



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Entidad Académica

Patrones de la diversidad de
anfibios y reptiles en el dosel de la selva
de Los Tuxtlas, Veracruz.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

CARLOS OMAR BECERRA SORIA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

COMITÉ TUTORAL: Dra Norma Leticia Manríquez Morán
Dr. Martin Ricker Raymann

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2012



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Entidad Académica

Patrones de la diversidad de
anfibios y reptiles en el dosel de la selva
de Los Tuxtlas, Veracruz.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

CARLOS OMAR BECERRA SORIA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

COMITÉ TUTORAL: Dra Norma Leticia Manríquez Morán
Dr. Martin Ricker Raymann

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2012



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 7 de mayo de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **BECERRA SORIA CARLOS OMAR** con número de cuenta **300344457** con la tesis titulada **"Patrones de la diversidad de anfibios y reptiles en el dosel de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz"**, realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES:**

Presidente: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Vocal: M. EN C. GEORGINA SANTOS BARRERA
Secretario: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN
Suplente: DRA. ELLEN ANDRESEN
Suplente: DR. MARTIN RICKER REYMANN

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de junio de 2012.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Se agradece al apoyo brindado por la beca de CONACYT #328535

Se agradece al tutor principal de la tesis el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por su apoyo orientación y paciencia durante todo el proceso del la maestría.

Se agradece los miembros del comité tutorial. Dra. Norma Leticia Manríquez Morán y Dr. Dr. Martin Ricker por su apoyo, sugerencias y atención al momento de cada encuentro que tuvimos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi madre por su apoyo y ayuda en todo momento.

A Pedro Westendarp por todos los conocimientos de escalada que me aportó, además por toda la ayuda que me brindó en campo y por brindarme su amistad.

A Erika Loeza por ayudarme en los muestreos, por apoyarme cuando sentía que el proyecto no iba a resultar, por ser parte de la logística del proyecto y simplemente por estar ahí en muchos momentos... Gracias por todo.

A Amilcar y María Teresa por toda su ayuda en campo y por soportarme como dictador durante los muestreos.

A Rosy por toda la ayuda que me ha brindado para poder realizar todos mis muestreos durante estos años, además darme su amistad y confianza por tantos años.

A los amigos que siempre han estado ahí para apoyarme desde la licenciatura y a las nuevas amistades que conocí durante este periodo de mi vida.

A Chiara Castiglioni por ser una gran amiga desde los muy inicios de la maestría, aunque muchas veces me llegó a desesperar.

A Liliana Pahua por enseñarme a ver la vida de una manera diferente.

A la Mandarina mecánica.

A la región de Los Tuxtlas y a todas las personas que he conocido en ese lugar.

ÍNDICE DE FIGURAS	1
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
<i>Biodiversidad del dosel</i>	5
<i>Factores ambientales y distribución</i>	5
ANTECEDENTES	7
<i>Estudios de dosel en México</i>	9
<i>Herpetofauna en Los Tuxtlas</i>	9
JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	11
<i>Objetivos particulares</i>	11
HIPÓTESIS	12
MÉTODOS	13
<i>Sitio de estudio</i>	13
<i>Prueba piloto</i>	15
<i>Muestreo</i>	15
<i>Muestreo activo</i>	16
<i>Muestreo por trampeo</i>	17
<i>Toma de datos de anfibios y reptiles</i>	19
<i>Análisis de datos</i>	19
RESULTADOS	23
<i>Esfuerzo y éxito de captura</i>	23
<i>Características de los árboles</i>	23
<i>Composición de anfibios y reptiles</i>	24
<i>Riqueza esperada</i>	26
<i>Diversidad</i>	27
<i>Diversidad por estrato</i>	28
<i>Distribución con respecto a la altura</i>	30

<i>Distribución de la comunidad de anfibios y reptiles</i>	31
<i>Distribución de los anfibios y reptiles dentro del gradiente ambiental</i>	32
<i>Uso de hábitat</i>	34
<i>Muestreo por trampeo</i>	38
DISCUSIÓN	40
<i>Distribución de la herpetofauna del dosel</i>	40
<i>Diversidad por estrato</i>	44
<i>Diversidad</i>	45
<i>Abundancia</i>	47
<i>Abundancia con relación a la altura</i>	48
<i>Trampas vs. muestreo por recorridos</i>	49
<i>Importancia de los muestreos en el dosel</i>	50
CONCLUSIONES	52
REFERENCIAS	54
Anexo 1. Tablas de contingencia.	71
Anexo 2. Valores de la Prueba de residuos ajustados para las variables ambientales.	74
Anexo 3. Correlaciones de Pearson.	77
Anexo 4. Lista de especies y su abundancia relativa por especie de árbol.	78

ÍNDICE DE FIGURAS

<i>Figura 1. Ubicación geográfica de la porción Norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas y de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.</i>	14
<i>Figura 2. Esquema de la colocación de las cuerdas para los muestreos activos.</i>	17
<i>Figura 3. Esquema de la disposición de las trampas en el árbol.</i>	18
<i>Figura 4. Relación de las variables ambientales y las especies de árboles.</i>	24
<i>Figura 5. Riqueza esperada de anfibios y reptiles a lo largo del muestreo, usando los estimadores ICE y Chao 2.</i>	27
<i>Figura 6. Curvas de rarefacción de anfibios y reptiles de los 4 estratos, con intervalos de confianza del 95%.</i>	29
<i>Figura 7. Distribución de las especies con relación a la altura (media, mediana, intervalos mínimos y máximos).</i>	30
<i>Figuras 8. Distribución de anfibios y reptiles dentro de un gradiente ambiental.</i>	34
<i>Figura 9. Lepidophyma tuxtlae capturada en una de las trampas.</i>	39

ÍNDICE DE CUADROS

<i>Cuadro 1. Origen biogeográfico de las especies en la región de Los Tuxtlas.</i>	9
<i>Cuadro 2. Composición de la comunidad de anfibios y de reptiles en los árboles de Los Tuxtlas.</i>	25
<i>Cuadro 3. Riqueza y densidad de anfibios y reptiles.</i>	25
<i>Cuadro 4. Análisis de la totalidad de anfibios.</i>	27
<i>Cuadro 5. Índices de diversidad (H') y dominancia (d y $1/d$) de la herpetofauna en los cuatro estratos.</i>	28
<i>Cuadro 6. Especies y abundancias relativas por estrato.</i>	29
<i>Cuadro 7. Valores de las tablas de contingencia de anfibios y reptiles.</i>	32
<i>Cuadro 8. Ecuaciones de regresión múltiple de las variables ambientales de los árboles que determinan la presencia de reptiles en la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz.</i>	35
<i>Cuadro 9. Intervalos de tolerancia de las variables ambientales para cada especie.</i>	37

RESUMEN

En los últimos años el dosel ha tomado un papel importante en los estudios del bosque tropical, el cual se considera como uno de los hábitats terrestres más ricos del planeta, manteniendo quizás del 40% de las especies existentes. Sin embargo, a causa del difícil acceso, el alto costo del equipo y a la falta de métodos de muestreo, el dosel sigue siendo un ambiente poco explorado.

Dentro de los estudios faunísticos realizados en el dosel, la gran mayoría se enfocan a grupos de invertebrados. En el caso de los vertebrados, se conoce información principalmente de aves y mamíferos. Los hábitos crípticos que presentan los anfibios y reptiles y su difícil captura, provocan que se desconozca casi por completo la diversidad y la estructura de estas comunidades del dosel. Este trabajo pretende analizar la estructura vertical de las comunidades de anfibios y reptiles en el dosel de la selva del bosque tropical en Los Tuxtlas, determinar el uso del microhábitat que ocupa cada una de las especies en el dosel y evaluar la incidencia de las especies de anfibios y reptiles dentro de un gradiente ambiental.

Se utilizaron dos tipos de muestreo, uno por trampas y otro por recorridos a lo largo del árbol. Durante el muestreo se acumularon un total de 224 horas-hombre de esfuerzo, con un éxito de captura de 0.38 individuos por hora de muestreo. Con el método de muestreos por recorridos se registraron 87 individuos pertenecientes a 11 especies, mientras que en el muestreo por trampeo se registraron 4 individuos de una especie de lagartija (*Lepidophyma tuxtlae*), durante los 62 días en que se dejaron abiertas las trampas. La efectividad del muestreo total se comprobó comparando la riqueza observada y los valores obtenidos por los estimadores de riqueza ICE y Chao 2. Se

realizó una prueba de totalidad de especies, la cual estima que el número de las especies encontradas en el muestreo es el máximo que se puede encontrar en el sitio durante el tiempo muestreado. *Lepidophyma tuxtlae* fue la especie más abundante con 27 individuos, los cuales se encontraron desde 1 m de altura hasta los 31 m de altura. De los 87 individuos que se encontraron en los árboles, más de la mitad se encontraron abajo de los 10 m y conforme la altura aumentaba el número de individuos disminuía, siendo 32 m la altura máxima a la que se encontró un ejemplar de la serpiente *Spilotes pullatus*. *L. tuxtlae* fue la única especie que se encontró en los 4 estratos (sotobosque, tronco, ramas primarias y ramas secundarias), aunque su densidad disminuyó de manera drástica conforme se subía de estrato.

Las tablas de contingencia, entre especies y variables ambientales, indican que la especie del árbol ($P=0.019$) y el sitio en el que fueron observados los individuos ($P=0.0001$) son factores que determinan la distribución de la herpetofauna del dosel. El análisis de correspondencias canónicas mostró la distribución de las especies de anfibios y reptiles dentro de un gradiente ambiental. Un análisis de regresión múltiple reveló el uso del hábitat para las especies con mayor presencia. Estos dos últimos análisis demostraron que las especies presentes en el dosel responden de manera diferente a los gradientes espaciales y ambientales.

ABSTRACT

The canopy is considered one of the richest habitats on earth. However, because of their inaccessibility they are largely still unexplored environment. Most diversity studies on canopy are about invertebrates, birds and mammals, but only few have been focused on amphibians and reptiles. Our study pretends to explore and understand the vertical structure of the herpetofaunal communities in the canopy of Los Tuxtlas topical rainforest to determine composition, richness and species abundance, together with the microhabitat use of each species in the environment gradient.

Fieldwork was done with day and night time calibrated samplings in vertical transects on the trees, using a single rope technique. With a 224 man hour effort we sampled 26 trees registering 87 individuals of amphibians and reptiles of 11 species. Most of them were found below 10 m height. The Los Tuxtlas tropical night lizard (*Lepidophyma tuxtlae*) was the dominant specie with 27 individuals registered between 2 to 31 m high.

The rarefaction curves demonstrated that the secondary tree branch was the richest stratum were 20 individuals of nine species were recorded; and the trunk was the stratum with most abundance recording 27 individuals of only seven species. Tree species and foraging site were the main factors determining the distribution of the canopy herpetofauna. A canonical correspondence analysis showed that the tree features, like canopy coverage or the number of microhabitats, were the main factors affected the distribution of the herpetofauna. A multiple regression analysis was performed to determine the habitat use of most abundant species. We concluded that the canopy herpetofauna does not distribute in a vertical pattern and that the tree features affected the distribution of the canopy species.

INTRODUCCIÓN

El término dosel hace referencia a la capa superior de vegetación de los bosques (Richards, 1954), la cual restringe el paso de varios factores ambientales, como la luz solar y la lluvia. El dosel está constituido por la combinación del follaje, las ramas principales y secundarias, además de la flora y la fauna presente (Parker, 1995; Moffet, 2000). No obstante, el difícil acceso ha provocado que el dosel sea un ambiente pobremente estudiado (Nadkarni, 2004), especialmente en los bosques tropicales húmedos.

El dosel presenta una gran variedad de microambientes (Benzing, 1990; Parker, 1995). Factores como la velocidad del viento, la temperatura y la humedad relativa pueden presentar variaciones muy importantes en distancias muy cortas entre las ramas y el tronco (Freiberg, 1996). La densidad de árboles y la cobertura del dosel van a tener una gran influencia en el gradiente microambiental de la selva (Parker, 1995). Se ha reportado que los factores ambientales presentan cambios más marcados en la parte superior de un árbol que en el sotobosque; las temperaturas máximas y la mínimas en un día se pueden registrar en la zona del dosel (Shaw, 2004). Sin embargo, los niveles de humedad relativa son más bajos en la parte superior que en la inferior (Geiger, 1965). Otros factores que varían de manera vertical son el viento y la lluvia (Geiger, 1965; Parker, 1995; Shaw, 2004). Todas estas variaciones podrían afectar la distribución y el comportamiento de las especies que se encuentren en el dosel.

Shaw (2004) propone cuatro categorías para dividir un bosque de manera vertical de acuerdo a sus características microambientales y a su biota. Las categorías propuestas son: suelo, sotobosque, dosel inferior y dosel superior. La biota del dosel se puede distribuir a diferentes alturas de una manera no homogénea (Smith, 1973;

Richards, 1983; Oliver y Larson, 1990). Esta distribución va a estar relacionada principalmente a la tolerancia de las especies con respecto a los factores como la luz, la humedad, la temperatura, floración, fructificación, presencia de plantas epífitas y/o presas potenciales (Smith, 1973; Guldin y Lorimer, 1985; Terborgh, 1985).

Biodiversidad del dosel

El dosel de los bosques se encuentra como uno de los hábitats terrestres más ricos del mundo, manteniendo cerca del 40% de las especies existentes del planeta (Basset *et al.*, 2003; Mitchell *et al.*, 2002). Nadkarni (2004) menciona que en el dosel se encuentra un total de 28,500 especies de plantas epífitas, equivalente al 10% del total de plantas vasculares, mientras que Novotny *et al.* (2002) y Sørensen (2004) señalaron que en el dosel se encuentra entre el 20 y 25% de los invertebrados, siendo el grupo mejor estudiado (Russell-Smith y Stork, 1994; Behan-Pelletier y Winchester, 1998; Evans-Walter *et al.*, 1998; Basset, 2001; Schulze *et al.*, 2001; Stuntz *et al.*, 2002; Southwood *et al.*, 2005). En el caso de los vertebrados, se conoce información principalmente de mamíferos y aves (Leigh *et al.*, 1995; Kalko y Handley, 2001; Kays y Allison, 2001). Sin embargo, sobre los anfibios y reptiles se han realizado pocos estudios, debido a los hábitos crípticos que presentan estos animales (Kays y Allison, 2001) y a su difícil captura, haciendo que se desconozca casi por completo la diversidad y la estructura de las comunidades del dosel (McCracken y Forstner, 2008).

