0.42
24	DEPRHEMIPTERA	0.05	-0.09	-0.020822	0.10
25	PECES	0.38	0.35	0.009507	0.51
26	AMBYST	0.09	0.15	0.051455	0.17
27	THAMNOPHIS	0.10	-0.31	-0.165144	0.33
28	HIDROPERIODO	-0.29	-0.13	-0.387158	0.32

Las variables del paisaje con la mayor contribución hacia la covarianza de ranas, en la temporada de lluvias, fueron la cobertura forestal a un radio de 100 m y 250 m, en relación con cada poza y el promedio de las distancias más cercanas en línea recta al resto de las pozas. Cabe señalar que la contribución de estos predictores fue menor que la observada para las variables del hábitat locales (Cuadro 19, Figura 35, Figura 36). En los análisis de regresión múltiple lineal y logística fueron incluidas 12 variables del hábitat que operan a una escala local y tres variables del hábitat a la escala de paisaje detectadas mediante el PLS.

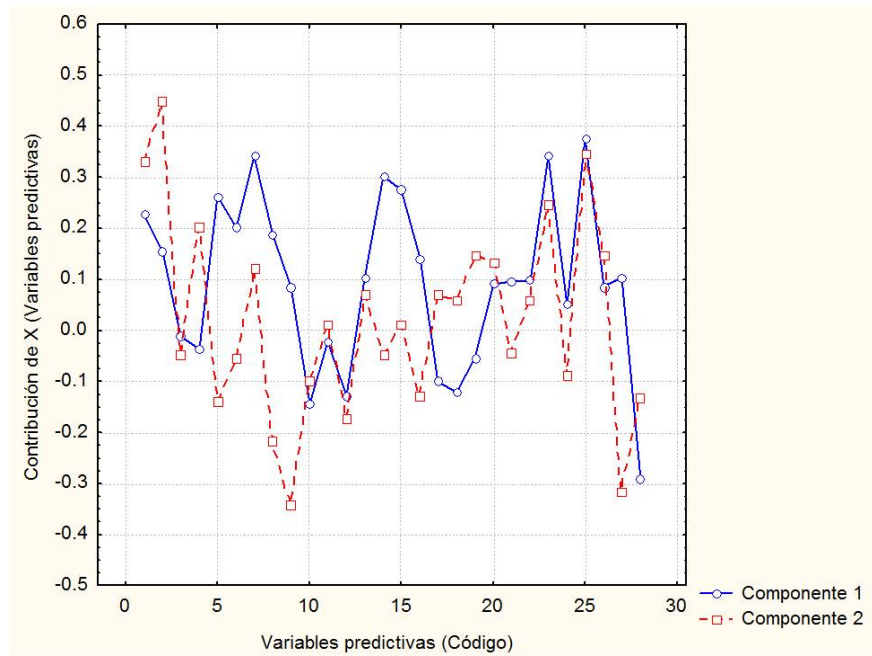


Figura 35. Contribución de las variables explicativas al componente 1 y 2 mediante el modelo general de mínimos cuadrados parciales (PLS) para los datos de lluvias. El código empleado se indica en el Cuadro 19.

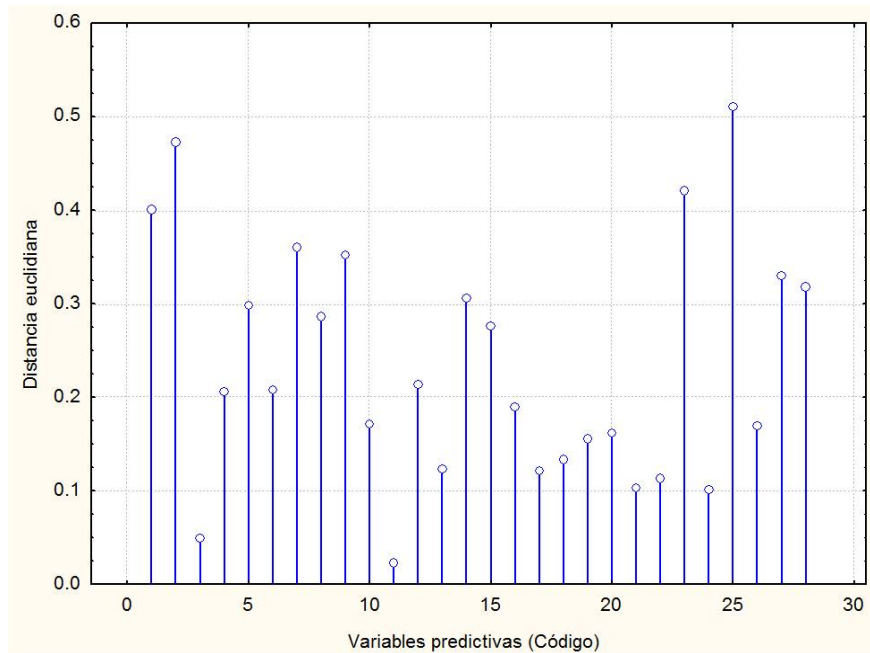


Figura 36. Distancias euclidianas de la contribución de las variables predictivas en lluvias hacia la covarianza de la abundancia de *L. chiricahuensis*. El código empleado se indica en el Cuadro 19.

Modelos generales de regresión lineal (GRM) de la abundancia de L. chiricahuensis durante la temporada de lluvias

Para la temporada de lluvias, se obtuvieron tres modelos de regresión general con covarianza que resultaron ser significativos ($P < 0.05$). Dos modelos fueron construidos con predictores locales del hábitat, ellos fueron:

1) El modelo de covarianza local, integrado por 12 variables (temperatura del agua, porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, pH, forma y profundidad máxima de las pozas, la densidad y cobertura arbórea, el índice de abundancia de hemípteros acuáticos, peces, culebras de agua y el hidroperiodo).

2) El modelo de covarianza abiótico, el cual incluyó siete variables del habitat locales (temperatura del agua, porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, pH, forma y profundidad máxima de las pozas y el hidroperiodo).

El modelo restante fue integrado por tres variables del hábitat a escala del paisaje, las cuales fueron la cobertura forestal en un radio 100 m y 250 m en relación con cada poza y el promedio de las distancias más cercanas en línea recta al resto de de las pozas.

El modelo local tuvo un coeficiente de determinación múltiple ajustado (R^2) cercano a 1, el cual explicó casi toda la variación observada en la variable respuesta. El modelo abiótico tuvo una R^2 moderada, que describió un 65% de la variación en la abundancia de *Lithobates chiricahuensis*. El modelo del paisaje tuvo la R^2 más baja (Cuadro 20).

Cuadro 20. Modelos de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* en lluvias. Se indica el valor de R^2 y el valor de significancia P . Todos los modelos incluyen el efecto del hidroperiodo como variable predictiva categórica.

TIPO DE MODELO	VARIABLES INCLUIDAS	R^2	F	P
Covarianza Local	TH2O + %O2 + PH + AREA+ FORMA + PROFUND + DENSIDARB + COBARB + HEMIPTERA + PECES + THAMN + HIDROPERIODO	0.95	21.55	>0.00
Covarianza Abiótico	TH2O + %O2 + PH + AREA+ FORMA + PROFUND + HIDROPERIODO	0.65	13.74	>0.00
Covarianza Paisaje	PROMDLINPON + FOREST100M + FOREST250M + HIDROPERIODO	0.375	9.60	0.01

El modelo final de covarianza local obtenido con la técnica de mejores subconjuntos, incluyó siete variables, las cuales fueron la temperatura del agua, pH, área, forma y profundidad de las pozas, índice de abundancia de peces y culebras de agua. El modelo abiótico final incluyó a los predictores porcentaje de saturación de oxígeno disuelto y la profundidad de las pozas.

Cuadro 21. Mejores modelos de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* en la temporada de estiaje obtenidos mediante la técnica mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.

MODELO	CP DE MALLOWS	VARIABLES INCLUIDAS
Covarianza Local	5.03	0.73(TH2O) + 0.77(PH) + 1.56(PROFUND) + 0.64(THAMN) -0.13(AREA) - 0.43 (FORMA) -0.26(PECES)
Covarianza abiótico	-0.19	0.42(%O2) + 0.75(PROFUNDIDAD)
Covarianza Paisaje	-0.20	0.61(FOREST100M)

Todos los predictores incluidos en los modelos finales local y abiótico se relacionaron significativamente con la variable respuesta (Cuadro 21 y Cuadro 22). En el caso del modelo local, se detectó que las variables incluidas interactuaron entre sí de manera significativa.

El modelo de covarianza local indicó una relación positiva entre la variable respuesta y los predictores temperatura del agua, pH, profundidad máxima e índice de abundancia de culebras de agua. Por otro lado, existió una relación negativa con la forma de las pozas, el área y el índice de abundancia de peces. Los coeficientes de todas las variables mencionadas fueron significativos (Cuadro 21 y Cuadro 22).

Cuadro 22. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo local de regresión general obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.

EFEECTO	SS	D	MS	F	P
Intersección	4.37158	1	4.37	30.09	0.00
TH20	7.42039	1	7.42	51.08	0.00
PH	5.85125	1	5.85	40.28	0.00
AREA	1.61868	1	1.62	11.14	0.01
FORM	0.97911	1	0.98	6.74	0.04
PROFUND	4.23476	1	4.23	29.15	0.00
PECES	0.87424	1	0.87	6.02	0.04
THAMN	3.50714	1	3.51	24.14	0.00

Estos resultados indicaron que la abundancia de *L. chiricahuensis* fue más alta en pozas con mayor temperatura del agua, pH, profundidad máxima y abundancia de culebras de agua y disminuyó en pozas con mayor área, de forma irregular y donde la abundancia de peces fue elevada.

El modelo de covarianza abiótico indicó que la abundancia de *L. chiricahuensis* se relacionó positivamente con el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto y la profundidad máxima de las pozas. Esta relación también fue significativa (Cuadro 21 y

Cuadro 23). Por tanto, las pozas con mayor porcentaje de saturación de oxígeno disuelto y profundidad máxima tuvieron mayor abundancia de *L. chiricahuensis*.

Cuadro 23. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo abiótico de regresión general obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.

EFECTO	SS	D	MS	F	P
%_02	22.93	1	22.93	7.22	0.017
PROFUND	73.99	1	73.99	23.29	0.000

El modelo final de covarianza del paisaje incluyó exclusivamente a la cobertura forestal a 100 m. La variable respuesta se relacionó positivamente con este predictor, cuyo coeficiente fue significativo (Cuadro 21 y Cuadro 24). Las pozas con mayor cobertura forestal en un radio de 100 m presentaron una mayor abundancia de *L. chiricahuensis*.

Cuadro 24. Prueba univariada de significancia para el mejor modelo de regresión general de la abundancia de *L. chiricahuensis* en función del paisaje obtenido mediante la técnica de mejores subconjuntos para la temporada de lluvias.