Factores ambientales y distribución

Las especies no se distribuyen de manera aleatoria dentro de un paisaje, sino son sensibles a gradientes ambientales que determinan la disponibilidad de recursos y manifiestan una adaptación al medio (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 1999; Zug *et al.*, 2001).

La distribución de las especies en lugares óptimos va a depender de las tolerancias ecofisiológicas de las especies y de las interacciones con otros organismos (Whittaker *et al.*, 1973). Factores como la humedad relativa, la luz incidente y la temperatura tienen una gran influencia en la riqueza, abundancia y distribución de las especies dentro de los fragmentos de vegetación nativa (Murcia, 1995; Harper *et al.*, 2005). La distribución espacial de las especies de anfibios y reptiles está dada por la interacción entre los requerimientos fisiológicos de los organismos, la disposición de recursos y las características físicas del hábitat (Zug *et al.*, 2001).

El efecto que tengan los factores ambientales sobre las especies va a depender de los hábitos que estas presenten y del tipo de hábitat que necesiten (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Las diversas actividades que realiza un organismo requieren de componentes ambientales específicos (Krausman, 1999). En respuesta a las temperaturas altas y ambientes secos, la mayoría de los anfibios estivan, además de presentar cambios en la tasa de crecimiento individual, en el uso de hábitat, la habilidad para reproducirse y en la duración del periodo reproductivo (Crump, 2003). En cambio, para las lagartijas la cobertura del dosel es más importante, ya que se pueden mover de manera vertical u horizontal entre las ramas o el tronco para aumentar o disminuir la exposición solar o para huir de las altas temperaturas del suelo (Bauwens *et al.*, 1996, 1999; Grover, 1996; Schauble y Grigg, 1998).

ANTECEDENTES

El mayor número de trabajos en el dosel están enfocados hacia el grupo de los invertebrados. Estos estudios se basan en la colocación de trampas, rocío de insecticidas, balsas aéreas, grúas o búsquedas en bromelias (Russell-Smith y Stork, 1994; Behan-Pelletier y Winchester, 1998; Evans-Walter *et al.*, 1998; Basset, 2001; Schulze *et al.*, 2001; Stuntz *et al.*, 2002; Didham y Fagan, 2003; Southwood *et al.*, 2005; Basset *et al.*, 2007). Para las aves, los métodos de estudio se basan en observaciones, ya sea desde torres en el dosel o desde el suelo, mediante acceso a nidos y por colocación de redes (Humphrey *et al.*, 1968; Greenberg, 1981; Loiselle, 1988; Munn, 1991; Munn y Loiselle, 1995; Derlindati y Caziani, 2005). Para el muestreo de mamíferos se han usado técnicas como el uso de grúas, caminos aéreos y la colocación de trampas Sherman y redes a diferentes alturas (Leite *et al.*, 1996; Malcolm, 1991; 1995; Kalko y Handley, 2001; Kays y Allison, 2001; Monteiro-Vieira y Monteiro-Filho, 2003; Lambert *et al.*, 2005).

En cambio, algunos muestreos para los anfibios y reptiles se han basado en observaciones a nivel del suelo, limitando el muestreo a alturas inferiores de 10 m. Kraus y Allison (2004) encontraron varios individuos de la especie *Litoria rubrops* (Hylidae) entre los 1.5 y 2.5 m de altura en un bosque de niebla en Nueva Guinea, lo cual fue suficiente para referir a esta rana como una especie arbórea. Otro caso similar, es el de la rana *Pristimantis tantanti*, que sólo ha sido observada entre los 1.5 y 8.0 m de altura en el Amazonas peruano (Lehr *et al.*, 2007). Otro estudio realizado en Malasia, encontró que la riqueza de las especies de anfibios y reptiles arbóreos era mayor que la observada en el sotobosque, sin embargo, la altura máxima explorada fue de 2 m (Inger, 1980).

Otras formas de estudiar anfibios y reptiles en el dosel se basan en la colocación de cuerdas, búsquedas en bromelias o por medio de la observación de rampas o caminos aéreos. Al estudiar la herpetofauna de las bromelias en Florida, Neil (1951) encontró una gran riqueza de especies, como la serpiente *Elaphe obsoleta*, lagartijas como *Anolis carolinensis*, *Anolis sagrei* y *Hemidactylus turcicus*, así como las ranas *Hyla cinerea*, *Hyla squirella* y *Eleutherodactylus ricordii*. En un estudio realizado en la Estación de la Biodiversidad de Tupitini en Ecuador, McCracken y Forstner (2008) recolectaron bromelias para la búsqueda de anfibios y reptiles, encontrando a varios individuos de las ranas *Dendrobates ventrimaculatus*, *Eleutherodactylus aureolineatus*, *E. waoranii* y *Osteocephalus taurinus*; sin embargo, sólo se encontró una especie de gecko (*Thecadactylus rapicauda*). Algunos anfibios y reptiles usan a las bromelias como sitios de refugio y forrajeo, ya que éstas brindan protección, una fuente de agua y un lugar para encontrar alimento. Guayasamin *et al.* (2006) encontraron una nueva especie de rana (*Eleutherodactylus aureolineatus*) en bromelias de la selva Amazónica de Brasil. Por su parte, Henle y Knogge (2009), al realizar una búsqueda en las bromelias en Brasil se encontraron la lagartija *Urostrophus vautieri*, la cual utiliza a las bromelias como su sitio de reposo.

Vitt y Zani (1996), al colocar cuerdas en los árboles del Amazonas ecuatoriano, encontraron que la lagartija *Tropidurus flaviceps* se distribuye sólo a grandes alturas en los árboles, principalmente en huecos; esta especie sólo había sido recolectada en árboles recién caídos (Duellman, 1978). Otros estudios como los de Reagan (1992) demuestran que la lagartija *Anolis stratulus* presenta una mayor abundancia en las partes más altas de los árboles dentro de la selva de Tabonuco, Puerto Rico. Por su parte, Rand (1964) encontró que para varias especies de *Anolis* de

dosel es más importante el diámetro de los sitios de percha que la altura a la que se encuentra.

Estudios de dosel en México

En México se han realizado algunos estudios del dosel, sin embargo; la mayoría se han enfocado en artrópodos (Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006) o en mamíferos (Estrada y Coates-Estrada, 1985). Sobre los anfibios y reptiles, el único antecedente que se conoce es el de Vogt (1987), quien estudió el dosel de Los Tuxtlas por medio de cercas de desvío a diferentes alturas (3, 10 y 15 m), encontrando varias especies de serpientes (*Leptodeira annulata*, *Leptophis mexicana* y *Oxybelis aenus*), lagartijas (*Anolis uniformis*, *Corytophanes hernandezii*, *Sceloporus variabilis*, *Iguana iguana* y *Basiliscus vittatus*), ranas (*Smilisca baudinii* y *Smilisca cyanosticta*) y sólo una especie de salamandra (*Bolitoglossa platydactyla*); no mencionó el tiempo de trampeo. Sin embargo, fuera de esta propuesta de trampeo, no se conoce ningún estudio formal de anfibios y reptiles del dosel en México.

Herpetofauna en Los Tuxtlas

La fauna de Los Tuxtlas presenta una alta diversidad, al igual que su flora. Se han registrado 139 especies de mamíferos (una endémica) y 565 de aves (dos endémicas), las cuales conforman el 28.3% y el 53.2% del total de especies de mamíferos y aves, respectivamente, para México (González-Azuara, 2006). La herpetofauna conocida cuenta con 162 especies, el 16% de todas las especies registradas en el país. Quince especies se consideran endémicas, lo cual hace que la región adquiera una posición relevante dentro del país (Vogt *et al.*, 1997; Flores-Villela, 1993; 1991). La herpetofauna

se divide en 45 especies de anfibios y 117 de reptiles, que conforman el 15.9% y el 17% de las especies registradas de ambos grupos en el país (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997). En cuanto a los endemismos, hay cuatro especies de anfibios y 11 especies de reptiles únicas para la región, lo cual consiste en el 9.4% del total de especies de la región (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997). Como ocurre en la mayoría de los grupos que habitan la región, la herpetofauna está representada principalmente por géneros encontrados en el neotópico (Cuadro 1).

Cuadro 1. Origen biogeográfico de las especies en la región de Los Tuxtlas.

	Anfibios (365)	Reptiles (684)	Total (1049)
Especies de origen neártico	22 (6%)	96 (14%)	158 (15%)
Especies de origen sudamericano	168 (46%)	88 (13%)	209 (20%)
Especies de origen mesoamericano	175 (48%)	479 (70%)	661 (63%)
Otro (Especies introducidas)	0%	21 (3%)	21 (2%)

En la planicie costera la herpetofauna es similar a la de los estados colindantes, como Tabasco y Campeche, pero en zonas montañosas las especies se encuentran en remanentes de bosque mesófilo donde coexisten especies endémicas y neotropicales (Pérez-Higareda *et al.*, 1987). En la región se destacan las familias Hylidae, Leptodactylidae y Plethodontidae, entre los anfibios, y las familias Colubridae y Polychrotidae, entre los reptiles. De todas las especies registradas, sólo *Hemidactylus frenatus* se reporta como una especie introducida desde las Filipinas (Vogt *et al.*, 1997).

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

La mayoría de los estudios de anfibios y reptiles en el bosque tropical húmedo en México han presentado un sesgo de altura, ocasionado por la visibilidad o el alcance del colector, llegando a una altura máxima de hasta 2 m (Igner, 1980; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Luna-Alcántara, 2011). Los pocos estudios que se han realizado a alturas mayores de los 2 m son, por lo general, de una sola especie y basados en un tipo de muestreo. Estudios de poblaciones de lagartijas del dosel son los de Rand (1964), Reagan (1992 y 1995) y Waldron y Humphries (2005). Estudios sobre la composición de la comunidad herpetofaunística se basan en búsqueda en bromelias a diferentes alturas (Smith, 1941; Neill, 1951; McCracken y Forstner, 2008) o en la colocación de trampas (Vogt, 1987). Sin embargo, estos estudios tienen como objetivo complementar los inventarios herpetofaunísticos, sin pretender entender a fondo la estructura de las comunidades del dosel y su interacción con el medio. Es por esto que el motivo de este trabajo es analizar y comparar la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles a diferentes alturas del dosel de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Objetivos particulares

- Analizar la riqueza, composición y abundancia de las especies en las comunidades de anfibios y reptiles del dosel en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.
- Analizar y comparar la distribución espacial de las especies de anfibios y reptiles en diferentes estratos: ramas secundarias, ramas primarias, tronco y sotobosque.
- Determinar el uso del microhábitat que ocupa cada una de las especies en el dosel, evaluando las características ambientales a tres niveles: sitio de percha, transecto y región.

- Comparar las técnicas de muestreo por búsqueda y por trampeo, en términos de su eficiencia de captura.

HIPÓTESIS

- Si las especies del dosel se ven afectadas por la altura del sitio de percha (Rand, 1964), entonces se espera encontrar una distribución espacial característica por especies en la copa, ramas, tronco y sotobosque. Las opciones son:
 1. La comunidad herpetofaunística del dosel no presentará una influencia por la altura.
 2. La comunidad herpetofaunística del dosel presentará una estructura vertical.
 3. Solo algunas especies van a presentar una preferencia por alguna altura.
- La riqueza, composición y/o abundancia de especies será diferente en los distintos sitios de percha: copa, ramas, tronco y sotobosque ya que las condiciones microambientales presentan diferencias marcadas a lo largo del árbol (Freiberg, 1996) y la distribución de las especies se ve influenciada por las condiciones ambientales (Smith, 1973; Terborgh, 1985; Guldin y Lorimer, 1985)
- La herpetofauna del dosel presente una preferencia por altas temperaturas y humedad, ya que así es para la herpetofauna del suelo (Urbina-Cardona *et al.*, 2006).
- Debido a los hábitos de algunas especies de anfibios y reptiles, se esperaría que la diversidad encontrada en el muestreo por recorridos sea diferente a la encontrada en el trampeo.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El área de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, la cual 155,122 ha, dentro de la reserva de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas de la UNAM. La estación se ubica en la planicie costera del golfo de México, en la parte sur del estado de Veracruz dentro del municipio de San Andrés Tuxtla, a 30 km NE de la ciudad de Catemaco por la carretera Catemaco-Montepio, en el sureste de México (Figura 1). La Estación cuenta con una reserva de bosque tropical perennifolio (selva alta perennifolia) que comprende 640 ha divididas en Lotes y esta ubicada entre los 95° 04' Y 95° 0 9' de longitud oeste y los 18° 3 4' Y 18° 36' de latitud norte. La reserva se localiza en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla y ocupa un terreno inclinado cuya altitud varía de los 150 m en su lado este, hasta aproximadamente 650 m en su lado oeste. En gran parte los alrededores están convertidos en potreros o acahuales, excepto hacia el flanco oeste. El cual está cubierto por selva que se extiende hacia el volcán San Martín (Vogt & Guzmán. 1988; Dirzo *et al.*, 1997). La región de Los Tuxtlas es una zona con una gran diversidad biológica y un grado de endemismo alto, debido a la heterogeneidad del paisaje ocasionada por factores como clima, latitud, acción antropogénica y topografía (Dirzo *et al.* 1997).

La temperatura media anual varia desde los 24.1 a los 27.2 °C (Gutiérrez-García y Ricker, 2011). La precipitación media anual fluctúa los 4,000 mm, para las zonas de bosque tropical lluvioso, con una temporada de secas entre marzo y mayo y una temporada de lluvias entre junio y febrero (Gutiérrez-García y Ricker, 2011). La región de Los Tuxtlas representa el límite boreal de la selva tropical lluviosa en el Continente Americano (Dirzo y Miranda, 1991; Dirzo y García, 1992; Torres-Orozco *et*

al., 1997). La región de Los Tuxtlas es considerada como uno de los ecosistemas de mayor importancia para la conservación de la herpetofauna del sur de México (Urbina-Cardona y Flores-Villela 2010).