EFECTO	SS	D	MS	F	P
FOREST100M	50.6	1	50.6	9.6	0.007

El análisis de la relación entre residuales eliminados y residuales crudos de los modelos de regresión general finales indicó la ausencia de valores extremos notorios, por tanto, el ajuste de dichos modelo a una regresión lineal fue razonable (Figura 37 a Figura 42).

La revisión de los residuales estandarizados indicó que, en todos los modelos de regresión lineal obtenidos para lluvias hay casos cuya desviación estándar se acercó ± 3 veces los límites de sigma. En su mayoría, estos corresponden a datos de pozas permanentes de gran tamaño (poza 3 y 4), lo que sugiere que los modelos obtenidos describen mejor el comportamiento de pozas estacionales y pozas permanentes pequeñas (Figura 37 a Figura 42).

En general, se cumplen razonablemente, los supuestos de la regresión lineal múltiple. No obstante, los residuales estandarizados del modelo de covarianza local tienden a violar ligeramente el supuesto de varianza constante, por lo que, a pesar de contar con la R^2 más alta, la relación lineal que describe pudo no ser tan adecuada como en los modelos abiótico y del paisaje.

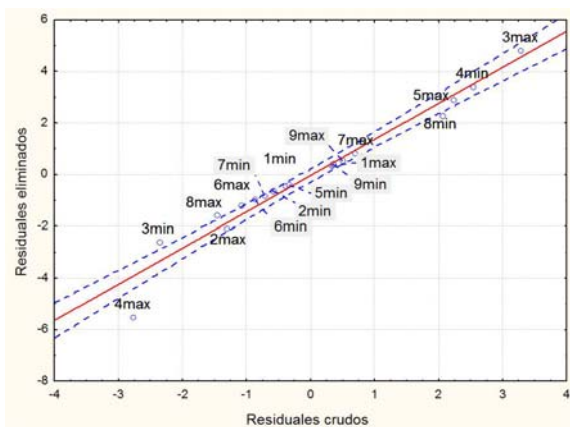


Figura 37. Residuales eliminados en función de los residuales crudos del modelo de covarianza abiótico para la temporada de lluvias.

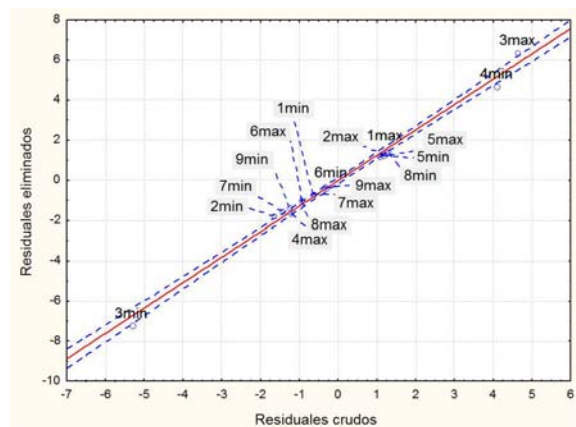


Figura 39. Residuales eliminados en función de los residuales crudos del modelo de covarianza del paisaje para la temporada de lluvias.

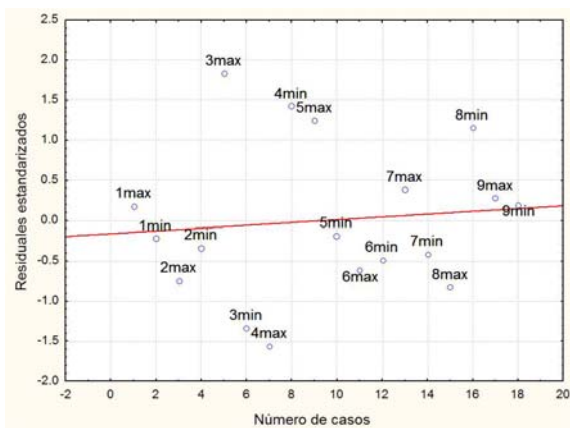


Figura 38. Residuales estandarizados en función del número de casos del modelo de covarianza abiótico para la temporada de lluvias.

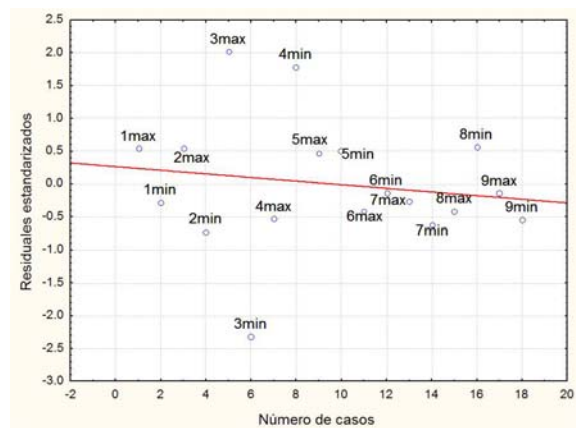


Figura 40. Residuales estandarizados en función del número de casos del modelo de covarianza del paisaje para la temporada de lluvias.

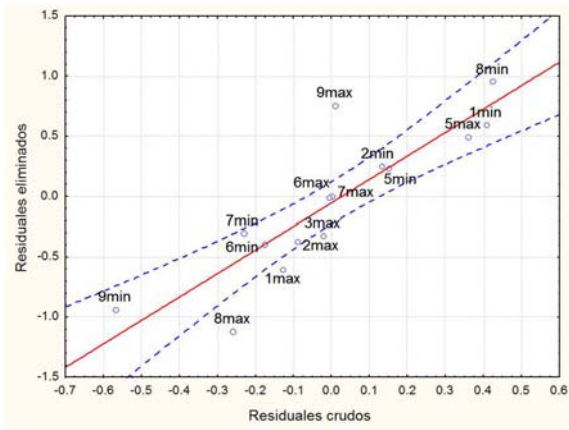


Figura 41. Residuales eliminados en función de los residuales crudos para el modelo de covarianza local para la temporada de lluvias.

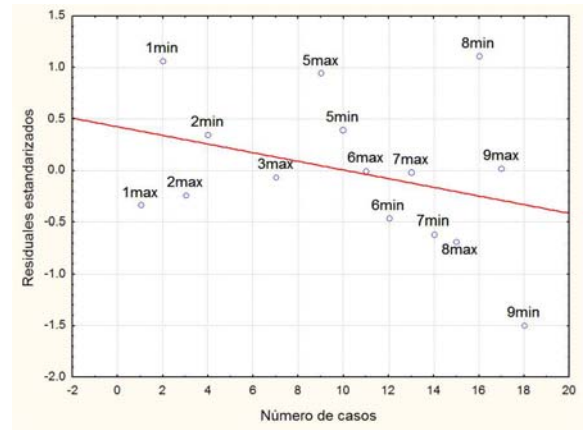


Figura 42. Residuales estandarizados en función del número de casos para el modelo de covarianza local para la temporada de lluvias.

Modelos lineales generalizados (GLZ) de la abundancia de L. chiricahuensis en la temporada de lluvias

Los modelos de regresión logística local y abiótico tuvieron el mejor ajuste a los datos de abundancia de *L. chiricahuensis*. Ambos coincidieron en incluir como predictores a la temperatura del agua, el pH y la profundidad máxima de las pozas. El modelo local fue completado con las variables área de las pozas y densidad arbórea. El modelo abiótico incluyó, adicionalmente, a la forma de las pozas (Cuadro 25).

El modelo local tuvo el valor más bajo del Criterio de Información de Aikaike (AIC), por lo que puede asumirse como el mejor modelo de regresión logística obtenido. El modelo abiótico tuvo un valor más bajo del AIC, pero significativo (Cuadro 25).

Cuadro 25. Mejores modelos de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de *L. chiricahuensis* para la temporada de lluvias.

TIPO DE MODELO	VARIABLES INCLUIDAS					GRADOS DE LIBERTAD (G)	AIC	L. Radio - Chi ²	P
Local	TH20	PH	AREA	PROFUNDIDAD	DENSIDARB	5	45.15	48.89	<0.00
Abiótico	TH20	PH	FORM	PROFUNDIDAD		4	50.10	41.93	<0.00

La variable con la contribución más significativa en el modelo de regresión logística local fue la temperatura del agua. En el modelo abiótico fueron la profundidad y forma de las pozas (Cuadro 26 a Cuadro 27).

Cuadro 26. Variables incluidas en el modelo local de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de *L. chiricahuensis* para la temporada de lluvias. Se indica el valor del estadístico de Wald y los niveles de significancia.

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTÁNDAR	ESTADÍSTICO DE WALD	P
TH20	0.50	0.22	5.26	0.02

Dado que el modelo de regresión logística local tuvo mejor ajuste que el modelo abiótico, se consideró que la abundancia de *L. chiricahuensis* en la temporada de lluvias fue relacionada significativamente con la temperatura del agua mediante una relación positiva. La profundidad y la forma de las pozas también se relacionaron positivamente con la variable respuesta. Los dos últimos predictores tuvieron una interacción significativa, relacionada negativamente con la variable dependiente.

Cuadro 27. Variables incluidas en el modelo abiótico de regresión logística de la abundancia de ranas adultas de *L. chiricahuensis* para la temporada de lluvias. Se indica el valor del estadístico de Wald y los niveles de significancia.

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTÁNDAR	ESTADÍSTICO DE WALD	P
Intercepción	-15.09	7.24	4.35	0.04
FORM	2.95	1.42	4.32	0.04
PROFUND	0.01	0.00	5.48	0.02

De acuerdo con el modelo logístico, la abundancia de *L. chiricahuensis* en la temporada de lluvias se incrementó en pozas con mayor temperatura del agua y profundidad máxima, de igual forma, fue mayor en pozas irregulares.

Cuadro 28. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo de regresión logística local para la temporada de lluvias.

ESTADÍSTICO DE AJUSTE	GRADOS DE LIBERTAD (G1)	VALOR DEL ESTADÍSTICO (Stat)	Stat/G1
Desviación	6	7.27	1.21
Desviación escalada	6	6.37	1.06
Pearson Chi ²	6	6.85	1.14
Pearson Chi ² escalada	6	6.00	1.00

Nuevamente, las variables del hábitat local se relacionaron con la abundancia de *L. chiricahuensis*. Es de resaltar que el hidroperiodo no fue identificado como un predictor relacionado con la variable respuesta en los modelos de regresión logística obtenidos para la temporada de lluvias.

El radio de los estadísticos de ajuste (desviación, desviación escalada, Pearson Chi² y Pearson Chi²) fue cercano a 1, particularmente en el modelo local. En el modelo de covarianza abiótico tuvo que corregirse el modelo con la prueba de Pearson Chi², aun con ello, el radio del estadístico de desviación es moderadamente mayor que 1, lo que indica cierto grado de dispersión de los datos (Cuadro 28 y Cuadro 29).

Cuadro 29. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo abiótico de regresión logística para la temporada de lluvias.

ESTADÍSTICO DE AJUSTE	GRADOS DE LIBERTAD (G1)	VALOR DEL ESTADÍSTICO (Stat)	Stat/G1
Desviación	11	15.43	1.40
Desviación escalada	11	12.17	1.11
Pearson Chi ²	11	13.95	1.27
Pearson Chi ² escalada	11	11.00	1.00

DISCUSIÓN

Efecto del hidropериодо y la estacionalidad sobre la abundancia e índice de éxito reproductivo de L. chiricahuensis

El presente estudio aportó evidencia de que existieron cambios notorios en la abundancia de *L. chiricahuensis*, asociados con el hidropериодо de las pozas dentro del Parque Ecológico El Tecuán, Durango. Las inferencias estadísticas realizadas indicaron que existió una influencia negativa de las pozas estacionales sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*, particularmente en estiaje.

El hidropериодо fue el predictor que contribuyó de manera significativa hacia la abundancia de *L. chiricahuensis* ya que fue incluido en los mejores modelos de regresión, obtenidos con los datos de estiaje y de ambas temporadas como variable significativa. Adicionalmente, la ANOVA permitió inferir una diferencia significativa entre las abundancias de pozas permanentes y estacionales.

Estos resultados sugieren una selección del hábitat de *L. chiricahuensis* a favor de pozas permanentes, la cual es similar a los hallazgos efectuados en otras especies de ránidos, como *L. clamitans*, *L. palustris*, *L. perezi* y *L. catesbianus*, las cuales muestran una marcada preferencia de pozas cuyo hidropериодо es permanente (Beja y Alcazar, 2003; Herrmann *et al.* 2005) e incluso otras especie de anfibios, como *Ambystoma talpoideum*, cuya abundancia de juveniles es descrita adecuadamente por el predictor mencionado (Pechmann *et al.* 1989).

La selección del hábitat por parte de *L. chiricahuensis* hacia las pozas permanentes fue notable en estiaje. Dichas pozas fueron reservorio de una mayor abundancia de individuos de *L. chiricahuensis* en estiaje debido a que fueron los únicos hábitats acuáticos

existentes con agua, en el periodo comprendido entre finales de diciembre hasta finales de junio dentro del área de estudio.

Las pozas permanentes constituyeron hábitat estables donde el riesgo de desecación fue nulo y las condiciones ambientales más favorables contrario a las pozas estacionales, cuyo hábitat resulto ser sumamente inestable y sus condiciones ambientales, particularmente el riesgo de desecación, son fuertemente adversos para los individuos de la especie de interés.

Estos resultados concuerdan con los hallazgos de Pilliod *et al.* (2002), quienes reportaron la existencia de parches de hábitat específicos para la reproducción, forrajeo e hibernación en *Rana luteiventris*. En el caso de *L. chiricahuensis*, las pozas permanentes se comportaron, a juzgar por su abundancia, como parches de hábitat utilizados como refugio, siendo en sí hábitats específicos en la época de estiaje. Estos resultados son similares a lo reportado para otras especies de ránidos, como *R. japonica* y *R. ornativentris* (Osawa y Kasuno, 2001).

La selección del hábitat y por ende, la mayor abundancia de *L. chiricahuensis* en pozas permanentes, puede ser consecuencia de las especializaciones fisiológicas de la piel, relacionadas con la permeabilidad al agua y la osmorregulación del plasma sanguíneo, que en las ranas se encuentra estrechamente vinculadas a una elevada humedad (Schmid, 1965). Los riesgos fisiológicos asociados con la desecación son muy altos para los individuos, de ahí que las pozas permanentes fueron seleccionadas por un mayor número de ranas en el estiaje.

Beja (2003) y Herrmann *et al.* (2005) señalaron que el hidrop periodo interactúa con las adaptaciones específicas para evitar el riesgo de desecación e influye en el periodo disponible para la colonización y duración de la estación reproductiva de los anfibios. Los

resultados del presente estudio fueron acordes con lo anterior, ya que el índice de éxito reproductivo de *L. chiricahuensis* obtenido fue moderado a bajo en las pozas permanentes y nulo en las estacionales.

Las pozas permanentes, con éxito reproductivo, también tuvieron la mayor abundancia de la especie de interés. Aparentemente, el índice de éxito reproductivo se comportó igual que la abundancia en el presente estudio, siendo probable que también fuese dependiente del hidroperiodo. Por lo anterior, al igual que con la abundancia, se consideró que la escala del índice de éxito reproductivo de *L. chiricahuensis* fue mayor en las pozas permanentes debido a la selección del hábitat, que favorece el uso de las pozas con mayor calidad del hábitat como sitios de reproducción, como fue mencionado por Pilliod *et al.* (2002).

Se ha descrito que *L. chiricahuensis* se refugia en el invierno dentro o muy cerca de los sitios de reproducción (Nussbaum *et al.* 1983) y que se trata de una especie que requiere de estanques permanentes o semi-permanentes (*U. S. Fish and Wildlife Service, 2005*). Bajo la perspectiva anterior, las pozas permanentes hipotéticamente deben constituir hábitat adecuados para efectos de la reproducción y refugios de hibernación, lo cual explicaría una mayor abundancia de la especie en pozas permanentes durante el estiaje, como fue demostrado en el presente trabajo.

Una mayor duración del hidroperiodo trae como consecuencia que los renacuajos de pozas permanentes presenten una mayor tasa de crecimiento y sobrevivencia que los renacuajos de pozas estacionales (Rowe y Dunson, 1995). En las pozas con mayor duración del hidroperiodo, no existen limitaciones de tiempo sobre el desarrollo de los renacuajos, los cuales tienden a extender su periodo larval y a metamorfosear cuando han alcanzado un gran tamaño (Denver *et al.* 1998).

Los renacuajos de pozas permanentes invierten más energía en el crecimiento y esto les confiere mayor adecuación y posibilidades de sobrevivencia a las ranas recién metamorfoseadas (Berven y Gill, 1983; Goater, 1994; Newman y Dunham, 1994; Reques y Tejedo, 1997). Lo anterior quizá sea la razón por la cual el éxito reproductivo se presentó en pozas permanentes y no en las estacionales en el área de estudio.

Los resultados del presente trabajo indicaron que existió una influencia positiva significativa de la estacionalidad sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*, en el estiaje la abundancia fue mayor que en lluvias. Este resultado fue sorprendente, puesto que se esperaba el patrón opuesto, no obstante, este ránido se comporta como una especie reproductora permanente (*U. S. Fish and Wildlife Service, 2005*), las cuales no suelen congregarse en gran número durante la temporada de reproducción (Duellman, 1992) y cuya fenología reproductiva no se encuentra únicamente restringido a la temporada de lluvias (Zweifel, 1968; Frost y Bagnara, 1977; Scott y Jennings, 1985), como fue reportado en este estudio.

Sí bien, las inferencias estadísticas realizadas pudieron detectar cambios significativos en abundancia relacionados con la estacionalidad, las razones que los originaron no pudieron ser evaluadas, no obstante, se infirió que en lluvias el descenso abrupto en la abundancia de *L. chiricahuensis* en las pozas permanentes coincidió con el incremento en las pozas estacionales, las cuales se llenaron de agua en esta temporada.

Los cambios en la abundancia estacional de *L. chiricahuensis*, detectados en el presente estudio, pudieron deberse a la migración en busca de sitios complementarios de forrajeo, estivación o alimentación durante la temporada de lluvias. Al respecto, la migración en anfibios se presenta en periodos muy húmedos, siendo desencadenada por la precipitación, particularmente en aquellas poblaciones situadas a mayores latitudes (Russell *et al.* 2005).

Cabe destacar que el ámbito hogareño de *L. chiricahuensis* es mayor en lluvias y su capacidad de dispersión razonablemente alta (*U. S. Fish and Wildlife Service* (2005)). Por ello, el incremento de la abundancia de la especie en pozas estacionales previamente desocupadas en el estiaje, detectado en el presente estudio, bien pudo obedecer a la dispersión de las ranas de las pozas permanentes (donde se encontraban refugiadas en estiaje) hacia las pozas estacionales recientemente formadas en lluvias.

En varias especies de salamandras y ranas se ha reportado la presencia de sitios o áreas especiales para el forrajeo, estivación e hibernación. Estos recursos pueden estar espacialmente separados y ello trae como consecuencia la migración entre los diferentes sitios, los cuales son complementarios entre sí (*Dunning et al.* 1992; *Sinsch*, 1990).

Por lo anterior, el incremento en la abundancia de ranas en pozas estacionales, durante la temporada de lluvias, pudo responder al hecho que las pozas estacionales son recursos complementarios empleados por *L. chiricahuensis*, como ha sido descrito por *Pilliod et al.* (2002) para *Rana luteiventris* y *Gahl et al.* (2009) con *L. catesbeianus*.

La comprobación de la suposición anterior se encuentra fuera de los alcances del presente estudio, sin embargo, las inferencias estadísticas efectuadas indicaron que las pozas estacionales tienden a incrementar la abundancia en lluvias, mientras que en las permanentes disminuye sensiblemente, respecto a lo observado en estiaje.

La interacción significativa detectada entre los predictores hidroperiodo y temporada quizá sea reflejo de la migración en busca de hábitats complementarios por parte de individuos de *L. chiricahuensis*, en lluvias y de la búsqueda de refugios y sitios de reproducción, en estiaje.

En otras especies de ránidos, como *L. catesbeianus*, se ha reportado que la migración es más intensa en la época de lluvias (*Currie y Bellis*, 1969), aun cuando en otras especies

como *Pelophylax lessonae* y *P. ridibundus*, la dispersión se presenta todo el año (Holenweg, 2001). En el caso de *L. chiricahuensis*, es probable que la dispersión se presente únicamente en la temporada de lluvias, debido a restricciones en la habilidad de regular el equilibrio hídrico en estos organismos, inherentes a la alta permeabilidad de la piel de los anfibios y las condiciones de humedad presentes en lluvias (Sinsch, 1990).

En estiaje, la baja abundancia de ranas observada en las pozas estacionales que presentaron agua durante esta temporada, pudo deberse a que los escasos individuos observados quedaron “atrapados” mientras buscaban llegar a las pozas permanentes.

Es poco probable que la disminución en la abundancia de *L. chiricahuensis* en las pozas permanentes durante la temporada de lluvias haya podido deberse a modificaciones en las probabilidades de detección de las ranas, producto de sesgos de muestreo (Mazerolle *et al.* 2005) ya que con la técnica empleada para evaluar la abundancia de este ránido se detectaron una gran cantidad de individuos de especies de anuros que acudieron en forma masiva a reproducirse en las pozas permanentes y estacionales durante esta temporada.