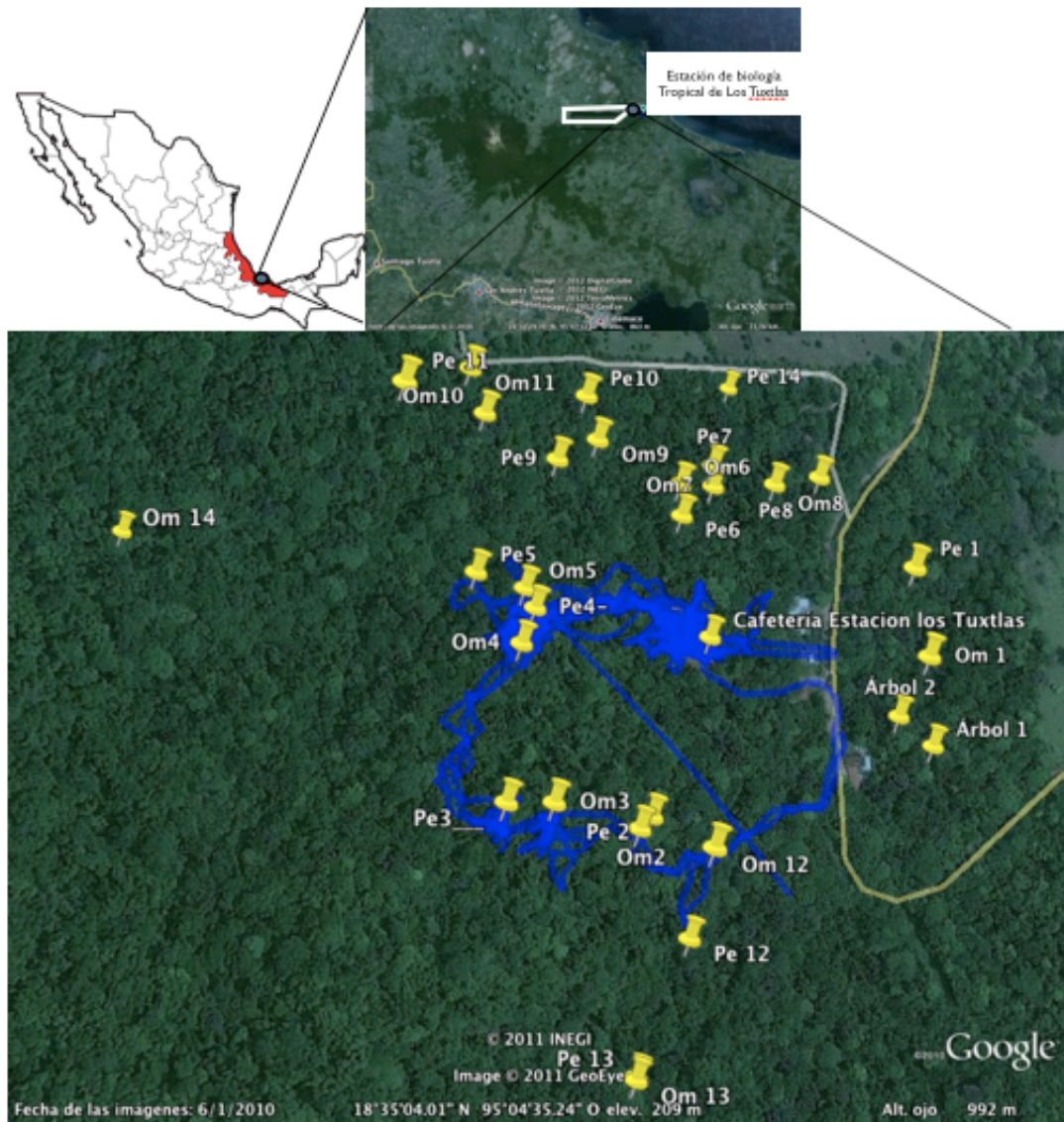


Figura 1. Ubicación geográfica de la porción Norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas y de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Los puntos amarillos significan los árboles muestreados y las líneas azules las veredas de la estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas.

El estudio se llevó a cabo a una altitud de 200 msnm en la parte de selva alta perennifolia sobre suelos profundos (Miranda y Hernández, 1963). Este tipo de

vegetación se localiza en altitudes que oscilan entre los 160 y los 350 m. En esta zona el dosel presenta una altura de entre 30 y 35 m, aunque se pueden encontrar individuos de hasta 40 m (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Las especies arbóreas de gran tamaño son: *Nectandra ambigens*, una especie abundante que alcanza hasta 35 m de altura (Dirzo *et al.*, 1997), *Ficus yoponensis* con una altura de hasta 30 m (Ibarra-Manríquez y Sánchez-Ríos, 1997), *F. tecolutensis* entre 25 y 30 m (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997), *Ceiba pentandra* capaz de alcanzar hasta más de 40 m y *Cecropia obtusifolia* con una altura entre los 20 y 35 m (Álvarez-Buylla Roces, 1997).

Prueba piloto

Se realizó una prueba piloto del 30 de marzo al 10 de abril del 2010. Esta prueba se realizó para encontrar las mejores técnicas de muestreo a utilizar en los árboles durante el trabajo de campo. Se probaron diferentes formas de colocar la cuerda en el árbol, cómo asegurarla y cómo quitarla. Además, se realizaron pruebas sobre la forma de desplazamiento en el árbol por medio de la cuerda y sobre la mejor técnica para realizar las búsquedas de anfibios y reptiles en el árbol, tanto de día como de noche.

Muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo durante dos temporadas de lluvias. El primer muestreo abarcó los meses de junio, julio y agosto del 2010 con el esfuerzo de dos personas y la segunda temporada sólo fue durante el mes de julio del 2011 con el esfuerzo de tres personas. El muestreo consistió en dos etapas: un muestreo activo y un muestreo por trampeo. Los muestreos activos consistieron en recorridos de dos horas en el día (11:00-13:00) y dos horas por la noche (21:00-23:00), mientras que el

muestreo por trapeo se basó en la colocación de trampas en diferentes alturas de los árboles.

El muestreo se desarrolló de la siguiente manera: en el primer día se colocaban las cuerdas, en el segundo día se muestreaba, en el tercer día se quitaban las cuerdas y se ponían en otros árboles y en el cuarto día se revisaban las trampas. Los árboles para hacer los muestreos y poner las cuerdas fueron de al menos 20 m de altura, de buena salud, con ramas lo suficientemente gruesas para soportar el muestreo y sin panales de avispas o abejas.

Muestreo activo

Se hicieron dos temporadas de muestreo activo durante la época de lluvias. Para estos muestreos se utilizaron cuerdas estáticas de 9 mm que fueron colocadas en las ramas de los árboles. Para poder subir la cuerda a las ramas se utilizó un plomo ovalado amarrado a un hilo de pesca de 0.35 mm. El plomo fue lanzado con una resortera apuntando hacia la bifurcación a mayor altura que fuera segura, al pasar el hilo de pesca por la bifurcación se amarró a una piola y al final la cuerda estática. Cuando la cuerda estática ya estaba en la bifurcación se realizó un ascenso para colocar la cuerda de tal manera que un extremo estuviera alejado del tronco, para ascender, y el otro extremo pasara lo más cercano al tronco, para descender (Figura 2). Para evitar el roce de la cuerda con las ramas, se colocaron cintas de seguridad con un mosquetón, por el cual la cuerda era asegurada, evitando así un posible daño de la cuerda provocada por la fricción con la rama. Cada persona contó con un equipo de seguridad para espeleología que consta de un arnés de trabajo, mosquetones de seguro, un gri-gri, un ascensor de puño jumar, un estribo de pie, una cadena de margarita, un casco y cintas

de seguridad. Para tomar las mediciones se utilizó una cinta métrica, un termohigrómetro digital y una libreta de campo.

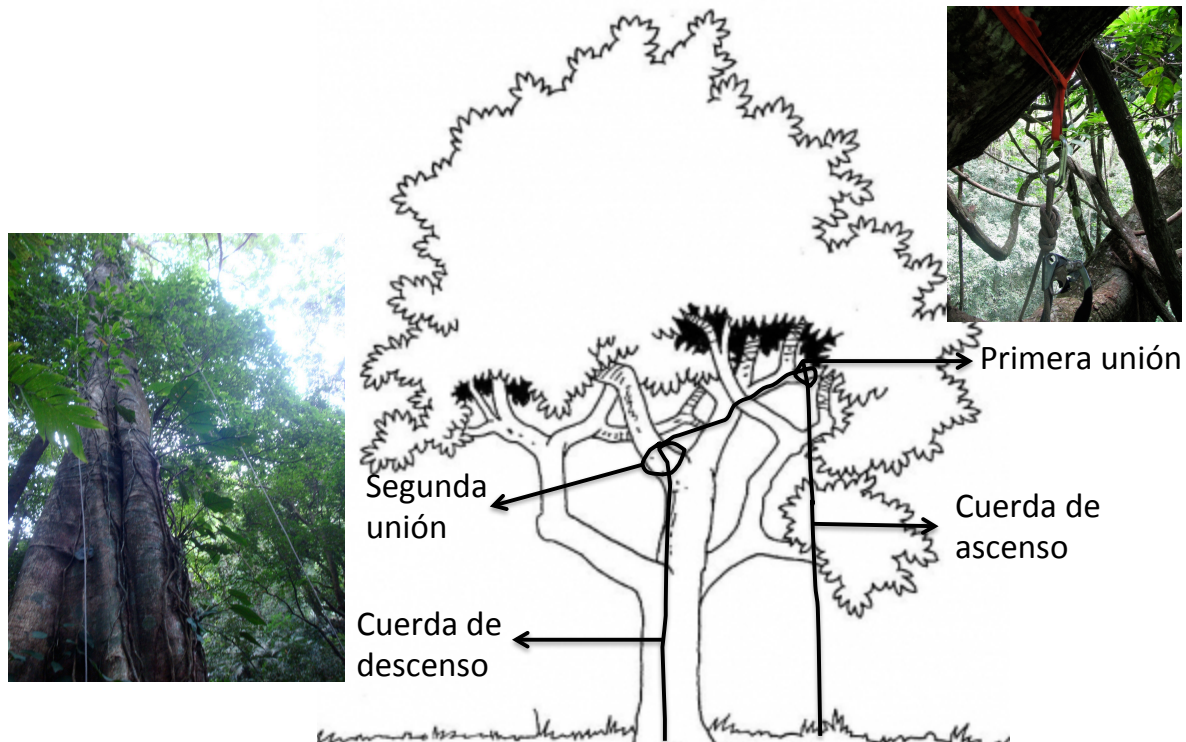


Figura 2. Esquema de la colocación de las cuerdas para los muestreos activos. Donde se detalla el recorrido por la cuerda y la colocación de las uniones.

Los muestreos se realizaron un día después de poner las cuerdas, cada muestreo tenía una duración de 2 horas que se dividían en tres etapas: 30 min para ascender y de observación, 60 min de observación y búsqueda en huecos y epífitas en la parte superior del árbol y 30 min de descenso y búsqueda en el tronco. Cada día se muestreaban dos árboles, un árbol por persona, intentando lograr el máximo número posible de árboles durante el tiempo del muestreo.

Muestreo por trampeo

Se colocaron 54 trampas de embudo en seis árboles, y las trampas se montaron a tres diferentes alturas: sotobosque (entre 3 y 5 m), dosel medio (en la ramificación principal)

y dosel superior (máxima altura alcanzada con la cuerda). Cada trampa consistió de un tubo de PVC con una longitud de 30 cm y un diámetro de 15 cm. En la base se colocó tela de tul para permitir la ventilación de la trampa y del otro extremo se colocó un embudo de fieltro. Las trampas se clavaron en contrafuertes, en el tronco y en las ramas, lugares que podrían ser usados como caminos de anfibios y reptiles (Figura 3).

Las trampas se revisaron cada cuatro días y para que su revisión fuera más fácil se dejaron piolas en los árboles que eran cambiadas por las cuerdas estáticas. Este procedimiento se repitió durante dos meses. Al acabar el muestreo las trampas fueron retiradas. Las trampas sólo se colocaron durante la primera salida.

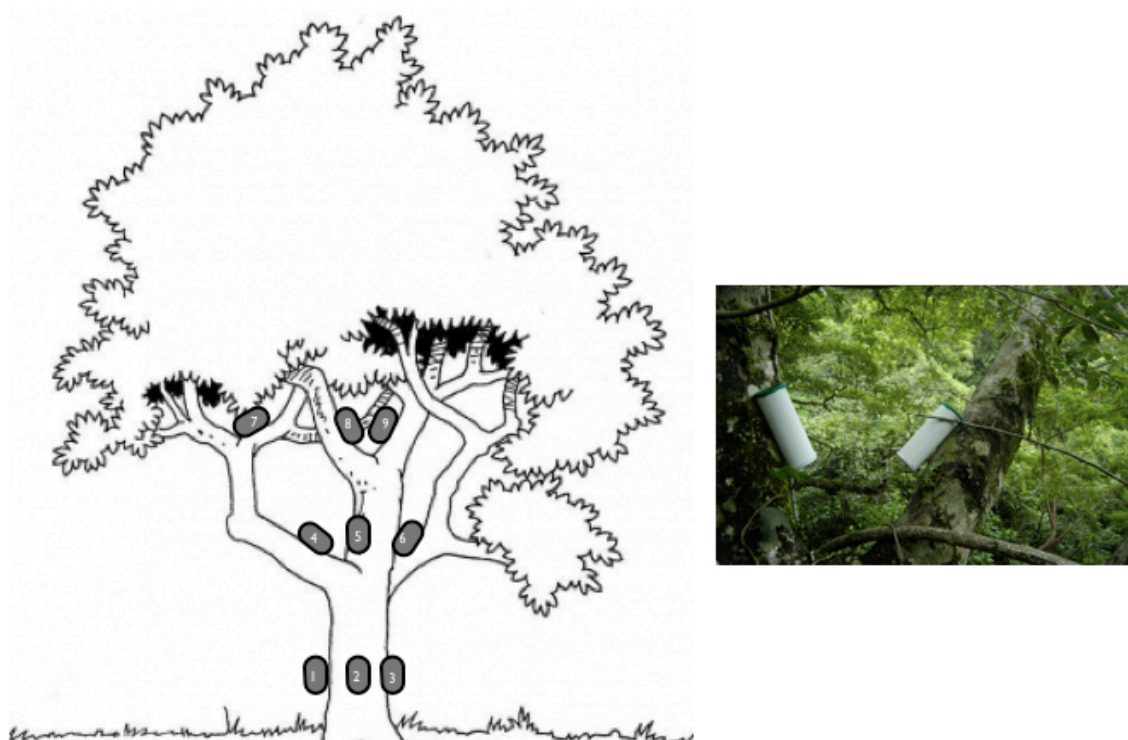


Figura 3. Esquema de la disposición de las trampas en el árbol. Las trampas se colocaron a tres alturas diferentes: 1-3 hasta los 5 metros (sotobosque), 4-6 entre los 10 y 15 m (ramas primarias) y 7-9 a partir de los 20 m (ramas secundarias)

Toma de datos de anfibios y reptiles

Al visualizar a un individuo, lo primero que se hacía era tomarle una fotografía y después se capturaba. Por cada individuo se tomaron datos ambientales en tres niveles: sitio de percha, árbol y regional.