Efectos de las variables locales y del paisaje del hábitat sobre la abundancia de L. chiricahuensis

En el presente trabajo se encontró que la escala de los predictores del hábitat que se relacionaron significativamente con la abundancia de *L. chiricahuensis* fue predominantemente local. Estos resultados siguieron la tendencia descrita en las revisiones de Knutson *et al.* (2004) y Mazerolle y Villard (1999), quienes reportan que un 93% de los trabajos que evalúan el efecto de las variables del hábitat a distintas escalas sobre la diversidad de especies, los predictores locales describieron la abundancia y presencia de especies en casi todos los casos analizados por ellos. Las variables del paisaje fueron

significativas en la mitad de los estudios analizados por los autores previamente mencionados. En el presente estudio, únicamente una variable del paisaje (cobertura forestal en un radio de 100 m) fue significativa y se manifestó exclusivamente en la temporada de lluvias.

Conjuntando los datos de ambas temporadas (estiaje y lluvias) del efecto de las variables locales y del paisaje del hábitat sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*, se encontró que el hidroperiodo, la estacionalidad y la interacción entre el hidroperiodo y la estacionalidad fueron los predictores que mejor describieron el comportamiento de la abundancia de *L. chiricahuensis*. En estiaje, las variables significativas fueron el hidroperiodo, la abundancia de hemípteros acuáticos y de náyades de odonatos potencialmente depredadores.

En estiaje y ambas temporadas, las variables del hábitat con mayor influencia sobre la abundancia de *L. chiricahuensis* operaron a una escala espacial local. Lo anterior contradice parcialmente la hipótesis originalmente planteada en el presente estudio, ya que los predictores relativos al paisaje no tuvieron efecto en el estiaje, ni conjuntando los datos de ambas temporadas.

Las variables del paisaje únicamente fueron significativas en la temporada de lluvias, no obstante, su efecto fue menor que el de los predictores locales. Por ende, la hipótesis originalmente planteada se cumplió parcialmente, ya que la abundancia de *L. chiricahuensis* fue descrita mejor por variables del hábitat locales en una temporada y por predictores locales y del paisaje del hábitat en la otra. El análisis conjunto de los datos indicó, que el hábitat a escala local enmascara el efecto del paisaje sobre la variable respuesta.

La estacionalidad tuvo una influencia significativa sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*. Este resultado concuerdan con hallazgos efectuados en otras especies, como *Rana luteiventris* donde se ha encontrado evidencia indirecta de que existen variaciones estacionales en sus requerimientos del hábitat (Pilliod *et al.* 2002).

El ACP sugirió la presencia de gradientes ambientales similares en las temporadas de estiaje y lluvias. No obstante, se advirtieron diferencias en la importancia de cada uno de los gradientes ambientales detectados en relación con la temporada, según los gradientes detectados en función de los CP1 y CP2. Por tanto, se presentaron cambios ligeros en las variables locales y del paisaje en las pozas bajo estudio, en función de la estacionalidad.

En estiaje, los gradientes más importantes detectados en el CP1 fueron relacionados con el tamaño de la poza, la temperatura del agua y la cobertura forestal. En lluvias, los gradientes más importantes del CP1 fueron el grado de aislamiento y la abundancia de ajolotes. En estiaje, el CP2 permitió identificar un gradiente referente al grado de aislamiento de las pozas, en tanto que en lluvias, el gradiente identificado fue relativo al tamaño de las pozas y la cobertura forestal.

En estiaje, la abundancia de *L. chiricahuensis* se relacionó significativamente con el hidroperiodo y las abundancias de hemípteros acuáticos y náyades de odonatos potencialmente depredadores. La importancia del hidroperiodo fue discutida con anterioridad. En relación con los dos predictores restantes, el único gradiente relativo a los predictores de la variable respuesta, detectado mediante el ACP, no describe la relación existente en la variable respuesta y ambos predictores.

Incluso, existió una contradicción aparente en los resultados, ya que de acuerdo al signo del coeficiente de la abundancia de hemípteros acuáticos, se esperaba que la variable respuesta fuese menor en pozas donde la abundancia de hemípteros acuáticos fuese mayor, no obstante, algunos de los valores más altos de este predictor se obtuvieron en pozas donde se registró la mayor abundancia de *L. chiricahuensis*.

El efecto significativo de la abundancia de hemípteros acuáticos y náyades de odonatos potencialmente depredadores, puede interpretarse en los términos del modelo de competencia de Wellborn *et al.* (1996), el cual enfatiza la importancia del hidroperiodo y las interacciones bióticas como determinante de la abundancia y diversidad de anfibios. No obstante, el mejor modelo descriptivo de la abundancia de *L. chiricahuensis*, obtenido para el estiaje, tuvo una similitud superflua con el modelo de competencia del citado autor.

Bajo la perspectiva del modelo de competencia, el tipo de interacciones bióticas locales en las pozas entre las especies de anfibios y sus depredadores son impuestas por el hidroperiodo. Este forma parte de un mecanismo determinístico, puesto que las especies son más abundantes en pozas con un gradiente particular de hidroperiodo (estacionales o permanentes (Skelly *et al.* 1999; Richter-Box *et al.* 2007).

De acuerdo con los resultado obtenidos, la abundancia de *L. chiricahuensis* disminuyó sensiblemente en pozas estacionales durante el estiaje. En otros trabajos se ha reportado que varias especies de anfibios son más abundantes en ambientes acuáticos libres de depredadores, como peces o larvas de invertebrados, los cuales corresponden a pozas estacionales (Sredl y Collins, 1992; Lannoo, 1998).

En el presente estudio se descartó una influencia negativa sobre la abundancia de *L. chiricahuensis* ocasionada por la depredación por parte de macroinvertebrados, a pesar de

que una de las consecuencias del modelo de competencia es que la depredación es la interacción biótica dominante en pozas permanentes (Wellborn *et al.* 1996).

Woodward (1987) indicó que la competencia y depredación constituyen importantes presiones selectivas hacia los renacuajos en pozas permanentes y estacionales. Bajo este contexto, los renacuajos presentes en pozas permanentes deben ser altamente eficientes para evadir la depredación dado que la interacción biológica más fuerte es la depredación en pozas permanentes y la competencia en pozas estacionales (Woodward, 1987; Schneider y Frost, 1996).

Los gradientes detectados en el ACP y los resultados obtenidos mediante los modelos de regresión general, para la temporada de estiaje, sugirieron que la depredación, por parte de peces o macroinvertebrados, no guardó una relación negativa sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*, debido a que las pozas permanentes tienen a albergar abundancias elevadas de peces o macroinvertebrados.

Dado que la escala del éxito reproductivo fue mayor en las pozas permanentes, es factible suponer que los renacuajos de *L. chiricahuensis* cuentan con mecanismos eficientes para evitar la depredación y que se trata de una especie tolerante a los efectos de la depredación, por parte de peces introducidos como *Lepomis macrochirus* y *Carassius auratus* y macroinvertebrados, en el área de estudio.

Observaciones efectuadas durante la realización del presente estudio indicaron que los renacuajos de *L. chiricahuensis* fueron inusualmente grandes (longitud total $\mu = 67.4$ mm; SD = 18.2 mm) y superaron o igualaron en talla a las náyades de odonatos potencialmente depredadores y quizá sean demasiado grandes para ser depredados por la mayoría de especies de odonatos y hemípteros acuáticos o la mojarra de agallas azules (*L.*

macrochirus). Esta situación aparentemente concuerda con la superioridad de los renacuajos de anfibios que habitan en pozas permanentes propuesta por Woodward (1987).

La abundancia de peces fue excluida de los mejores modelos de regresión obtenidos, por tanto, esta variable no se relaciona con la abundancia de *L. chiricahuensis*. Esto es contrario a las predicciones del modelo de competencia de Wellborn *et al.* (1996) y a la hipótesis originalmente planteada en este estudio. Hecnar y M'Closkey (1998) indicaron que no siempre las especies de anfibios son afectadas por peces, particularmente aquellas de gran talla y cuyas puestas coexisten en los mismos hábitats que peces depredadores, como aparentemente sucede con *L. chiricahuensis* en las pozas del Parque Ecológico El Tecuán.

Respecto al efecto del paisaje sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*, las observaciones de campo indican que no hay dispersión evidente de ranas adultas en estiaje, siendo el clima muy extremo en el área de estudio y probablemente un impedimento para el movimiento de ranas entre las distintas pozas debido a la fisiología de los anfibios (Mazerolle *et al.* 2005). Lo anterior puede ser la razón de que las variables del paisaje no se relacionaron con la abundancia de *L. chiricahuensis* en la temporada de estiaje.

Por lo que toca a la temporada de lluvias, los principales predictores de la abundancia de *L. chiricahuensis* fueron nuevamente de carácter local, aun cuando se advirtió una relación pobre, aunque significativa, con una variable del hábitat a escala de paisaje. Las variables más importantes fueron la temperatura del agua, el pH, el área, forma y profundidad de las pozas y la abundancia de potenciales depredadores, como peces y culebras de agua.

Cabe señalar que el gradiente ambiental relativo al tamaño, identificado en el CP2 del ACP correspondiente a lluvias, tuvo relación con los predictores área, forma y profundidad

de las pozas. Las pozas 3 y 4 tuvieron la mayor abundancia de *L. chiricahuensis*, son las de mayor perímetro (252.25-683.32 m), mayor profundidad máxima (97-225 cm) y su forma es irregular (1.45-1.59).

La influencia del pH sobre los anfibios de ambientes acuáticos ha sido descrita por varios autores como Gosner y Black (1957) y Freda y Dunson (1986). El pH influye principalmente sobre la embriogénesis, crecimiento y mortalidad de renacuajos (Freda y Dunson, 1986; Wyman, 1988), pero también puede influenciar la densidad y la riqueza de especies de las comunidades de anfibios (Wyman, 1988; Wayman y Jacola, 1992). Estas variables generalmente son menores en sitios ácidos, debido a que ambientes con pH muy ácidos provoca alteraciones en el balance de sodio en las membranas celulares.

El pH de las pozas bajo estudio con la mayor abundancia fue ligeramente ácido (pH = 6.45 a 6.55). Lo anterior concuerda con los reportes del *U. S. Fish and Wildlife Service* (2005) quienes reportan que *L. chiricahuensis* requiere de pozas con pH moderados y con lo reportado en otras especies, como *Rana temporaria*, que tiene una preferencia por pozas con pH de 6 (Laurila, 2008).

De acuerdo con los resultados obtenidos, el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto tuvo una relación aparente con la abundancia de *L. chiricahuensis*, ya que existió un ligero incremento en la variable respuesta en las pozas con los valores más altos de dicho parámetro fisicoquímico.

Los valores del porcentaje de saturación de oxígeno disuelto son bajos para todas las pozas estudiadas (valores menores a 40%), lo cual sugiere una mala calidad del agua. No obstante, la variable mencionada no afectó negativamente a la abundancia de *L. chiricahuensis*, ya que las pozas con valores más bajos del porcentaje de saturación de oxígeno disuelto tuvieron la abundancia más alta de ranas en la temporada de lluvias.

Adicionalmente, las ranas cuentan con mecanismos de respiración aérea que las hace menos dependientes a la disponibilidad de oxígeno en el agua (Zug *et al.* 2001).