Los datos del sitio de percha fueron: sitio de percha (tronco, hueco, rama, epífita, etc), altura, densidad de epífitas alrededor del sitio de percha, temperatura del sustrato, humedad ambiental, cobertura del sitio, además, se tomaron en cuenta las condiciones ambientales al momento de la captura (lluvia, nubes y viento). Los datos por árbol fueron: la altura del árbol, especie del árbol, número de árboles cercanos, cobertura de la copa, densidad de epífitas y el número de posibles microhábitats. Además, en tres árboles se dejaron *data logger*, uno en cada altura, durante un mes para tomar las mediciones de temperatura y luminosidad, después de pasar el mes los *data loggers* se cambiaron a los árboles faltantes. Por región los datos tomados fueron: precipitación, temperatura promedio y la humedad, que fueron obtenidas de la estación meteorológica de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas..

Análisis de datos

Se determinó la riqueza de especies, composición y abundancia de individuos. Se obtuvo una curva de acumulación de especies de la herpetofauna general y de los días de muestreo, para saber si el muestreo fue representativo. Estos valores se compararon contra los estimadores de riqueza no paramétricos, ICE y Chao 2, utilizando el programa Estimates Win 8.0 (Colwell, 2006).

El estimador Chao 2 se basa en el número de especies que se presentan solamente en un muestreo y reduce el sesgo de los valores estimados (Moreno, 2001),

por lo que representa el más riguroso estimador de los empleados en el análisis de los datos. ICE se basa en especies encontradas en menos de 10 muestreos, y es usado para saber el número de especies que se encuentran en un sitio (Magurran, 2004). Para afirmar que el muestreo fue realizado de la manera correcta y que este sea representativo, los porcentajes de los estimadores deben estar por arriba del 80% de las especies recolectadas (Soberón y Llorente, 1993).

El índice de diversidad de Shannon (H') es una medición que se toma a partir de la riqueza de especies y la abundancia relativa de las mismas (Magurran, 2004). Se asume que los individuos son muestreados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Moreno, 2001). Por lo tanto, la diversidad observada, con relación a la máxima diversidad esperada, adquiere valores de cero cuando hay una sola especie y valores máximos del logaritmo del número de las especies cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 2004; Hutcheson, 1970). Para obtener el índice se usó el programa Biodiversity Pro (McAlecece, 1997). En una comunidad los valores del índice de Shannon, varían entre 0 para comunidades poco diversas y 3.5 para comunidades muy diversas (Magurran, 2004).

La dominancia es un parámetro inverso de uniformidad o equidad de la comunidad. Este índice toma en cuenta la representatividad de las especies con mayor valor de importancia, sin evaluar la contribución del resto de las especies (Moreno, 2001). Para este estudio se utilizó el índice de dominancia de Berger-Parker que marca la importancia de la especie más abundante, mientras que el inverso manifiesta el número de individuos que dominan la muestra. Estos índices se calcularon por medio del programa Biodiversity Pro (McAlecece, 1997). Se obtuvieron los valores de diversidad

y dominancia por estrato (sotobosque, tronco, ramas primarias y ramas secundarias). Para obtener un análisis de riqueza se realizaron curvas de rarefacción, con base en la función Mao Tau obtenida en el programa Estimates 8.0 Win (Colwell, 2006). Este programa menciona que el número de especies aumenta con el tamaño de la muestra, calculando el número de especies esperadas para un número dado de individuos (Magurran, 1998). Con esto se pueden hacer comparaciones entre los números de especies de las comunidades cuando el tamaño de muestra no es similar (Morenoy Muñoz, 2001). Se aplicaron intervalos de confianza de 95% y se compararon gráficamente.

Con los datos ambientales obtenidos de los árboles, mencionados anteriormente, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), con esto se pretendió caracterizar cada especie de árbol de acuerdo a las variables ambientales que presentaban.

Se establecieron los valores de tolerancia máximos, mínimos y el promedio para las variables ambientales y estructurales del microhábitat donde se encontraron los organismos de cada especie y se realizaron tablas de contingencia con una prueba de X^2 de independencia para establecer cuáles son los factores ambientales que afectan la distribución de las especies en los árboles de la Selva de Los Tuxtlas, en caso de que el valor de X^2 fuera significativo se realizó una prueba de residuos ajustados para ver en que casilla existe una relación de dependencia.

Para poder establecer directamente cómo se comportan las especies tomando en cuenta a los factores ambientales se eligió un análisis canónico de correspondencia (CCA). Esta prueba analiza y visualiza la relación entre las especies y múltiples variables ambientales. Es una técnica de ordenación de eigenvectores que

también produce un análisis multivariado de gradientes directos (Ter Braak, 1986). El análisis canónico de correspondencia intenta visualizar los patrones de la variación de ordenamiento dentro de una comunidad, también intenta determinar los patrones principales de la distribución de especies con respecto a las variables ambientales medidas (Ter Braak, 1987). Esta prueba se efectuó utilizando el programa XLSTAT. Se eligió este método debido a que es un método estadístico que logra analizar las variables ambientales, su impacto en la distribución de las especies, a las especies y los sitios específicos simultáneamente, ordenados por los vectores generados por las mismas variables climatológicas y ambientales. Con ésto se puede visualizar el impacto y nivel de importancia de las variables climatológicas y ambientales, sobre cada una de las especies por separado.

Finalmente se usaron modelos de regresión múltiple por pasos (forward stepwise) en STATISTICA 8 (Statsoft, 2008), para detectar las variables del microhábitat relacionadas con la presencia de anfibios y reptiles (abundancia total $n > 5$) en los sitios de percha. Las variables ambientales que presentaron una prueba de F no significativa ($p > 0.05$) fueron eliminadas del modelo.

RESULTADOS

Esfuerzo y éxito de captura

Durante las salidas de campo se muestrearon 28 árboles de 4 especies, encontrando un total de 87 individuos de anfibios y reptiles, acumulando 224 horas-hombre de esfuerzo de captura. En el primer muestreo se observaron 41 individuos agrupados en ocho especies. En la segunda salida se muestrearon los mismos árboles que en la primera salida, con la excepción de cuatro árboles que se cambiaron debido a que no había ramas seguras o porque se habían caído, además en esta salida se decidió eliminar el muestreo por trampeo debido al bajo éxito que tuvo durante la primera salida. Durante la segunda salida se observaron 46 individuos agrupados en ocho especies, de las cuales cuatro se registraron por primera vez en el muestreo

Características de los árboles

Cada especie de árbol se vio agrupada por diferentes variables. El Laurel (*Nectandra ambigens*) estuvo correlacionada positivamente con la cobertura del dosel, la temperatura media y la temperatura superior, así, como a la cobertura de epífitas y con el número de microhábitats disponibles; el Ojoche o Ramón (*Brosimum alicastrum*) se vio correlacionado principalmente por el número de árboles cercanos, y en menor medida a la humedad y a la cobertura del sotobosque; por su parte, el Matapalos (*Ficus yoponensi*) sólo se vio positivamente correlacionado por la variable de intensidad superior y en menor medida la intensidad en el sotobosque y la altura de los árboles y se vio negativamente relacionado a las variables de cobertura (Figura 4).

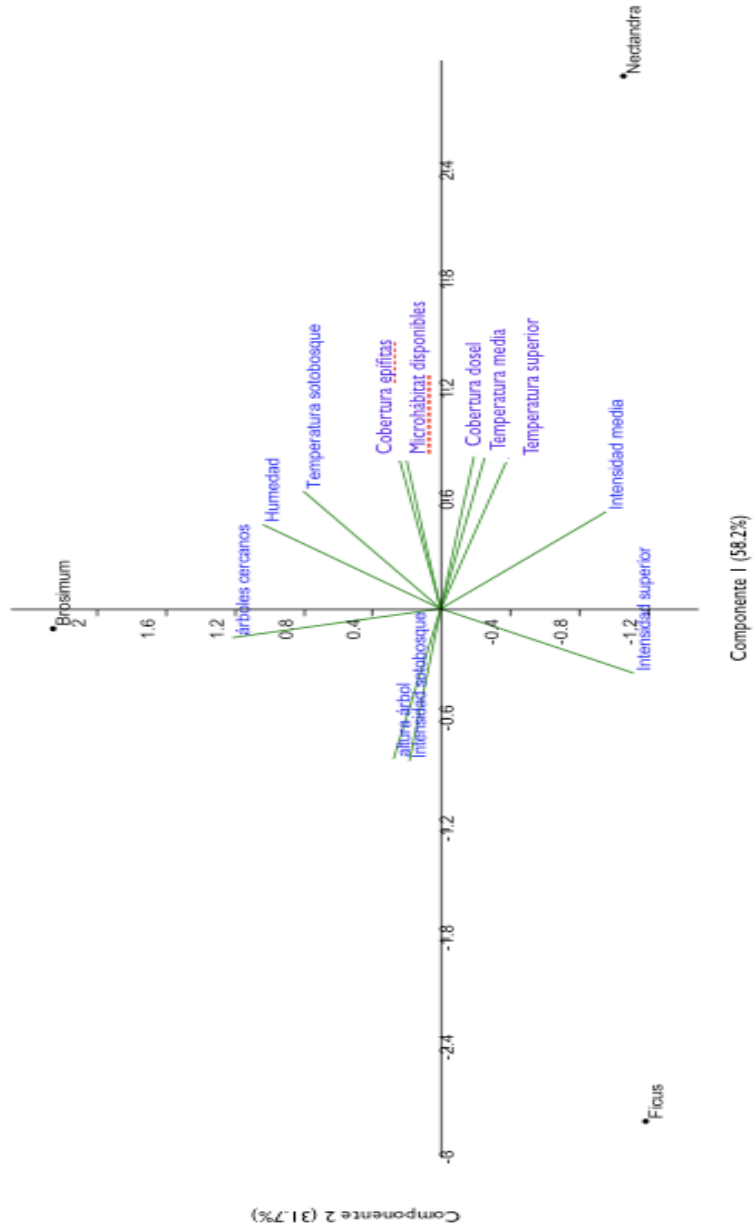


Figura 4. Análisis de componentes principales para establecer la relación entre las variables ambientales y las especies arbóreas.

Composición de anfibios y reptiles

En los árboles de la selva tropical de Los Tuxtlas se encontraron un total de 11 especies en nueve géneros que pertenecen a la Clase Reptilia y dos especies en dos géneros pertenecientes a la Clase Amphibia (Cuadro 2).

Cuadro 2. Composición de la comunidad de anfibios (anuros) y reptiles (lagartijas y serpientes) de los árboles de Los Tuxtlas.

Grupos	Familias	Géneros	Especies
Anuros	2 (28.5%)	2 (22.2%)	2 (18.2%)
Lagartijas	4 (57.1%)	4 (44.4%)	6 (54.5%)
Serpientes	1 (14.2%)	3 (33.3%)	3 (27.3%)
Total	7	9	11

El grupo de los reptiles representó el 81.9% del total de las especies registradas. Dentro de este grupo, el mayor porcentaje fue para las lagartijas de las que se registraron seis especies con un 54.5%, mientras que el grupo de los anuros fue el menos abundante con el 27.3% del total y solo dos especies.

En el cuadro 3 se observa la riqueza y abundancia total de anfibios y reptiles en los árboles de Los Tuxtlas, donde se aprecia que la especie con mayor número de registros es la lagartija *Lepidophyma tuxtlae* (la especie *Lepidophyma tuxtlae* aquí mencionada presenta el número de poros femorales de *L. tuxtlae* y la coloración típica de *L. pajapanensis*, pero para los motivos de esta tesis se utilizará el nombre de *L. tuxtlae*).

Cuadro 3. Riqueza de anfibios y reptiles.

Clase	Familia	Género	Especie	# de registros
Amphibia	Craugastoridae	<i>Craugastor</i>	<i>alfredi</i>	5
	Hylidae	<i>Smilisca</i>	<i>baudinii</i>	4
			Subtotal	9
Reptilia	Polychrotidae	<i>Anolis</i>	<i>pentaprion</i>	1
		<i>Anolis</i>	<i>rodriguezii</i>	4
		<i>Anolis</i>	<i>uniformis</i>	1
	Scincidae	<i>Plestiodon</i>	<i>sumichrasti</i>	16
	Phrinosomatidae	<i>Sceloporus</i>	<i>salvini</i>	25
	Xantusiidae	<i>Lepidophyma</i>	<i>tuxtlae</i>	27
	Colubridae	<i>Pseustes</i>	<i>poecilonotus</i>	1
		<i>Leptodeira</i>	<i>septentrionalis</i>	2
		<i>Spilotes</i>	<i>pullatus</i>	1
	Subtotal			
Total				87

Riqueza esperada

En la Figura 5 se muestra la curva de acumulación de especies de la herpetofauna durante el muestreo, la cual se mantiene en un aumento constante conforme pasaban los muestreos, esto nos indica que si se realizan más muestreos, el número de especies también podría incrementarse. Esto concuerda con los valores obtenidos por los estimadores ICE y Chao 2, los cuales se mantienen en constante aumento hasta llegar a una estimación de 15 y 14 especies respectivamente.

Al realizar una prueba de totalidad de la riqueza con los valores de los estimadores ICE y Chao 2, podemos decir que el muestreo de la herpetofauna es significativo, sin embargo, harían falta más muestreos para encontrar el 100% de las

especies en el dosel (Cuadro 4). Debido a la baja diversidad de anfibios encontrados, se decidió agrupar a los anfibios y reptiles en un análisis único.