La relación positiva detectada por el modelo abiótico de regresión lineal aparentemente obedeció al hecho de que las pozas con mayor porcentaje de saturación de oxígeno disuelto en lluvias presentaron un ligero incremento en su abundancia de *L. chiricahuensis*. Como ha sido discutido con anterioridad, posiblemente sea el resultado de la dispersión de individuos en dicha temporada, siendo muy probable que se trate de una relación estadística espuria. Los resultados anteriores son acordes con las observaciones de Loman y Lardner (2006), en el sentido de que no siempre una baja calidad del agua trae como consecuencia una disminución en la abundancia o diversidad de anfibios.

El tamaño de las pozas no influye decisivamente sobre la riqueza de las comunidades de anuros (Snodgrass *et al.* 2000; Oertli *et al.* 2002), no obstante, los resultados del presente estudio indicaron que si puede influenciar la abundancia de una especie en particular.

En el caso de *L. chiricahuensis*, se obtuvo evidencia de que el tamaño de la poza se relacionó significativamente con su abundancia. La mayor abundancia se presentó en las pozas más profundas. El ACP reveló que las pozas más profundas fueron a su vez las de mayor área y forma más irregular.

La profundidad fue un predictor importante en los modelos finales de regresión general. Su importancia radica en que una poza profunda puede dar refugio a más individuos que una poza somera, particularmente a los renacuajos, disminuyendo la probabilidad de extinción de las subpoblaciones (Laan y Verboom, 1990; Trenham *et al.* 2000; Joly *et al.* 2001; Denöel y Lehmann, 2006).

La profundidad de las pozas bajo estudio exhibió cierta relación con el hidroperiodo. El ACP de ambas temporadas demostró un gradiente en cuanto al tamaño, ya que las pozas más profundas (poza 3, 4, 5 y 7) son permanentes (con excepción de la poza 7) y se agruparon en el cuadrante I del ACP. Lo anterior fue parcialmente opuesto a otros estudios, donde se ha reportado que la profundidad no guarda relación con el hidroperiodo sino que depende del tipo particular de poza (Paton y Crouch, 2002).

El efecto de las variables como el pH y el área, detectados en el modelo de regresión general local no es claro. El análisis de residuales indicó que los residuales estandarizados correspondientes a las pozas permanentes 3 y 4 se aproximaron ± 3 veces los límites de sigma. Por tanto, dicho modelo describió mejor los efectos de los predictores del hábitat local sobre pozas de tamaño pequeño o mediano, las cuales fueron, con excepción de la poza 5, estacionales.

Un ejemplo de lo anterior fue la influencia de variables como el área de la poza cuyo coeficiente de regresión fue negativo y que describen el comportamiento de las pozas estacionales o permanentes medianas a pequeñas, pero no de las pozas de mayor tamaño, las cuales presentaron la mayor abundancia de *L. chiricahuensis*.

En lluvias, la abundancia de potenciales depredadores, como las culebras de agua y peces, guardó relación con la abundancia de *L. chiricahuensis*. En particular, la relación detectada fue positiva en el caso de las culebras de agua. Esto sugirió que la depredación de *L. chiricahuensis* por parte de las serpientes mencionadas no tuvo un efecto negativo. No obstante, observaciones efectuadas en campo indicaron que el principal depredador de la especie bajo estudio fueron precisamente las culebras de agua, por tanto, es probable que el citado modelo no refleje adecuadamente el efecto de la depredación.

En el caso de la abundancia de peces, la relación negativa respecto a la abundancia de *L. chiricahuensis* no fue congruente, ya que las pozas con mayor abundancia de peces (pozas 3, y 4) fueron a su vez las que tuvieron mayor abundancia del ránido de interés. Esto indica que el modelo de regresión general local no fue tan confiable para describir el comportamiento de la variable respuesta. Al respecto, debe mencionarse que este modelo tendió a violar ligeramente el supuesto de varianza constante, lo que confirmó la suposición antes mencionada.

En el mejor modelo de regresión logística, el predictor con la mayor contribución fue la temperatura del agua. Dicha variable es de la mayor importancia para los anfibios, puesto que estos organismos dependen de la temperatura de su entorno para regular su propia temperatura corporal (Duellman y Trueb, 1994). Adicionalmente, la importancia de la temperatura para los anuros que habitan cuerpos de agua lénticos ha sido previamente mencionada como una variable que influye en la selección del hábitat de reproducción (Skelly *et al.* 1999) y en las tasas de crecimiento de embriones y de renacuajos (Bachman, 1969; Skelly *et al.* 2002).

Es probable que el efecto de la temperatura sea una consecuencia de la cobertura vegetal riparia, subacuática y acuáticas, las cuales no fueron evaluadas en el presente estudio, pero que ha sido identificada como una variable que determina la presencia de algunas especies de anuros como *Litoria peronii* y *L. verreauxii*, así como varias especies de ránidos (Hazell *et al.* 2001; Jansen y Healey, 2003). La cobertura de la vegetación proporciona temperaturas más estables al agua y cercanas a la temperatura corporal del cuerpo de los anfibios (Beschta *et al.* 1987; Brown y Krygier, 1970).

En la temporada de lluvias se detectó que el hábitat a escala paisaje tuvo una relación modesta, aunque significativa, sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*. El predictor más

significante fue la cobertura forestal en un radio de 100 m, respecto de las pozas. Este resultado fue similar a los reportes existentes para otras especies de ránidos en bosques templados, como *L. clamitans* (Mazerolle *et al.* 2005) y *L. sylvaticus* (Mazerolle, 2003). Una diferencia significativa fue que, en ambos estudios, la cobertura forestal a un radio de 250 m y 1000 m respecto de las pozas, fueron las variables de la estructura forestal más importantes para las especies citadas.

Cabe señalar que uno de los gradientes ambientales detectado con el ACP, fue relacionado con la cobertura forestal en un radio de 100 m, en relación con cada poza: las pozas 3, 4 y 7 se localizaron por encima del origen del CP2. Estas presentaron abundancias mayores de *L. chiricahuensis*.

Los trabajos de Mazerolle (2003) y Mazerolle *et al.* (2005) concuerdan con el presente estudio, en el sentido de que el ajuste de los modelos explicativos es bajo para variables del hábitat relativas al paisaje. En el caso de *L. chiricahuensis*, esta situación puede deberse al hecho de que la estructura y conectividad del paisaje suelen ser más importantes en ambientes fragmentados (Mazerolle, 2003; Cushman, 2006): el Parque Ecológico El Tecuán actualmente es un área natural protegida estatal, relativamente bien conservada, escasa población y libre de actividades de deforestación y actividades pecuarias.

Otra razón que puede explicar el bajo ajuste del mejor modelo del paisaje hacia la variabilidad de la abundancia de *L. chiricahuensis*, es la escala en sí del presente estudio. Una explicación similar a las consideraciones de Mazerolle y Villard (1999) y Piha *et al.* (2007), en el sentido de que las ranas son uno de los grupos de anfibios con mayor capacidad de dispersión, hasta de 16 km, que excede holgadamente los supuestos de

dispersión empleados en la mayoría de los trabajos que evalúan la influencia del paisaje en la riqueza y diversidad de anfibios (Smith y Green, 2005).

Sobre este punto, *L. chiricahuensis* puede recorrer distancias hasta de 3.54 km (U.S. Fish and Wildlife Service, 2005). Por cuestiones logísticas, las pozas analizadas en el presente trabajo nunca estuvieron alejadas entre sí más de 2.5 km. Aún con estas limitantes, la inferencia estadística realizada permitió evidenciar que existió influencia de la cobertura forestal sobre la variable respuesta, quizá como consecuencia de una dinámica metapoblacional (Gilpin y Hanski, 1991; Fiedler y Jain, 1992; Smith y Green, 2004) no estudiada. La significancia del predictor cobertura forestal en un radio de 100 m pudo deberse a que el hábitat forestal es crítico para varias especies de anfibios que se reproducen en pozas, debido a que proporciona heterogeneidad ambiental, sombra, temperaturas moderadas, retienen humedad y contribuyen a la generación de materia orgánica (Corn y Bury, 1989; Herrmann *et al.* 2005).

Las características de los hábitats forestales facilitan la dispersión de individuos en lluvias y son necesarias para el mantenimiento de la dinámica metapoblacional, dado que la cobertura forestal facilita la conectividad entre parches de hábitats acuáticos (Laan y Verboom, 1990; DeMaynadier y Hunter, 1999; Piha, 2007).

A juzgar por los resultados obtenidos en el presente estudio, es bastante conveniente emplear modelos de regresión lineales y logísticos para evaluar la influencia de las variables locales y del paisaje sobre la abundancia de anfibios. Algunas de las variables del hábitat guardan una relación lineal con la abundancia de ranas, en tanto que otras mantuvieron una relación logística.

Los modelos de regresión general (GRM) y los modelos lineales generalizados (GLZ) constituyeron una mejor alternativa que el modelo de mínimos cuadrados parciales (PLS) y

el ACP, dado que estos últimos pueden subestimar o sobrestimar la contribución de las variables predictivas a la variabilidad de la variable dependiente. Por ejemplo, de acuerdo con el PLS, la abundancia de peces contribuye significativamente a la abundancia de ranas, lo que fue categóricamente refutado por el GRM y GLZ.

Escala apropiada de manejo

La escala de manejo de la especie a nivel del área de estudio debe considerar variables locales y del paisaje (Buskirk, 2005; Ficetola *et al.* 2006). Entre las variables locales, el hidroperiodo es una variable de la mayor importancia en el manejo del hábitat, pero sobre todo en el estiaje, como ha sido reportada en otros trabajos (Paton y Crouch, 2002). Otras variables locales, importantes en lluvias y que deben ser objeto de evaluación periódica son la temperatura, que muy probablemente guarde relación con la cobertura de la vegetación acuática y riparia, el pH, la profundidad y el área.

Los criterios de manejo del hábitat en el área de estudio deben contemplar la existencia de cambios estacionales en las variables que influyen la abundancia de *L. chiricahuensis* y las escalas espaciales a las que estas operan.

En cuanto a sus requerimientos del hábitat, *L. chiricahuensis* ha sido considerada una especie generalista, pero con fuerte dependencia a cuerpos de agua permanentes (*U. S. Fish and Wildlife Service*, 2005). La evidencia aportada por el presente estudio respaldó esta suposición, al menos en lo concerniente al hidroperiodo. El hidroperiodo es la variable con mayor importancia para la conservación de *L. chiricahuensis* en el área de estudio, por ello, se recomienda que en los programas de manejo de humedales dentro del área de estudio se considere el manejo, evaluación y seguimiento de dicha variable, como ha sido sugerido por Snodgrass *et al.* (2000).