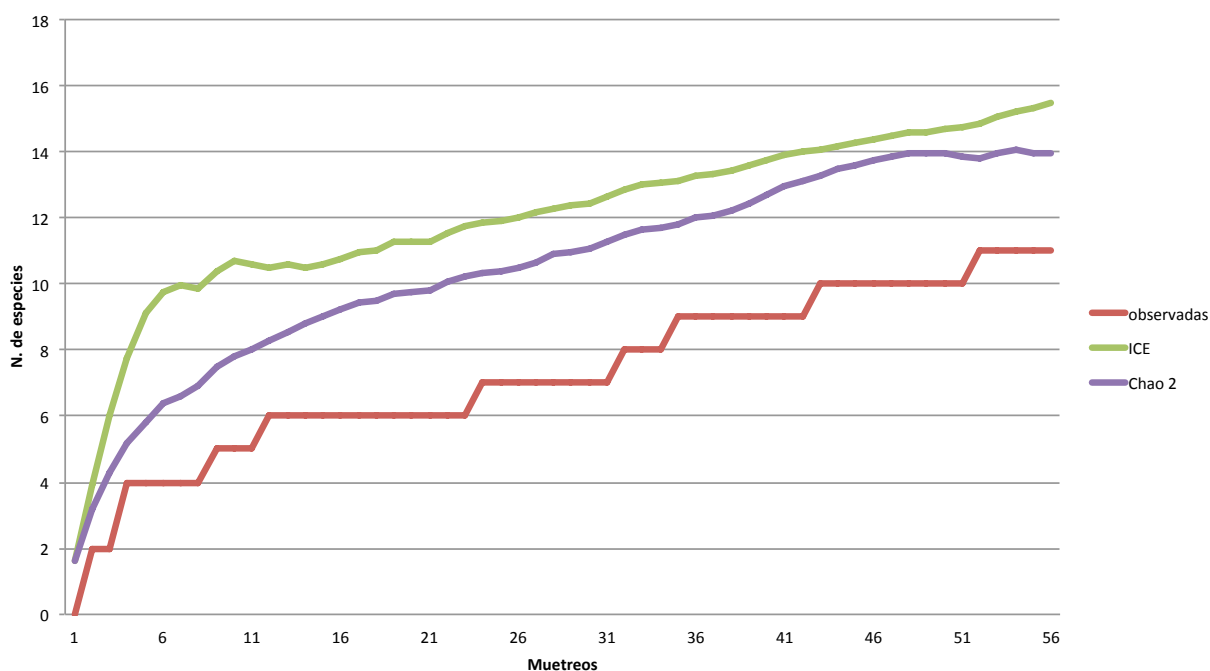


Figura 5. Estimadores ICE y Chao 2 para la herpetofauna a lo largo del muestreo.

Cuadro 4. Análisis de la totalidad de la herpetofauna, de acuerdo con los valores de los estimadores de riqueza y el número de especies observadas..

	Número de especies	Total estimado (%)
Especies observadas	11	
ICE	15	73
Chao 2	14	79

Diversidad

El índice de Shannon fue de 1.77 y la dominancia media fue de 0.31. La especie dominante la lagartija *Lepidophyma tuxtlae* ocupa el 31% de toda la comunidad de reptiles y anfibios, el inverso de la dominancia tuvo un valor de 3.22. Esto nos dice que hay tres especies dominantes (las lagartijas *L. tuxtlae*, *Plestiodon sumichrasti* y *Sceloporus salvini*).

Diversidad por estrato

En el cuadro 5 se presenta el índice de diversidad de Shannon, la dominancia y el inverso de la dominancia de la herpetofauna en cada uno de los estratos. Se puede observar que el estrato que presentó la mayor diversidad fue el de ramas secundarias, donde se encontraron nueve especies de las 11 que se registraron en el muestreo. El estrato con la diversidad más baja fue el del sotobosque, donde se encontraron cinco especies. *L. tuxtlae* fue la única especie dominante en cada uno de los estratos. Fue la única especie que dominó en el estrato del sotobosque, mientras que, *S. salvini* sólo fue dominante en tres estratos (tronco, rama primaria y rama secundaria) y *P. sumichrasti* lo fue en dos (tronco y rama primaria).

Cuadro 5. Índices de diversidad (H') y dominancia (d y $1/d$) de la herpetofauna en cuatro estratos de selva.

	Sotobosque	Tronco	Rama Primaria	Rama secundaria
H'	1.03	1.59	1.46	1.70
D	0.68	0.31	0.31	0.50
Especie dominante	<i>L. tuxtlae</i>	<i>L. tuxtlae</i> <i>S. salvini</i> <i>P. sumichrasti</i>	<i>P. sumichrasti</i> <i>S. salvini</i> <i>L. tuxtlae</i>	<i>S. salvini</i> <i>Smilica baudinii</i> <i>L. tuxtlae</i>
1/d	1.45	3.22	3.14	2.00

En las curvas de rarefacción (Figura 6) se puede observar que con el mismo número de individuos, el estrato de ramas secundarias presenta una riqueza mayor en comparación con los otros estratos. A pesar de que en el tronco se encontró la mayor cantidad de individuos sólo se registraron siete especies, dos menos que las registradas en las ramas secundarias. En el estrato de ramas primarias también se encontraron más individuos que en las ramas secundarias, sin embargo, siendo cinco especies.

En el análisis de riqueza de Mao Tau se muestra que los intervalos de confianza de los estratos de ramas primarias, tronco y sotobosque se superponen por completo, esto nos dice que no existe una diferencia en la riqueza de estos estratos. Por su parte, la riqueza del estrato de ramas secundarias se diferencia de los demás estratos, principalmente de los estratos de ramas primarias y de sotobosque. Un prueba de Friedman demostró que no hay diferencia significativa en la riqueza entre los estratos (valor de $p=0.425 > 0.05$). En el Cuadro 6 se observan las especies y el número de individuos presentes en cada estrato

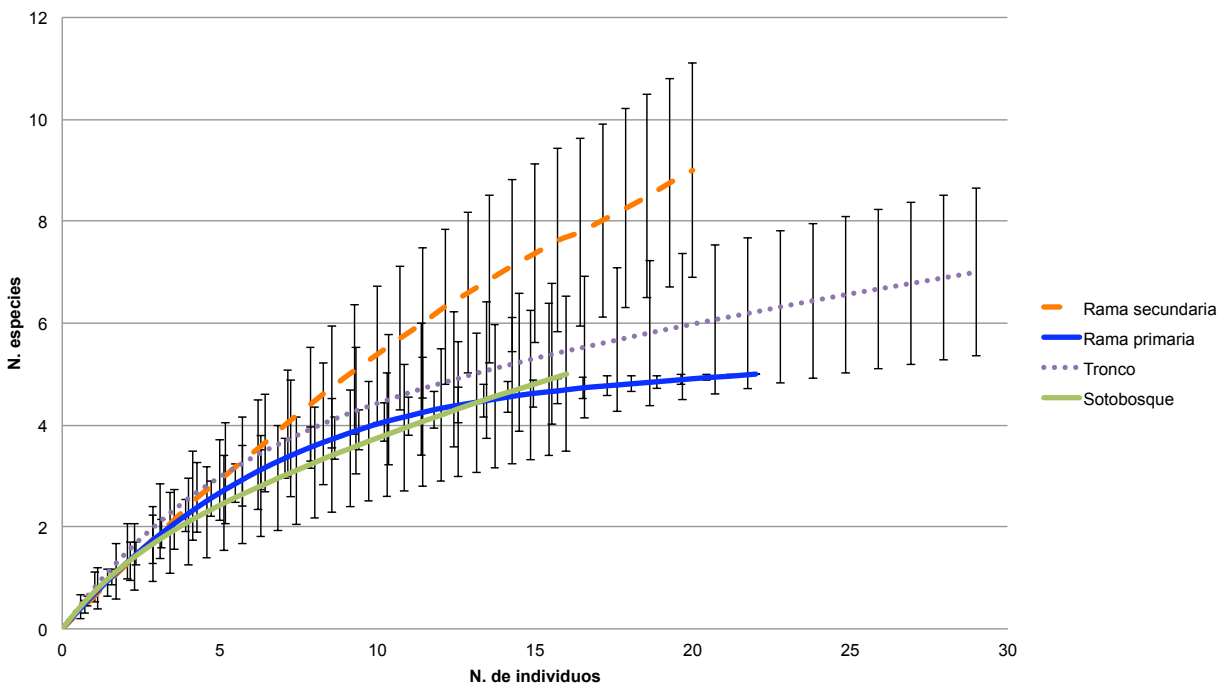


Figura 6. Curvas de rarefacción de anfibios y reptiles para los cuatro estratos, con intervalos de confianza del 95%.

Cuadro 6. Especies y abundancias absolutas por estrato.

Especie	Sotobosque	Tronco	Rama primaria	Rama secundaria
<i>Craugastor alfredi</i>	0	2	3	0
<i>Smilisca baudinii</i>	0	1	1	2
<i>Anolis pentaprion</i>	0	0	0	1
<i>Anolis rodriguezii</i>	2	1	0	1
<i>Anolis uniformis</i>	1	0	0	0
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	11	9	5	2
<i>Sceloporus salvini</i>	1	8	6	10
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1	7	7	1
<i>Spilotes pullatus</i>	0	0	0	1
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0	1	0	1
<i>Pseustes poecilonotus</i>	0	0	0	1

Distribución con respecto a la altura

En la figura 7 se muestra la variación de los individuos de las especies con mayor número de individuos y su relación con la altura, donde observamos que la mayoría de las especies tienen una distribución a diferentes alturas que van desde los 2 m hasta cerca de los 30 m. *Sceloporus salvini* es la especie que presenta la distribución más amplia, ya que se registró desde los 3 m hasta cerca los 30 m de altura. Por su parte las especies *Craugastor alfredi* y *Plestiodon sumichrasti* presentaron la distribución más reducida, encontrándose de los 8 a los 18 m de altura y de los 8 a los 17 m de altura respectivamente.

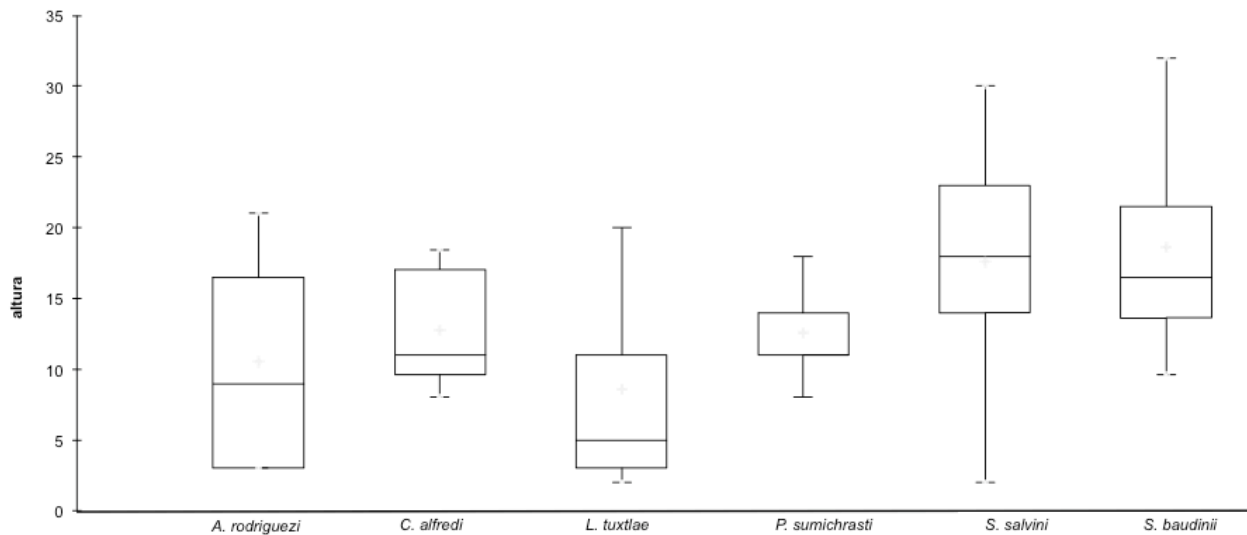


Figura 7. Distribución de las especies con relación a la altura (media, mediana, intervalos mínimos y máximos).

Distribución de la comunidad de anfibios y reptiles

En el Cuadro 7 se presentan los resultados de las tablas de contingencia de la herpetofauna en general. La distribución de la herpetofauna en general se ve afectada por la especie del árbol, el sitio de percha, y de manera subsecuente, a la altura del sitio de percha (Anexo 1). Mientras que factores como la humedad y la temperatura no fueron significativos en la distribución de las especies en general. Las pruebas de residuos ajustados mostraron la afinidad de las especies hacía las variables ambientales para cada especie (Anexo 2). A continuación se describen los factores que mayormente afectaron a cada una de las especies.

- 1) *Craugastor alfredi*: De manera positiva por las epífitas como sitio de percha.
- 2) *Lepidophyma tuxtlae*: De manera positiva por alturas bajas (2-9 m), por los huecos como sitios de percha, temperaturas bajas y humedad alta.
- 3) *Plestiodon sumichrasti*: De manera positiva por su preferencia por árboles de la especie *Nectandra ambigens*, por alturas intermedias (10-17 m) y sitios con una humedad relativa baja.

4) *Sceloporus salvini*: De manera positiva por su preferencia por árboles de la especie *Ficus yoponensi*, percha en ramas secundarias con humedad baja y temperatura alta.

Cuadro 7. Valores de los análisis de independencia de anfibios y reptiles en Los Tuxtlas.