Es de llamar la atención que en los modelos de regresión lineal, las pozas permanentes de gran tamaño contribuyen significativamente al desajuste de los modelos bajo un esquema de relación lineal respecto de la abundancia, como fue evidenciado por el análisis de residuales. El ACP en lluvias y estiaje reveló que este tipo de pozas tienden a comportarse de manera independiente en relación con pozas estacionales o estacionales pequeñas. Es muy probable que al aumentar el tamaño de la poza se incremente la heterogeneidad ambiental y que la influencia de las variables que contribuyen a explicar significativamente la abundancia de ranas en pozas estacionales o permanentes pequeñas no sea la misma que para las pozas permanentes grandes. Por tanto, la heterogeneidad ambiental debe ser evaluada cuidadosamente, dado que la abundancia de ranas en hábitats más complejos puede ser influenciada por variables distintas a las que operan en ambientes más homogéneos. Los protocolos de monitoreo de la especie deben considerar dichas diferencias en la evaluación del hábitat.

La creación de pozas artificiales de gran tamaño dentro del parque, capaces de retener agua todo el año, es una medida que aparentemente puede favorecer a las poblaciones de *L. chiricahuesis*, particularmente durante la época de estiaje. Estas pozas pueden constituir el hábitat de hibernación y reproducción de esta rana.

En el presente estudio no se evaluó el origen y edad de las pozas debido a que no se dispone de este tipo de información, sin embargo, existen varios estudios que indican que la edad y origen de las pozas influye sobre la diversidad y abundancia de anfibios (Laan y Verboom, 1990). A futuro, dichas variables deben ser evaluadas y quizá consideradas en la implementación de pozas artificiales permanentes.

Por otra parte, los cambios en la abundancia de ranas en pozas permanentes aunado con la ocupación de pozas estacionales en lluvias sugiere que en el manejo de humedales debe considerarse el principio de complementariedad del hábitat, de tal suerte que es necesario conservar tanto pozas permanentes como pozas estacionales, dado que ambas son componentes importantes del hábitat. Las pozas estacionales aparentemente contribuyen, junto con la cobertura forestal a incrementar la conectividad del hábitat, particularmente en la época de lluvias facilitando la dispersión de individuos entre los sitios de hibernación, forrajeo y reproducción (Sinsch, 1990; Dunning *et al.* 1992; Pilliod *et al.* 2002).

Dentro del parque no hay especies exóticas que incidan negativamente sobre la abundancia de *L. chiricahuensis*. Es importante que las políticas de manejo del mismo tiendan a evitar la introducción de especies de peces muy agresivas con fines recreativos, particularmente la pesca deportiva (como la lobina negra) (Knutson *et al.* 2004). De igual forma, para efectos de la conservación de *L. chiricahuensis*, el programa de manejo debe evitar cualquier actividad que implique modificaciones a la calidad del agua actual, particularmente hacia la cobertura vegetal y el pH, como la agricultura y ganadería (Knutson *et al.* 2004; Mazerolle *et al.* 2005; Anderson y Arruda, 2006).

En particular, el manejo y conservación de *L. chiricahuensis* dentro del parque debe centrarse en las pozas 3, 4 y 5, dado que son las que presentan la mayor abundancia de ranas adultas, tienen el mayor éxito reproductivo y constituyen refugios para la especie durante el estiaje.

En la temporada de lluvias, las pozas estacionales son un hábitat o recurso complementario a las pozas permanentes, las cuales aparentemente constituyen hábitat de hibernación y reproducción. La importancia de la cobertura forestal a 100 m como variable que contribuye significativamente a la abundancia de ranas indica que, además de las pozas

en sí, debe existir una zona núcleo que debe ser conservada alrededor de dichas pozas (Semlitsch y Jensen, 2001; Calhoun *et al.* 2005; Mazerolle *et al.* 2005; Pittman, 2005).

El manejo de *L. chiricahuensis* dentro del Parque Ecológico El Tecuán debe complementarse por estudios sobre la influencia de variables del paisaje a una escala mayor a la empleada en el presente trabajo, ya que existen varios trabajos como Knutson *et al.* (1999), Buskirk (2005) y Herrmann *et al.* (2005) que han demostrado el efecto negativo de modificaciones sustanciales al paisaje ocasionadas por actividades antropocéntricas sobre la riqueza específica y abundancia de especies, particularmente aquellas incluidas dentro de categorías de riesgo, como es el caso de la especie objeto del presente estudio.

CONCLUSIONES

Las conclusiones más importantes del presente trabajo fueron:

- Existieron diferencias significativas en la abundancia de *L. chiricahuensis* en pozas permanentes y estacionales del Parque Ecológico El Tecuán. También se detectaron cambios importantes en la variable respuesta entre la temporada de estiaje y lluvias. Los predictores relacionados significativamente con la abundancia de *L. chiricahuensis* fueron diferentes en ambas temporadas. Esto sugiere cambios ambientales estacionales en los requerimientos del hábitat de la especie bajo estudio.

- El hidroperiodo tuvo una influencia significativa sobre el éxito reproductivo de *L. chiricahuensis* en la temporada de estiaje y conjuntando los datos de las temporadas de estiaje y lluvias. En estiaje, las pozas estacionales tuvieron menor abundancia de este ránido que las pozas permanentes en estiaje. Estas últimas presentaron éxito reproductivo de dicha especie.

- En estiaje, las pozas permanentes aparentemente constituyen hábitat de hibernación y reproducción de *L. chiricahuensis* siendo las pozas más importantes para el manejo de la especie dentro del Parque Ecológico.

- En la temporada de lluvias, las variables fisicoquímicas y morfométricas (temperatura, pH, profundidad, área) fueron las más correlacionadas con la abundancia de *L. chiricahuensis*. Los modelos local y biótico de regresión lineal describieron mejor la variabilidad de la abundancia de ranas en pozas medianas a pequeñas. El modelo local de regresión logística describió adecuadamente el comportamiento de las pozas bajo estudio.

- Las variables del hábitat a nivel del paisaje explicaron un porcentaje bajo del comportamiento de la abundancia de *L. chiricahuensis* en lluvias y no tuvieron valor

predictivo en estiaje. Los predictores del hábitat locales explicaron un porcentaje mayor de la variabilidad de la abundancia del ránido de interés.

- El manejo del hábitat para la conservación de *L. chiricahuensis* dentro del Parque Ecológico El Tecuán debe enfocarse fundamentalmente sobre variables del hábitat local. Sin embargo, no debe omitirse los efectos de la cobertura forestal alrededor de las pozas sobre la abundancia de ranas adultas, puesto que la variable respuesta también depende de esta.

- Futuros programas de manejo del parque deben considerar los cambios estacionales que operan sobre el hábitat de las pozas y la dinámica poblacional de *L. chiricahuensis*. Es importante que las políticas de manejo del mismo tiendan a evitar la introducción de especies exóticas con fines recreativos (como la lobina negra) y a evitar cualquier actividad que implique modificaciones a la calidad del agua actual.

- Las pozas permanentes artificiales pueden ser un hábitat apropiado, particularmente en invierno. Debe existir un hábitat núcleo que abarque porciones forestales adyacentes a las pozas en sí.

LITERATURA CITADA

Anderson, S. H. y H. H. Shugart. 1974. Habitat selection of breeding in an east Tennessee deciduous forest. *Ecology* 55: 828-873.

Anderson, L. y J. A. Arruda. 2006. Land use and anuran biodiversity in southeast Kansas, USA. *Amphibians and Reptile Conservation* 4: 46-59.

Babbitt, K. J., M. J. Baber y T. L. Tarr. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1539-1552.

Bachmann, K. 1969 Temperature adaptations of amphibians embryos. *The American Naturalist* 103: 115-130.

Beebee, T. J. C. 1985. Discriminant analysis of amphibian habitat determinants in south-east England. *Amphibia-Reptilia* 6: 35-43.

Beja, P. y R. Alcazar. 2003. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. *Biological Conservation* 114: 317-326.

Berven, K. A. y D. E. Gill. 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. *American Zoologist* 23: 85-97.

Beschta, R. L., R. E. Bilby, G. W. Brown, L. B. Holtby y T. D. Hofstra. 1987. Stream temperature and aquatic habitat: fisheries and forestry interactions. Pp. 199-232. *In* E. Salo y T. Cundy (Eds.), *Proceedings of a Symposium Streamside Management: Forestry and Fishery Interaction*. University of Washington, Seattle, U.S.A.

Brown, G. H. y J. T. Krygier. 1970. Effects of clearcutting on stream temperature. *Water Resources Research* 6: 1133-1139.

Bosch, J. y I. Martínez-Solano. 2003. Factors influencing occupancy of breeding ponds in a montane amphibian assemblage. *Journal of Herpetology* 37: 410-413.

Buskirk, J. 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936-1947.

Calhoun, A. J. K., N. A. Miller y M. W. Klemens. 2005. Conserving pool-breeding amphibians in human-dominated landscapes through local implementation of best development practices. *Wetlands Ecology and Management* 13: 291-304.

Collinge, S. K., K. L. Prudic y J. C. Oliver. 2010. Effects of local habitat characteristics and landscape context on grassland butterfly diversity. *Conservation Biology* 17: 178-187.

Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-695.

Corn, P. S. y R. B. Bury. 1989. Logging in western Oregon: Responses of headwater habitat and stream amphibians. *Forest Ecology and Management* 29: 39-67.

Cunjak, R. A. 1986. Winter habitat of northern leopard frogs, *Rana pipiens*, in a southern Ontario stream. *Canadian Journal of Zoology* 64: 255-257.

Currie, W. y E. D. Bellis. 1996. Home range and movements of the bullfrog, *Rana catesbiana*. *Copeia* 1969: 688-692.

Cushman, S. A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation* 128: 231-240.

DeMaynadier, P. G. y M. L. Hunter Jr. 1999. Canopy closure and juvenile emigration by pool-breeding amphibians in Maine. *Journal of Wildlife Management* 63: 1-450.

Denöel, M. y A. Lehmann. 2006. Multi-scale effect of landscape processes and habitat quality on newt abundance: implications for conservation. *Biological Conservation* 130: 495-504.

Denver, R. J. 1998. Hormonal correlates of environmentally induced metamorphosis in the western spadefoot toad, *Scaphiopus hammondi*. *General and Comparative Endocrinology* 110: 326-336.

Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

DiMauro, D. y M. L. Hunter. 2002. Reproduction of amphibians in natural and anthropogenic temporary pools in managed forests. *Forest Science* 48: 397-406.

Duellman, W.E. 1992. Reproductive strategies of frogs. *Scientific American* 267: 80-87.

Duellman, W. E. y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, U.S.A.

Dunning, J. B., B. J. Danielson, y H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.

Ficetola, G. F., M. Valota y F. de Bernardi. 2006. Temporal variability of spawning site selection in the frog *Rana dalmatina*: consequences for habitat management. *Animal Biodiversity and Conservation* 29: 157-163.

Field, P. L. y S. K. Jain (Eds.). 1992. *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. Chapman and Hall, New York, U.S.A.

Findlay, C. S. y J. Houlihan. 1997. Antropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 11: 1000-1009.