	Humedad	Temperatura	Sitio de percha	Especies de árboles	Altura de observación
Chi-cuadrado (valor observado)	42.860	40.7	89.312	48.28	52.93
Chi-cuadrado (valor crítico)	43.773	43.7	55.758	43.77	47.40
GDL	30	30	40	30	33
Valor de p	0.060	0.09	< 0.0001	0.019	0.015

Distribución de los anfibios y reptiles dentro del gradiente ambiental

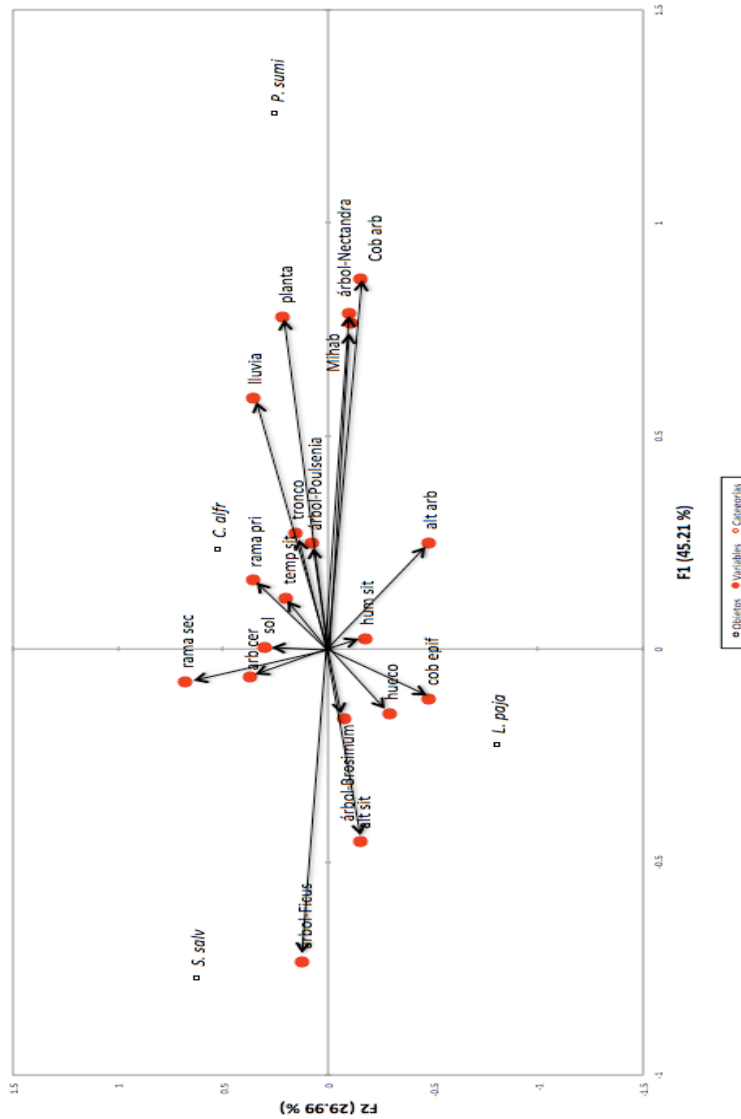
Para el estudio se eliminaron las variables de cobertura del dosel, así como las especies *Smilisca baudinii*, *Spilotes pullatus*, *Pseustes poecilonotus*, *Leptodeira septentrionalis*, *Anolis uniformis*, *Anolis pentaprion* y *Anolis rodriguezi* ya que no se registró el número mínimo de estas especies para entrar en el análisis.

Los factores F1 y F2 explicaron el 73.7% de la variación de la distribución. Los árboles siguen una ordenación relativa en la que se forman dos agrupaciones de árboles: el primer grupo está constituido por *Ficus yoponensi* y *Brosimum alicastrum*, donde se encuentran *Lepidophyma tuxtlae* y *Sceloporus salvini*. En el segundo grupo se encuentran los árboles *Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens* con las especies *Craugastor alfredi* y *Plestiodon sumichrasti* (Figura 8).

Cuando se observan los factores medidos al momento del avistamiento, se puede ver que la cobertura arbórea del sitio es el factor más alejado del origen, lo que

indica que es el factor que más influyó en la distribución de las especies como *Sceloporus salvini* y *Lepidophyma tuxtlae*. El segundo y tercer factor ambiental más importante fueron la temperatura y la humedad del sitio respectivamente, aunque esta última tiene muy poca influencia. Sin embargo, solo *C. alfredi* y *P. sumichrasti* se encuentran alrededor de estas variables.

Al observar los factores cuantitativos del hábitat que se consideraron, la altura del sitio fue el factor más influyente para *S. salvini* y para *L. tuxtlae*, mientras que para *Craugastor alfredi* y *Plestiodon sumichrasti* el número de microhábitats en el árbol fue el factor con mayor influencia. La altura del árbol también presentó una influencia importante para *S. salvini* y *L. tuxtlae*. Con los factores que se midieron de forma cualitativa, la lluvia fue la que presentó la mayor influencia para *C. alfredi* y *P. Sumichrasti*.



Figuras 8. Análisis de correspondencias canónicas (1=C. alfredi, 2=L. tuxtlae, 3=P. sumichrasti y S. salvini).

Uso de hábitat

Las únicas especies que se pudieron incorporar al análisis de regresión lineal múltiple fueron *Lepidophyma tuxtlae*, *Plestiodon sumichrasti* y *Sceloporus salvini* (Cuadro 8), de acuerdo a las correlaciones de Pearson, las variables de nublado y sol se eliminaron del análisis (Anexo 3).

Cuadro 8. Ecuaciones de regresión múltiple de las variables ambientales de los árboles que determinan la presencia de reptiles en la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz.
A=altura, MH=microhábitats disponibles, AC=árboles cercanos, CE=cobertura de epífitas, T=temperatura, CA=cobertura del árbol, H=humedad, CEA=cobertura de epífitas del árbol, BA=Brosimum alicastrum, FY=Ficus yoponensi, NA=Nectandra ambigens, RP=rama primaria, RS=rama secundaria, Hu=hueco, V=viento, LI=lluvia, Tr=tronco. Y= a las características que debe de presentar el árbol.

Especie	Modelo	R2
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	$y = 31.52 + 2.19 * MH + 1.04 * CEA + 0.09 * A + 0.13 * T + 6.40 * H - 0.93 * CA + 6.5103 * CE + 5.49 * BA + 8.59 * FY + 4.61 * Hu + 9.36 * Tr - 2.03 * RS - 2.41 * V - 2.92 * LI$	0.69
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	$y = 32.4 + 1.2 * MH + 0.6 * AC + 0.59 * CEA - 3.2 * FY + 0.20 * NA$	0.8
<i>Sceloporus salvini</i>	$y = 39.68 - 1.30 * MH - 0.76 * AC - 2.28 * CEA + 0.12 * A + 2.88 * T - 9.01 * H + 0.45 * CA - 0.48 * CE + 3.03 * BA + 3.38 * FY + 1.67 * RP + 5.90 * RS - 2.17 * V - 0.20 * LI$	0.85

***Lepidophyma tuxtlae* (R2= 0.7)** Se registraron 27 individuos (10 jóvenes y 17 adultos). Se encontraron a temperaturas desde los 25.5 hasta los 37 °C. La gran mayoría se encontró dentro de agujeros en los troncos tanto de día como de noche. La altura promedio en la que se encontraron fue a los 8.6 m, una altura mínima de 2 m y una máxima de 26 m. El número mayor de individuos de esta especie se encontró en árboles de *Ficus yoponensi* (15 individuos), seguido de *Nectandra ambigens* (9 individuos) (Cuadro 9-a).

Las variables que determinaron positivamente la presencia de *Lepidophyma tuxtlae* fueron las especies de árboles (*Brosimum alicastrum* y *F. yoponensi*), la cobertura de epífitas del árbol, la humedad, los huecos como sitio de avistamiento y el número de microhábitats. Las variables que afectaron de manera negativa fueron la lluvia y el viento. Las variables como el número de árboles cercanos, la altura y la temperatura no tuvieron una influencia muy grande en la distribución de esta especie.

***Plestiodon sumichrasti* (R2= 0.8).** Se registraron 16 individuos (nueve jóvenes y siete adultos). Los individuos fueron observados en temperaturas entre los 25

y los 36 °C. La mayoría se encontraban en sitios descubiertos tomando el sol, también se encontraron individuos durmiendo en sitios con bastante cobertura de epífitas o dentro de la corteza del árbol. La altura promedio a la que se encontró esta especie fue de 12.5 m con una altura mínima de 2 m y una máxima de 28 m. Casi todos los individuos (13 individuos) de esta especie se encontraron en árboles de *Nectandra ambigens* (Cuadro 9-b).

Las variables que afectaron de manera positiva la distribución de esta especie fueron la cobertura de epífitas del árbol y la especie del árbol (*N. ambigens*). La variable que influyó de manera negativa fue la especie de árbol (*F. yoponensi*).

Sceloporus salvini ($R^2= 0.9$). Se registraron 25 individuos (un joven y 24 adultos). Los individuos se encontraron en temperaturas desde los 26 hasta los 38 °C. La mayoría de los individuos se encontraron en las ramas secundarias tomando el sol, un individuo fue observado durmiendo en la parte media del tronco donde la cobertura de epífitas era nula, otro individuo fue observado debajo de una rama, con una gran cobertura de epífitas, protegiéndose de la lluvia. La altura promedio en esta especie fue de 17.64 m, con una altura mínima de 2 m y una máxima de 30. Esta especie se observó principalmente en árboles de *Ficus yoponensi* (19 individuos) (Cuadro 9-c).

Las variables que afectaron de manera positiva la distribución de esta especie fueron la cobertura de epífitas del árbol, la temperatura, la altura, el número de ramas secundarias y la especie de árbol (*B. alicastrum* y *F. yoponensi*). Las variables como el viento, la lluvia y la humedad afectaron de manera negativa la distribución *S. salvini*.

Cuadro 9. Intervalos de tolerancia de las variables ambientales para *L. tuxtlae*.

Variable	Observaciones	Mínimo	Máximo	Media	Desviación típica
Altura árbol	27	26.0	40.0	34.0	4.0
Microhábitats disponibles	27	1.0	3.0	2.3	0.7
Árboles cercanos	27	1.0	9.0	4.7	2.1
Cobertura epífitas árbol	27	1.0	3.0	2.0	0.9
Altura	27	2.0	26.0	8.6	7.6
Temperatura	27	25.5	37.9	28.3	2.4
Humedad	27	30.8	96.0	85.6	11.7
Cobertura árbol	27	0.0	8.0	2.6	2.1
Cobertura epífitas	27	0.0	3.0	0.6	0.8

Cuadro 9. Intervalos de tolerancia de las variables ambientales para *P. sumichrasti*.

Variable	Observaciones	Mínimo	Máximo	Media	Desviación típica
Altura árbol	16	31.0	35.0	32.3	1.1
Microhábitats disponibles	16	1.0	3.0	2.3	0.6
Árboles cercanos	16	2.0	7.0	3.4	2.0
Cobertura epífitas árbol	16	0.0	3.0	1.4	0.8
Altura	16	2.0	28.0	12.6	5.9
Temperatura	16	25.9	36.9	30.5	2.7
Humedad	16	76.0	94.0	83.3	5.8
Cobertura árbol	16	0.0	7.0	3.8	2.3
Cobertura epífitas	16	0.0	3.0	1.0	1.3

Cuadro 9. Intervalos de tolerancia de las variables ambientales para *S. salvini*.

Variable <i>S. salvini</i>	Observaciones	Mínimo	Máximo	Media	Desviación típica
Altura árbol	25	29.0	38.0	32.6	3.2
Microhábitats disponibles	25	1.0	3.0	2.3	0.7
Árboles ceranos	25	1.0	8.0	4.3	1.7
Cobertura epífitas árbol	25	0.0	3.0	1.3	1.2
Altura	25	2.0	30.0	17.6	7.9
Temperatura	25	26.6	37.8	31.1	2.7
Humedad	25	64.0	94.0	78.8	8.7
Cobertura árbol	25	0.0	6.0	1.7	1.5
Cobertura epífitas	25	0.0	3.0	0.6	1.0

Muestreo por trampeo

Las 54 trampas se abrieron a mediados del mes de junio y permanecieron así durante un total de 1,800 horas y fueron revisadas en 18 ocasiones, al inicio las trampas se revisaban cada tres días, pero debido al poco éxito de captura se decidió revisarlas cada 5 días. Durante el tiempo en que estuvieron abiertas las trampas, sólo se registraron 4 capturas de individuos de la especie *Lepidophyma tuxtlae* (Figura 9). Tres individuos cayeron en la trampa 1 del dosel superior del árbol número 4 (*Nectandra ambigens*) y el cuarto individuo se encontró en la trampa 2 del sotobosque en el árbol 6 (*Brosimum alicastrum*).



Figura 9. Lepidophyma tuxtlae capturada en una de las trampas.

DISCUSIÓN

Distribución de la herpetofauna del dosel

La distribución de la herpetofauna del dosel esta influenciada por la especie del árbol y sus características. Las especies de dosel dominantes ocupan árboles diferentes. La lagartija espinosa de Salvin (*Sceloporus salvini*) se encontró principalmente árboles de *Ficus yoponensi*, la lagartija nocturna de Pajapan (*Lepidophyma tuxtlaes*) en *F. yoponensis* y de *Brosimum alicastrum* y la salamaguesa de Sumichrasti (*Plestiodon sumichrasti*) se encontró en *Nectandra ambigens*.

Las variables del árbol, como la cobertura del dosel y el número de microhábitats, son las que más afectan a la distribución de las especies arbóreas en Los Tuxtlas. Cada especie de árbol presenta una estructura diferente, el tamaño de la hoja y la densidad de la copa (Guevara *et al.*, 2004). Algunos árboles son más propensos a presentar un mayor número de plantas epífitas o un mayor número de huecos. La cobertura del dosel de cada especie de árbol va a modificar la cantidad de luz o la cantidad de viento que penetra en las ramas y el tronco, provocando un efecto de borde, lo que va a afectar directamente a la temperatura y a la humedad y por consiguiente a las especies afines (Shaw, 2004).

Si se observa el ordenamiento de los sitios (Figura 8), se puede ver que están organizados de forma ascendente a lo largo del eje horizontal (F1). Esto se debe a la influencia que tiene la cobertura del dosel en los árboles. Los árboles con mayor cobertura (*Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens*), se encuentran en un mismo lado mientras que los árboles con menor cobertura (*Ficus yoponensi* y *Brosimum alicastrum*) se encuentran del lado opuesto.

Sceloporus salvini se encontraron principalmente en las zonas más abiertas del árbol, ya sea en el tronco o en las ramas. Los dos factores que se utilizaron para el ordenamiento gráfico de las variables en el CCA, F1 y F2 logran explicar el 75.20 % de la varianza. Como estos factores son creados calculando la importancia de cada variable con respecto a su ordenación (Palmer, 1993), el bajo porcentaje indica que las interacciones entre los diferentes factores son complejas. El primer factor, F1, explica más la varianza y está influenciado por el árbol *Ficus yoponensi* y la cobertura del árbol, mientras que el segundo factor está influenciado por la altura del sitio y la cobertura de epífitas

Las variables a nivel del árbol más importantes fueron la cobertura del dosel y el número de árboles cercanos ya que estas variables son las que prácticamente modifican las condiciones ambientales en los árboles. Una cobertura muy abierta va a permitir una gran entrada de luz, permitiendo un aumento en la temperatura de las ramas o del tronco. También, el número de árboles cercanos va a afectar las condiciones ambientales ya que el viento va a pasar con mayor intensidad al haber un número menor de árboles cercanos. Un número bajo de árboles cercanos estaría provocando un efecto de borde en el mismo árbol (Cabrera-Guzman, 2005).

Cada especie se vio influenciada por variables particulares, sin embargo, las variables que influenciaron a todas las especies fueron las de especie de árbol y la de sitio de percha. Esto contrasta con los hallazgos de Losos (2009) en las islas de las Antillas, donde varias especies del género *Anolis*, con hábitos arbóreos presentan amplios rangos de distribución ya sea en el dosel o a través de las copas de los árboles de la selva. Solo algunas especies presentan una relación positiva con la especie del árbol, ya sea como sitio de percha o anidación. Este patrón es consistente con lo

encontrado con Rand (1964) y Regan (1992) quienes indicaron que en la selva de Tabonuco en Puerto Rico las especies de *Anolis* arbóreos no compiten por los recursos presentes en el árbol ya que cada especie presenta hábitos y hábitats diferentes en el mismo árbol.

Estudios similares indican que algunas especies de mamíferos y aves presentan afinidad por algunas especies de árboles. Por ejemplo, se ha observado que los monos aulladores presentan afinidad por los frutos de los árboles del género *Ficus* (Stoner, 1996; Silver *et al.*, 1998), el murciélago de cabeza plana (*Myotis planiceps*) usa a los árboles de yuca (*Yucca carnerosana*) como sitios de refugio al ser la vegetación de mayor altura de la zona del desierto de Chihuahua (Núñez-Rojo, 2011), en Costa Rica se observó que algunas especies de aves solo anidan en árboles de *Acacia* (Young *et al.*, 1990); y, la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) tiene una preferencia hacia los árboles del género *Ficus*, siendo su principal dispersor dentro de la selva baja caducifolia (Gurrola, 1981).

Los sitios de percha van a tener una gran influencia en la distribución de las especies de anfibios y reptiles del dosel de la selva tropical. *S. salvini* se encontró principalmente en las ramas secundarias de los árboles donde la cobertura del dosel es menor, lo que permite una mayor incidencia de la luz solar. Adolph (1990) mencionó que las lagartijas, como *Sceloporus*, prefieren sitios que estén por encima de la vegetación del suelo para poder asolearse. *Lepidophyma tuxtlae* por su parte se prefirió los huecos de los árboles, los cuales usaba como refugios durante el día. Las otras especies; *Plestiodon sumichrasti* y *Craugastor alfredi*, presentaron preferencias por los sitios en el tronco o en las ramas primarias. La partición de hábitat preferido indica que las especies dominantes que se encuentran en el dosel no compiten entre ellas por los

recursos, ya que cada especie, además de preferir árboles distintos, se ubican en sitios diferentes.

Factores como la humedad y la temperatura no son de gran importancia para determinar la distribución de la herpetofauna del dosel. De acuerdo al análisis de las tablas de contingencia, la humedad y la temperatura no tuvieron un gran peso como en otros estudios (Urbina-Cardona et al., 2006; Luna-Alcántara, 2010). Esto se puede deber a que las condiciones ambientales presentes en cada árbol y en cada nivel del mismo presentan grandes diferencia. Factores como el viento, la cobertura de hojas, la cobertura de epífitas y el número de árboles cercanos van a afectar de manera directa a la temperatura y a la humedad. Shaw (2004), registró grandes cambios de la temperatura y de la humedad en distancias muy cortas a lo largo del árbol y de las ramas. Por lo que, la especie del árbol o la altura a la que se encuentre la especie van a resultar factores más importantes que la temperatura o la humedad. Algunas especies como *Sceloporus salvini* presentaron una afinidad hacia las ramas secundarias de los árboles de *Ficus yoponensi*, los cuales son árboles que presentan una cobertura mucho más abierta, permitiendo una entrada de luz mayor en las ramas primarias y secundarias. Otras especies como *Lepidophyma tuxtlae* no presentaron una marcada afinidad por algún tipo de árbol pero si una marcada tendencia hacia los huecos como sitios de resguardo durante el día. Estos resultados contradicen a varios estudios donde se ha comprobado que la humedad es uno de los factores más importantes en la distribución de los anfibios (Qian et al., 2007; Soares y Brito, 2007; Urbina-Cardona et al., 2006; Marsh y Pearman, 1997).

Diversidad por estrato

El estrato de ramas secundarias presenta mayor diversidad. A pesar de que en este estrato la especie *S. salvini* representa el 50% de la comunidad, se encontró un gran número de especies que estuvieron representadas por uno o dos individuos. Este estrato se caracteriza por ser el que se encuentra a mayor altura y por consiguiente donde el sol tiene una mayor presencia. Reagan (1995) encontró que varias especies de lagartijas del género *Anolis* se ven más influenciadas por el diámetro de las ramas que por la altura a la que estas se encuentren. El mismo autor encontró que estas especies preferían ramas con menor circunferencia, ya que les proporcionaban mayor seguridad ante depredadores que las ramas con mayor circunferencia.

El estrato con la menor diversidad es el del sotobosque. La especie *L. tuxtlae* tuvo un peso del 60% dentro de la comunidad siendo la única especie dominante en este estrato. Este estrato fue el que presentó el menor número de individuos y el menor número de especies, junto al estrato de ramas primarias. Al realizar muestreos de un metro para arriba se evita a todas las especies que se encuentran en el suelo por lo que la diversidad disminuye considerablemente. Algunos muestreos en el sotobosque (hasta 2 m) de Los Tuxtlas han arrojado riquezas mayores a 34 especies y abundancias de más de 1,000 individuos (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Becerra-Soria, 2009; Luna-Alcantara, 2011). A partir de este estudio es claro que la gran diversidad de sotobosque no se encuentra en los troncos de grandes árboles sino sobre suelo u otro tipo de vegetación menor.

En el estrato tronco se encontró la mayor cantidad de individuos. Se encontraron siete especies de las cuales tres fueron especies dominantes, siendo *P. sumichrasti* la especie más dominante con el 30% de la comunidad. Este estrato era al

que se podía acceder con mayor facilidad en el muestreo y donde se encontraba la mayor cantidad de huecos.

La lagartija *Lepidophyma tuxtlae*, fue la única especie que apareció como especie dominante en los cuatro estratos, siendo la única especie dominante en el estrato del sotobosque. Sin embargo, conforme se va subiendo hasta el dosel, su peso en la comunidad va disminuyendo, hasta el punto de que en las ramas secundarias sólo se encontraron dos individuos. Esta especie está más asociada a los huecos que a la altura, tal como lo corroboran el ACC y la regresión lineal múltiple.

Las curvas de rarefacción muestran que las ramas secundarias presentan la mayor riqueza. Reagan (1995), observó que la mayor riqueza de *Anolis* se encontraba principalmente en las ramas de mayor altura con una circunferencia baja. Los intervalos al 95% señalan que en términos de riqueza, los tres estratos son parecidos (sotobosque, tronco y ramas primarias) y que el único estrato que presentó diferencia fue el de ramas superiores. Este estrato tuvo la mayor riqueza y el mayor índice de diversidad; sin embargo, fue de los estratos con menor abundancia. Esto nos dice que a mayor altura el número de individuos disminuye, pero el número de especies aumenta.

Diversidad

Los pocos estudios en el dosel de la selva tropical han provocado que el número exacto de especies que habitan en el dosel permanezca desconocido. En este muestreo se puede contemplar que se registró una riqueza herpetofaunística representativa de acuerdo al tiempo muestreado. Esto se ve apoyado por el análisis de totalidad, basado en los estimadores de riqueza ICE y Chao 2, que sugiere que el muestreo es significativo al encontrar entre el 70 y el 80% de las especies de anfibios y reptiles para

la zona en el tiempo muestreado. Sin embargo, podemos decir que en comparación con el número total de especies que habitan en Los Tuxtlas este número es muy bajo, a causa de las limitaciones del muestreo.

El grupo mejor representado fue el de las lagartijas con seis especies, de las cuales tres se sabía son especies arbóreas (*Anolis triporcatus*, *Anolis rodriguezii* y *Sceloporus salvini*). Por su parte, *Lepidophyma tuxtlae* y *Plestiodon sumichrasti* son consideradas como especies terrestres (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Urbina-Cardona y Reynoso, en prensa), que jamás se habían registrado para alturas mayores. El siguiente grupo con el mayor número de especies fue el de las serpientes, de las cuales, las tres se consideran especies arbóreas. *Leptodeira septentrionalis* es una especie que a pesar de considerarse arbórea, no se había registrado a grandes alturas (Pérez-Higareda *et al.*, 2007). De anuros solo se registraron dos especies, *Craugastor alfredi* y *Smilisca baudinii*, ambas especies con hábitos arbóreos (Vogt, 1987;)

Según el índice de diversidad de Shannon, la diversidad encontrada fue baja ya que una especie fue muy dominante (*Lepidophyma tuxtlae*, con 27 individuos) y dos especies subdominantes (*Sceloporus salvini* y *Plestiodon sumichrasti*, con 25 y 16 individuos respectivamente), mientras que para las demás especies se encontraban de uno a cinco individuos. Sin embargo, las especies dominantes nunca habían sido mencionadas como especies importantes en los estudios realizados en la selva de Los Tuxtlas (Cabrera-Guzman, 2005; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Becerra-Soria, 2009; Luna-Alcántara, 2011; Urbina-Cardona y Reynoso, en prensa). Estos trabajos mencionan que *Lepidophyma tuxtlae* es una especie nocturna que se encuentra en sitios con gran cantidad de hojarasca y que habita debajo de troncos o dentro de agujeros en los árboles y que *Plestiodon sumichrasti* es una especie crepuscular que se

encuentra en sitios descubiertos tomando el sol y que habita en sitios con mucha hojarasca o en troncos con una altura máxima de 10 cm. Estos datos distan mucho de los encontrados en el estudio presente, ya que la mayor cantidad de individuos de *L. tuxtlae* se encontraron dentro de agujeros (durante el día) o muy cercanos a ellos (durante la noche), en alturas que van desde los tres hasta los 30 m de altura, mientras que los ejemplares de *P. sumichrasti* se encontraron en horas cercanas al mediodía en alturas de más de 3 m, pero en sitios con mucha cobertura por epífitas. *S. salvini* es una especie de la que se tiene poca información; sin embargo, algunos autores la manejan como una especie arbórea que se encuentra en bosques primarios y secundarios (Canseco-Márquez *et al.*, 2007; Flores-Villela y Rubio-Pérez, 2006).

Abundancia

Al comparar este trabajo con otros realizados en periodos cortos de tiempo, observamos que el número de individuos registrados aquí es mayor. Durante el muestreo se registraron 87 individuos, de los cuales 78 fueron reptiles y 9 anfibios, lo cual representa un número bajo en comparación con estudios realizados en el sotobosque de Los Tuxtlas, donde se han registrado hasta más de mil individuos por estudio (Cabrera-Guzmán, 2005; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Becerra-Soria, 2009; Luna-Alcántara, 2011). Sin embargo, estudios en el dosel como el de McCracken y Forstner (2008), registran un total de 56 individuos, pertenecientes a 4 especies, en las bromelias de un bosque tropical de Ecuador, dato mas similar a los hallazgos en Los Tuxtlas. En comparación con estudios de corta duración, en Los Tuxtlas se registraron un número mayor de ejemplares lo que significa que el esfuerzo de captura y las técnicas utilizadas han sido las correctas para encontrar el mayor número de individuos.

Estudios en periodos largos de tiempo, como los de Rand (1964) y Reagan (1992; 1995), se han contabilizado hasta un total de observaciones cercana a los 1,000 individuos en 2 años continuos de muestreo en el dosel de Panamá. Los muestreos de Reagan (1992; 995) a su vez se basaron en observaciones en plataformas y sobre caminos aéreos instalados a 30 m de altura, lo que permite un campo de visualización más amplio abarcando varios árboles a la vez. En el presente trabajo, el espacio de búsqueda fue mas reducido, ya que sólo se podría buscar en el tronco, ramas principales y en plantas epífitas, como las bromelias de un árbol a la vez. Las técnicas invasivas del dosel pueden provocar un comportamiento de escape de los individuos hacía otras ramas, árboles e incluso hacía el sotobosque.

Abundancia con relación a la altura

Existe estructura en la abundancia de algunas especies con respecto a la altura. A pesar de que las especies se distribuyeron ocupando diferentes alturas sin que exista una estructura vertical de la riqueza, algunas especies presentaron una mayor abundancia a determinadas alturas. Especies como las lagartijas *Lepidophyma tuxtlae*, *Plestiodon sumichrasti* y *Sceloporus salvini* se encontraron desde alturas de 2 m hasta cerca de los 30 m de altura, sin embargo, más de la mitad del número total de individuos se registraron hasta los 15 m de altura y conforme la altura iba aumentando el número de individuos disminuía. Este patrón concuerda con lo observado por Yanoviak (1999) quien encontró que en la isla de Barro Colorado el mayor número de individuos de ranas se encuentran a menor altura. Contrariamente en un estudio llevado acabo con murciélagos se registró un patrón inverso, ya que la abundancia aumentó

conforme la altura aumentaba (Kalko y Handley, 2001). Este patrón se debe claramente a la capacidad de vuelo de estos mamíferos.

Trampas vs. muestreo por recorridos

Los muestreos por recorridos activos dan mucho mejores resultados en periodos cortos, aunque, el esfuerzo de muestreo es mayor que el realizado en los muestreos con trampas. Por trampeo solo se capturaron cuatro individuos de una misma especie, por lo que no significó ningún beneficio para al mismo. El muestreo por trampas se debe de abandonar en estudios cortos ya que se invierte mucho tiempo en la construcción de las misma, su colocación y su revisión. Este tiempo puede ser aprovechado de mejor manera en incrementar el número de muestreos activos por árboles.