Freda, J. y W. A. Dunson. 1986. Effects of low pH and other chemical variables on the local distribution of amphibians. *Copeia* 1986: 454-466.

Frost, J. S. y J. T. Bagnara. 1977. Sympatry between *Rana blairi* and the southern form of leopard frog in southeastern Arizona (Anura: Ranidae). *Southwestern Naturalist* 22: 443- 453.

Frost, J. S. y J. E. Platz. 1983. Comparative assessment of modes of reproductive isolation among four species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex). *Evolution* 37: 66-78.

Fuck, W. C., A. E. Greene, P. S. Corn y F. W. Allendorf. 2004. High dispersal in a frog species suggests that it is vulnerable to habitat fragmentation. *Biology Letters* Doi:10.1098/rsbl.2004.0270.

Gahl, M. K., A. K. K. Calhoun y R. Graves. 2009. Facultative use of seasonal pools by American bullfrogs (*Rana catesbiana*). *Wetlands* 29: 697-703.

Galindo-Leal, C. 1987. La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zoologica Mexicana* n. s. 19: 1-22.

Geladi, P. y B. R. Kowalski. 1986. Partial least squares regression: a tutorial, *Analytica Chimica Acta* 185: 1-17.

Gilpin, M. y I. Hanski. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London, England.

Goater, C. P. 1994. Growth and survival of post metamorphic toads: interactions among larval history, density and parasitism. *Ecology* 75: 2264-2274.

Gonzalez-Elizondo, M. 1997. Florística de áreas protegidas en el estado de Durango. Informe Final, proyecto H100 CONABIO. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Durango, México.

Gosner, K. L. y I. H. Black, 1957. The effects of acidity on the development and hatching on New Jersey frogs. *Ecology* 38: 256-262.

Gysel, L. W. y L. J. Lyon. 1987. Análisis y evaluación del hábitat. Pp. 321-344. *In*: H. S. Mosby, R. H. Giles y S. D. Schemnitz (Eds.), *Manual de Técnicas de Gestión de Vida Silvestre*. 4 edición, The Wildlife Society Inc., Bethesda, Maryland, U.S.A.

Hall, L. S., P. R. Krausman y M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.

Halverson, M. A., D. K. Skelly, J. M. Kiesecker y L. K. Freidenburg. 2003. Forest mediated light regime linked to amphibian distribution and performance. *Oecologia* 134: 360-364.

Hanski, I. y M. E. Gilpin. 1997. *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego, California, U.S.A.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.

Harding, J. H. 1997. *Amphibians and Reptiles of the Great Lakes Region*. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, U.S.A.

Hazell, D., R. Cunningham, D. Lindenmayer, B. Mackey y W. 2001. Use of farm dams as frog habitat in an Australian agricultural landscape: factors affecting species richness and distribution. *Biological Conservation* 102: 155-169.

Hecnar, S. J., y R. T. M'Closkey. 1997. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation* 79: 123-131.

Hecnar, S. J. y R. T. M'Closkey. 1998. Species richness patterns of amphibians in southwestern Ontario ponds. *Journal of Biogeography* 25: 763–772.

Herrmann, H. L., K. J. Babbitt, M. J. Baber, R. G. Congalton. 2005. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biological Conservation* 123: 139-149.

Hillis, D. M. y T. P. Wilcox. 2005. Phylogeny of the New World true frogs (*Rana*). *Molecular Phylogenetic Evolution* 34: 299-314.

Holenweg, A. K. 2001. Dispersal rates and distances in adult water frogs, *Rana lessonae*, *R. ridibunda*, and their hybridogenetic associate *R. esculenta*. *Herpetologica* 57: 449-460.

Houlahan, J. y C. S. Findlay. 2003. The effects of adjacent land use on wetland amphibian species richness and community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1078-1094.

IUCN 2008. *2008 IUCN Red List of Threatened Species*. In: www.iucnredlist.org. Consultado el 19 Marzo 2009.

Jansen, A., y M. Healey. 2003. Frog communities and wetland condition: relationships with grazing by domestic livestock along an Australian floodplain river. *Biological Conservation* 109: 207-219.

Jennings, R. D. 1988. Ecological studies of the Chiricahua leopard frog, *Rana chiricahuensis*, in New Mexico. Report to Share with Wildlife, New Mexico Department of Game and Fish, Santa Fe, New Mexico, U.S.A.

Jennings, R. D. 1990. Activity and reproductive phenologies and their ecological correlates among populations of the Chiricahua leopard frog, *Rana chiricahuensis*. Report

to Endangered Species Program/Share with Wildlife, New Mexico Department of Game and Fish, Santa Fe, New Mexico, U.S.A.

Joly, P., C. Miaud, A. Lehmann y O. Grolet. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15: 239-248.

Jung, R. E., G. H. Dayton, S. J. Williamson, J. R. Sauer y S. Droege. 2002. An evaluation of population index and estimation techniques for tadpoles in desert pools. *Journal of Herpetology* 36: 465-472.

Knutson, M., J. R. Sauer, D. A. Olsen, M. J. Mossman, L. M. Hemesath y M. J. Lannoo. 1999. Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, U.S.A. *Conservation Biology* 13: 1437–1446.

Knutson, M., W. B. Richardson, D. M. Reineke, B. R. Gray, J. R. Parmelee y S. W. Weick. 2004. Agricultural ponds support amphibians populations. *Ecological Applications* 14: 669-684.

Laan, R. y B. Verboom. 1990. Effects of pool size and isolation on amphibians Communities. *Biological Conservation* 54: 251-262.

Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, London, England.

Lane, S., A. J. Hamer y M. J. Mahony. 2007. Habitat correlates of five amphibians species and of species-richness in a wetland system in New South Wales, Australia. *Applied Herpetology* 4: 65-82.

Laurila, A. 1998. Breeding habitat selection and larval performance of two anurans in freshwater rock-pools. *Ecography* 21: 484-494.

Lannoo, M. J. 1998. Amphibians conservation and wetland management in the Upper Midwest: A catch 22 for the cricket frog. Pp. 331-339 *In*: M. J. Lannoo (Eds.), Status and Conservation of Midwestern Amphibians. University of Iowa Press, Iowa City, Iowa, U.S.A.

Lehtinen, R. M., S. M. Galatowitsch, J. R. Tester. 1999. Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. *Wetlands* 19: 1-12.

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.

Levins, R. 1970. Extinction. Pp. 77-107. *In*: M. Gesternhaber (Eds.), Some Mathematical Problems in Biology. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, U.S.A.

Loman, J. y B. Lardner. 2006. Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment *Journal of Applied Ecology* 43: 690–700.

Luther, D., J. Hilty, J. Weiss, C. Cornwall, M. Wipf y G. Ballard. 2008. Assessing the impact of local habitat variables and landscape context on riparian birds in agricultural, urbanized, and native landscapes. *Biodiversity Conservation* 17: 1923-1935.

Lynch, M. 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnology and Oceanography* 24: 253-272.

Macan, T. T. 1977. The influence of predation on the composition of freshwater animal communities. *Biological Reviews* 52: 45–70.

MacArthur, R. y E. O. Wilson. 1963. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. U.S.A

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

Mazerolle, M. J. 2003. Detrimental effects of peat mining on amphibian abundance and species richness in bog. *Biological Conservation* 113: 215-223.

Mazerolle, M. J. y M. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* 6: 117-124.

Mazerolle, M. J., A. Desrochers y L. Rochefort. 2005. Landscape characteristics influence pond occupancy by frogs after accounting for detectability. *Landscape Applications* 15: 824-834.

McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*. 2a Edition, Chapman & Hall, Londres, England.

McGarigal, K., S. Cushman y S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, New York, U.S.A.

Mecham, J. S. 1968. Evidence of reproductive isolation between two populations of the frog, *Rana pipiens*, in Arizona. *Southwestern Naturalist* 13: 35-44.

Merritt, R. W., K. W. Cummins y M. B. Berg. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 4a edición, Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, U.S.A.

Miller, A. H. 1942. Habitat selection among higher vertebrate and its relation to intraspecific variation. *American Naturalist* 76: 25-35.

Morand, A. y J. Pierre. 1995. Habitat variability and space utilization by the amphibian communities of the French upper-rhone floodplain. *Hydrobiologia* 300-301: 249-257.

Moore, J. A. 1939. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of amphibian. *Ecology* 20: 459-478.

Naughton, G. P., C. B. Henderson, K. R. Foresman y R. L. McGraw. 2000. Long-toed salamanders in harvested and intact Douglas-fir forest of western Montana. *Ecological Applications* 10: 1681-1689.

Newman, R. A., y A. E. Dunham. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchi*). *Copeia* 1994: 372-381.

Nussbaum, R. A., E. D. Brodie Jr., y R. M. Storm. 1983. *Amphibians and Reptiles of the Pacific Northwest*. University Press of Idaho, Moscow, Idaho, U.S.A.

Oertli, B., D. Auderset-Joye, E. Castella, R. Juge, D. Cambin y J. B. Lachavanne. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* 104: 59-70.

Osawa, S. y T. Kasuno. 2001 Dispersal of brown frogs *Rana japonica* y *R. ornativentris* in the forest of the Tama Hills. *Current Herpetological* 20: 1-10.

Parris, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 1-10.

Paton, P. W. C. y W. B. Crouch. 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies. *Conservation Biology* 16: 194-204.

Patton, D. R. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin* 394: 171-173.

Pechmann, J. H. K., D. E. Scott, J. W. Gibbons y R. D. Semlitsch. 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 1: 3-11.

Piha, H., L. Miska, M. Piha y J. Merilä. 2007. Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. *Global Change Biology* 13: 300-311.

Pilliod, D., C. R. Peterson y P. I. Ritson. 2002. Seasonal migration of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*) among complementary resources in a high mountain basin. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1849-1862.

Pittmann, B. T. 2005. Observations of upland habitat use by California Tiger Salamanders based on burrow excavations. *Transactions of the Western Section of the Wildlife Society* 1: 26-30.

Platz, J. E., y J. S. Mecham. 1979. *Rana chiricahuensis*, a new species of leopard frog (*Rana pipiens* complex) from Arizona. *Copeia* 1979: 383-390.

Reques, R. y M. Tejedo. 1997. Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 829-851.

Richter-Box, A., G. A. Llorente y A. Montori. 2007. Structure and dynamics of an amphibian metacommunity in two regions. *Journal of Animal Ecology* 76: 607-618.

Rosenzweig, M. L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyd rodent species. *Ecology* 54: 111-117.

Rowe, C. L. y W. A. Dunson. 1995. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of central Pennsylvania, U.S.A. *Oecologia* 102: 397-403.

Russell, A. P., A. M. Bauer y M. K. Johnson. 2005. Migration in amphibians and reptiles: an overview of patterns and orientation mechanisms in relation to life history strategies. *In: A. M. T. Elewa (Eds.). Migration of Organisms: Climate, Geography, Ecology.* Springer Publishing, New York, U.S.A.

Schmid, W. D. 1965. Some aspects to the water economies of nine species of amphibians. *Ecology* 46: 261-269.

Schneider, D. W. y T. M. Frost. 1996. Habitat duration and community structure in temporary pond. *Journal of North American Benthological Society* 15: 64-86.

Scott, N. J., y R. D. Jennings. 1985. The tadpoles of five species of New Mexican leopard frogs. *Occasional Papers for the Museum of Southwestern Biology* 3:1-21.

Semlitsch, R. D. y J. B. Jensen. 2001. Core habitat, not buffer zone. *National Wetlands Newsletter* 23: 5-11.

Sexton, O. J. y H. Heatwole. 1968. An experimental investigation of habitat selection and water loss in some anoline lizards. *Ecology* 49: 762-767.

Skelly, D. K., E. E. Werner y S. A. Cortwright. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80: 2326-2337.

Skelly, D. K., L. K. Freidenburg y J. M. Kiesecker. 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology* 83: 983-992.

Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology, Ecology and Evolution* 2: 65-79.

Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka y K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.

Smith, D. C. 1983. Factor controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale Michigan. *Ecology* 64: 501-501.

Smith, M. A. y D. M. Green. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110-128.

Snodgrass, J. W., M. J. Komoroski, A. L. Bryan y J. Burger. 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibians species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology* 14: 414-419.

Sredl, M. J. y J. P. Collins. 1992. The interaction of predation, competition and habitat complexity in structuring an amphibian community. *Copeia* 1992: 607-614.

Sredl, M. J. y R. D. Jennings. 2005. *Rana chiricahuensis*: Platz and Mecham, 1979, Chiricahua leopard frog. Pp. 546-549 *In*: M. J. Lanoo (Eds.), *Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Amphibians*. University of California Press, Berkeley, California, U.S.A.

Sredl, M.J., y L.S. Saylor. 1998. Conservation and management zones and the role of earthen cattle tanks in conserving Arizona leopard frogs on large landscapes. Pp. 211-225. *In*. *Proceedings of Symposium on Environmental, Economic, and Legal Issues Related to Rangeland Water Developments*, November 13-15, 1997. Tempe, Arizona, U.S.A.

Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistle. 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.

Tarr, M. y K. J. Babbitt. 2008. *The Importance of Hydroperiod in Wetland Assessment: A Guide for Community Officials, Planner, and Natural Resource Professionals*. University of New Hampshire Cooperative Extension, U. S. A.

Trenham, P. C., H. B. Shaffer, E. D. Koenig y M. R. Stromber. 2000. Life history and demographic variation in the California Tiger Salamander (*Ambystoma californiense*). *Copeia* 2000: 365-377.

U. S. Fish and Wildlife Service. 2005. Draft Chiricahua leopard frog (*Rana chiricahuensis*) Recovery Plan. U. S Fish and Wildlife Service. Southwest Region, Albuquerque, New Mexico, U.S.A.

Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47: 893-901.

Warren, T. L., M. G. Betts, A. W. Diamond y G. J. Forbes. 2005. The influence of local habitat and landscape composition on cavity-nesting birds in a forest mosaic. *Forest Ecology and Management* 214: 331-343.

Wellborn, G. A., D. K. Skelly y E. E. Werner. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:337-263.

Wilbur, H. M. 1972. Competition, predation, and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community. *Ecology* 53: 3-21.

Wilbur, H. M. 1984. Complex life cycles and community organization in amphibians. Pp. 194-224, *In*: P. W. Price, C. N. Slobodchikoff y W. S. Gaud (Eds.), *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. John Wiley and Sons, New York, U.S.A.

Woodward, B. D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use by temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology* 64: 1549-1555.

Woodward, B. D. 1987. Clutch parameters and pond use in some Chihuahuan desert anurans. *The Southwestern Naturalist* 32: 13-19.

Wyman, R. L. 1988. Soil acidity and moisture and the distribution of amphibians in five forest of south-central New York. *Copeia* 1988: 394-399.

Wyman, R. L. y J. Jancola. 1992. Degree and scale of terrestrial acidification and amphibian community structure. *Journal of Herpetology* 26: 392-401.

Zug, G. R., L. Vitt y J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: an Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 2da edición, Academic Press, New York, U.S.A.

Zweifel, R. G. 1968. Reproductive biology of anurans of the arid southwest, with adaptation of embryos to temperature. *Bulletin of the Museum of Natural History* 140:1-64.

ANEXOS.

ANEXO I. DATOS CRUDOS DE LAS VARIABLES DEL HABITAT LOCALES Y DEL PAISAJE EN AMBAS TEMPORADAS (ESTIAJE Y LLUVIAS).

Cuadro 30. Valores obtenidos para las variables del hábitat que operan a una escala local en ambas temporadas (estiaje y lluvias) de las pozas bajo estudio.

POZA	TH2O (°C)		PH		CND (mS/cm)		CONCO2 (mg/l)		Saturación O2 (%)		AREA (m ²)		PERIMETRO (m)		PROFUNDIDAD MAXIMA (cm)		FORMA		ODONATA (individuos)		DEPRDONAT A (individuos)		HEMPTERA (individuos)		DEPRHEMIPTE RA (individuos)		PECES (individuos)		AJOLOTES (individuos)		THAMNOPHIS (individuos)		DENSIDARB (individuos/m ²)		COBERT	
	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD
1	16.89	3.99	6.81	0.56	0.05	0.01	3.96	1.53	43.67	18.43	2330.15	2050.04	193.21	143.50	56.67	48.56	1.23	0.16	14	13.53	5	7.57	9	8.14	0	0.58	0	0.00	8	11.31	2	2.08	0.68	0.00	0.11	0.00
2	24.17	4.37	6.40	0.35	0.04	0.01	3.89	1.05	47.13	15.79	4244.11	180.88	267.56	14.64	67.50	17.68	1.16	0.04	61	86.27	0	0.00	2	2.83	1	0.71	0	0.00	4	5.66	1	0.35	0.17	0.00	2.54	0.00
3	17.39	4.71	7.05	0.70	0.07	0.08	4.43	2.08	53.09	26.50	11598.93	3737.87	568.67	135.71	168.25	56.68	1.49	0.12	59	41.85	5	9.84	56	105.09	3	4.36	95	131.48	2	2.12	2	1.50	1.65	0.00	4.07	0.00
4	21.40	5.76	7.29	1.22	0.04	0.04	4.83	2.20	57.95	27.27	6053.55	2633.60	356.94	92.29	193.75	71.81	1.31	0.15	70	95.01	1	1.50	6	4.51	0	0.00	15	16.27	1	1.41	1	1.50	0.27	0.00	0.80	0.00
5	16.46	6.05	6.76	0.33	0.09	0.09	4.39	2.56	53.53	33.28	339.95	146.36	93.23	30.51	55.00	21.21	1.43	0.16	15	19.62	0	0.50	2	1.71	1	0.96	0	0.50	0	0.00	1	0.58	0.07	0.00	0.20	0.00
6	18.21	1.54	6.27	0.28	0.06	0.01	3.32	0.75	35.77	7.86	1688.07	1033.94	167.35	68.77	62.50	31.82	1.16	0.11	6	8.49	1	0.71	3	3.54	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.71	0.19	0.00	2.90	0.00
7	21.34	3.11	7.43	1.26	0.10	0.07	3.78	1.78	45.69	24.41	1807.45	1093.44	201.78	90.62	99.67	33.32	1.35	0.18	76	131.06	0	0.58	21	35.80	2	4.04	0	0.00	1	1.41	1	1.15	0.17	0.00	2.50	0.00
8	16.51	5.43	7.24	0.71	0.06	0.03	4.04	2.06	47.26	25.03	135.96	87.34	54.88	31.76	43.33	23.63	1.30	0.33	26	39.95	0	0.00	1	0.58	0	0.58	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	17.26	0.72	7.81	0.76	0.05	0.00	3.90	0.55	40.64	6.29	156.21	30.79	55.30	13.87	30.83	24.75	1.25	0.18	7	1.41	0	0.00	1	2.12	0	0.00	2	4.95	0	0.00	0	0.71	0.00	0.00	0.00	0.00

Cuadro 31. Valores obtenidos para las variables del habitat que operan a una escala de paisaje en ambas temporadas (estiaje y lluvias) de las pozas bajo estudio.

POZA	DLINPOND (m)		DSTREAM (m)		PROMDLIN (m)		PROMDSTREAM (m)		FOREST100 (m ²)		FOREST250 (m ²)		FOREST500 (m ²)		FOREST1000 (m ²)		POZAS100M (m ²)		POZAS250M (m ²)		POZAS500M (m ²)		POZAS1000 (m ²)			
	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD	μ	SD		
1	1507.32	459.88	950.51	1344.22	1707.97	297.60	2801.67	3962.17	9081.87	3215.43	41697.27	4620.94	145966.63	6344.55	570794.61	25011.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2	1547.82	10.60	1154.00	1632.00	2636.56	12.29	2196.10	3105.75	18547.84	599.61	99372.37	1006.27	361069.97	1570.01	1479990.38	2578.52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3	333.54	381.24	23.23	32.85	1532.11	79.85	1518.60	2147.62	38794.90	8674.63	156473.26	14409.16	507028.10	22160.59	1756796.25	49465.23	95.61	111.83	95.61	111.83	95.61	111.83	10934.84	7885.67		
4	10.01	2.46	17.38	24.58	1614.23	859.38	1330.35	1881.41	34840.78	7631.80	166102.17	13316.64	476427.32	18468.94	1540405.99	30640.93	441.92	243.35	441.92	243.35	3430.08	4008.73	13328.83	10637.93		
5	7.15	4.38	16.54	23.39	1244.25	82.15	1278.01	1807.38	11590.36	956.96	119411.50	2501.91	424326.64	4174.76	1437928.71	6829.78	5931.33	2310.18	6155.52	2730.99	8509.03	5291.14	21068.08	10291.16		
6	757.43	3.37	968.71	1369.97	1801.52	19.25	1359.33	1922.38	10363.64	3339.57	76701.57	9969.78	309076.25	12356.79	1165435.96	27478.93	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2563.50	0.00	
7	740.59	21.54	415.71	587.90	1915.02	12.06	1782.60	2520.98	22923.66	3381.95	137670.06	13071.50	513535.78	21824.79	1871755.59	34400.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	15107.82	5138.84		
8	5.34	3.01	16.54	23.39	1238.13	31.20	1392.48	1969.27	11764.19	906.02	115488.90	2412.68	421407.39	4111.29	1438431.94	6529.14	6664.61	1895.25	7296.39	2858.89	10100.20	4901.38	24478.94	9675.88		
9	4.42	0.00	15.75	32.85	1390.77	4.28	1082.86	2078.15	13385.15	401.75	105470.04	914.92	416708.29	1693.95	1489764.21	1352.38	6509.50	256.47	10837.95	241.21	12521.11	241.21	27583.50	4576.78		