En el estudio por trampeo a largo plazo realizado por Vogt (1987) en Los Tuxtlas se encontraron 11 especies. En ambos estudios en Los Tuxtlas se encontraron el mismo número de especies, pero la composición fue completamente distinta. La única especie que se encontró en común fue la rana *Smilisca baudinii*. La diferencia en la composición observada puede deberse a la diferencia en el tipos de muestreo empleado en cada uno así como a la duración de estos. Vogt (1987), menciona que las trampas se dejaron por periodos largos, aunque no precisa el tiempo total que se dejaron colocadas las trampas. O. Flores-Villela (com. pers.) y R. Coates (com. pers.), que se encontraban haciendo estancias de investigación durante los estudios de Vogt indicaron que estas trampas se dejaron colocadas, por años, siendo revisadas periódicamente para evitar la acumulación de hojarasca. La baja captura usando las trampas propuestas por Vogt (1987), en función del tiempo de colocación, sugiere baja eficiencia. Esto mismo se observó durante el muestreo del presente estudio. Yanoviak (1999), llegó a la misma conclusión pues colocó trampas, durante un año, en forma de

huecos en los árboles encontrando solamente dos especies de ranas. Lagartijas como *L. tuxtlae*, y *P. sumichrasti* y la rana *C. alfredi* reportadas en el presente trabajo son especies que no aparecen registradas en el estudio de Vogt (1987).

Si comparamos el éxito de captura obtenido durante el muestreo por trampeo (una captura cada 450 horas), y el éxito obtenido en el muestreo por recorridos (un registro cada 2.57 horas), podemos observar que el muestreo por recorridos fue claramente más efectivo. Los muestreos por trampeo pueden ser buenos en periodos muy largos y ofrecen datos principalmente de composición, pues aparentemente capturan especies poco representadas en el dosel. Por su parte, los muestreos por recorridos ofrecen resultados acerca de la ecología de las especies; sin embargo, es posible que a causa del movimiento por la colocación de cuerdas o por las técnicas empleadas para acceder al dosel se esté condicionando a los individuos a una conducta de escape.

Importancia de los muestreos en el dosel

El avance en las técnicas de acceso al dosel en los últimos años ha permitido comprender un ecosistema que, hasta hace poco, permanecía desconocido (Sutton, 2001). La implementación de técnicas de espeleología permitió llegar a las ramas más altas de los árboles, tener más movilidad entre las ramas y acceso de una forma segura (Perry, 1979). Con éstas técnicas se empezaron a colocar caminos aéreos, rampas de observación y tirolesas en el dosel (Sutton, 2001) con lo que permitió conocer la ecología de varias especies que se consideraban raras. Algunos trabajos aprovecharon las técnicas de acceso al dosel para poner trampas, mientras que otros utilizaron las técnicas para realizar recorridos, ya sea por medio de cuerdas, caminos aéreos o por medio de la observación en rampas.

Los muestreos en el dosel aportan información nueva sobre la ecología de las especies arbóreas o de las especies que se creía que sólo se encontraban en el sotobosque. *Lepidophyma tuxtlae* es una lagartija que sólo era considerada como una especie de sotobosque reportada debajo de rocas, troncos caídos o en oquedades en los troncos de hasta 2 m de altura. Sin embargo, en este muestreo se encontró que esta especie es un elemento importante en la composición, riqueza y abundancia de especies en alturas por arriba de los 2 m.

Los estudios en el dosel y sobre la biología de las especies que los habitan todavía están en las primeras etapas (Sutton, 2001). Para lograr un muestreo óptimo se tendrían que combinar técnicas de muestreo por trampas así como de muestreos activos, los cuales se tendrían que hacer en periodos largos de tiempo. El proyecto IBISCA (Basset *et al.*, 2007), Investigating the Biodiversity of Soil and Canopy Arthropods por sus siglas en ingles, es un proyecto ambicioso de largo plazo, en el que se han combinado técnicas de muestreos activos y muestreos por trampeo, tanto en sotobosque y en el dosel, en Panamá. Este proyecto ha aportado nueva información sobre la ecología de varias especies de artrópodos, tanto de especies ya conocidas como de especies nuevas, en la selva lluviosa de San Lorenzo en Panamá.

CONCLUSIONES

- La diversidad encontrada en el dosel es menor que la encontrada en el suelo.
- La especie *Lepidophyma tuxtlae* es la especie dominante en los 4 estratos.
- El estrato de ramas secundarias fue el estrato con mayor riqueza y el que presentó el índice de diversidad más alto, sin embargo, fue el segundo estrato con la abundancia más baja.
- El número de especies es mayor a mayor altura, pero el número de individuos disminuye.
- A pesar de que algunas especies presentaron preferencia por alguna altura (*Lepidophyma tuxtlae* por alturas bajas, *Plestiodon sumichrasti* por alturas intermedias y *Sceloporus salvini* por alturas altas), ninguna especie se limitaba a una sola altura, por lo que se puede decir que no existe una estructura vertical para las especies de herpetofauna del dosel de la selva de Los Tuxtlas.
- Se observó una preferencia de algunas especies por el sitio de percha, ya sea por las ramas secundarias (*Sceloporus salvini*), por los huecos (*Lepidophyma tuxtlae*) o por el tronco (*Plestiodon sumichrasti*).
- La distribución de la herpetofauna del dosel está determinada por la especie del árbol.
- Las variables ambientales como la temperatura y la humedad, de gran importancia para las especies en el sotobosque, no fueron determinantes en la distribución de las especies arbóreas, esto tal vez ocasionado por las fuertes variaciones de estas variables a lo largo del tronco.
- La estructura de la especie de árbol determina las variables ambientales que se van a presentar en el mismo. Los muestreos activos se pueden utilizar en

periodos cortos y largos de tiempo, mientras que los muestreos por trampeo sólo son efectivos para periodos largos.

- Los muestreos en el dosel pueden ser interesantes para comprender los patrones de distribución de algunas especies.
- Se recomienda realizar un muestreo con un mayor esfuerzo y combinar otras técnicas de estudio en el dosel, así como hacer al mismo tiempo un muestreo en el sotobosque para poder hacer una comparación de la diversidad.

REFERENCIAS

- Álvarez Buylla Rocas, E. 1997. *Cecropia Obtusifolia* (chancarro). En González-Soriano, E., R. Dirzo, R. C. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Pp. 109-114. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Basset, Y. 2001. Invertebrates in the canopy of the tropical rain forests. How much do we really know? *Plant Ecology* 153: 87-107.
- Basset, Y., B. Cordoba, H. Barrios, P. Cuénoud, M. Leponce, H. P. Aberlenc, J. Bail, D. Bito, J. R. Bridle, G. Castaño-Meneses, L. Cizek, A. Cornejo, G. Curletti, J. H. C. Delabie, A. Dejean, R. K. Didham, M. Dufrêne, L. L. Fagan, A. Floren, D. M. Frame, F. Hallé, O. J. Hardy, A. Hernández, R. L. Kitching, T. M. Lewinsohn, O. T. Lewis, M. Manumbor, E. Medianero, O. Missa, A. W. Mitchell, M. Mogia, V. Novotny, F. Ødegaard, E. Gama de Oliveira, J. Orivel, C. M. P. Ozanne, O. Pascal, S. Pinzón, M. Rapp, S. P. Ribeiro, Y. Roisin, T. Roslin, D. W. Roubik, M. Samaniego, J. Schmidl, L. L. Sørensen, A. Tishechkin, C. Van Osselaer, y N. N. Winchester. 2007. IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Entomologie* 77: 39-69.
- Basset, Y., V. Novotny, S. E. Miller, y R. L. Kitching. 2003. Methodological advances and limitations in canopy entomology. En Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller, y R. L. Kitching (eds.), *Arthropods of Tropical Forest: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Pp. 7-16. Cambridge, United Kingdom.

- Bauwens, D., A. M. Castilla, y P. L. F. N. Mouton. 1999. Field body temperature, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). *Journal of Zoology* 249: 11-18.
- Bauwens, D., A. M. Castilla, y P. L. F. N. Mouton. 1999. Field body temperatures, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). *Journal of Zoology (London)* 249: 11–18.
- Bauwens, D., P. E. Hertz, y A. M. Castilla. 1996. Thermoregulation in a Lacertid lizard: the relative contributions of distinctive behavioural mechanisms. *Ecology* 77: 1818-1830.
- Becerra Soria, C. O. 2009. Análisis detallado de la diversidad de la herpetofauna en un corredor biológico tipo río en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis para obtener el grado de Biólogo. Facultad de Ciencias UNAM.
- Begon, M., J. L. Harper, y C. R. Townsend. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Sci., Oxford. Omega, Barcelona.
- Behan-Pelletier, V., y N. Winchester. 1998. Arboreal oribatid mite diversity: Colonizing the canopy. *Applied Soil Ecology* 9: 45-51.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Cabrera-Guzmán, E. 2005. Estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical perenifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental). Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM.

- Canoco for Windows: software for canonical community ordination. Version 4. Centre for Biometry. Wageningen, Neederlands.
- Canseco-Márquez, L., F. Mendoza-Quijano, y P. Ponce-Campos. 2007. *Sceloporus salvini*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2.
- Casa-Andreu, G. y C. J. McCoy. 1979. *Anfibios y reptiles de México*. Limusa. México.
- Colwell, R. K. 2006. *Estimates Win 8.0. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Sample*.
- Cooper, W. E., y M. J. Whiting. 2000. Islands in a sea of sand: use of *Acacia* trees by tree skinks in the Kalahari Desert. *Journal of Arid Environments* 44:373–381.
- Crump, M. L., 2003. Conservation of amphibian in the new world tropics. En: Semlitsch, R. D. (ed.), *Amphibian Conservation*. Pp. 53-69 Smithsonian Institution, EUA,
- Derlindati, E. J., y S. M. Caziani. 2005. Using canopy and understory mist nets and point counts to study bird assemblages in Chaco forest. *Wilson Bulletin* 117: 92-99.
- Didham R. K., y L. L. Fagan. 2003. Project IBISCA – Investigating the biodiversity of soil and canopy arthropods. *The Weta* 26: 1-6.
- Dirzo R. y M. C. Garcia 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 199. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary

defaunation. 273-287 pp. En Price, P. W., T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (eds.) Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical Temperate Regions. John Wiley and Sons, London.

- Dirzo, R, E. González-Soriano, y R. Vogt. 1997. Introducción general. En González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. C. Vogt (eds.) Historia Natural de Los Tuxtlas. Pp. 10-14. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Dirzo, R, G. Ibarra-Manríquez, y C. Sánchez-Garduño. 1997. *Nectandra ambigens* (laurel chilpatillo). En González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. C. Vogt (eds.) Historia Natural de Los Tuxtlas. Pp 124-126. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Pub., Univ. Kansas 65: 1-352.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1985. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. American Journal of Primatology 9: 27-37.
- Evans-Walter, D., O. Seeman, D. Rodgers, y R. I. Kitching. 1998. Mites in the mist: How unique is a rainforest canopy-knockdown fauna? Australian Journal of Ecology 23: 501-508.
- Flores-Villela O. 1991. Análisis de la Distribución de la Herpetofauna de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) Biological Diversity of Mexico. Origins and Distribution. Oxford University Press. Nueva York.
- Flores-Villela, O., F. Mendoza-Quijano y G. González-Porter. 1995. Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias. UNAM, México 10: 1-285.
- Flores Villela, O. y I. V. Rubio, 2006. Evaluación del riesgo de extinción de setenta y tres especies de lagartijas (Sauria) incluidas en la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2001. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CK008. México D. F.
- Freiberg, M. 1996. Phenotypic expression of epiphytic Gesneriaceae under different microclimatic conditions in Costa Rica. *Ecotropica* 2:49-57.
- Geiger, R. 1965. *The Climate Near the Ground*. Prensa de la Universidad de Harvard, Cambridge, MA.
- González-Azuara, A. 2006. Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, orgullo de Veracruz, patrimonio de la nación. Quinta Reunión Preliminar: "Usos Agrícolas, Pesqueros y Desarrollo Forestal". Consejo del Sistema Veracruzano del Agua 1-39 p.
- Google Earth© <http://earth.google.com>
- Greenberg, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215-223.

- Grover, M. C. 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. *Journal of Herpetology* 30: 152-160.
- Guayasamin, J. M., S. R. Ron, D. F. Cisneros-Heredia, W. Lamar, y S. F. McCracken. 2006. A new species of frog of the *Eleutherodactylus lacrimosus* assemblage (Leptodactylidae) from the western Amazon basin, with comments on the utility of canopy surveys in lowland rainforest. *Herpetologica* 62: 191-202.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2004. Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra. INECOL, México, D. F.
- Guldin, J. M. y C. G. Lorimer. 1985. Crown differentiation in even-aged northern hard-wood forests of the great lakes region, U.S.A. *Ecology Management* 10: 65-86.
- Gutiérrez-García, G., y M. Ricker. 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, México): A statistical analysis. *Atmósfera* 24: 347-373.
- Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brososke, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaith, y P. A. Essen. 2005. Edge influence on the forest structure and composition in fragmented landscape. *Conservation Biology* 19: 768-782.
- Henle, K. y C. Knogge. 2009. Water-filled bromeliad as roost site of a tropical lizard, *Urostrophus vaultieri* (Sauria: Leiosauridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44: 161-162

- Horst, E. 2006. Entrenamiento para escalada: La guía definitiva para mejorar tu rendimiento y tu nivel. Desnivel. 128 pp.
- Humphrey, P. S., D. Bridge, y T. E. Lovejoy. 1968. A technique for mist-netting in the forest canopy. *Bird-Banding* 39: 43-50.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal Theoretical Biology* 29:151-154.
- Ibarra-Manríquez, G, y G. Sánchez-Ríos. 1997. *Ficus yoponensis* (amate). En González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. C. Vogt (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Pp. 116-119. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Ibarra-Manríquez, G, y G. Sánchez-Ríos. 1997. *Ficus yoponensis* (amate). En González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. C. Vogt (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Pp. 116-119. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Ibarra-Manríquez, G, M. Martínez-Ramos, R. Dirzo, y J. Núñez-Farfan. 1997. La vegetación. En González-Soriano, E., R. Dirzo, R. C. Vogt (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Pp. 61-82. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Inger, R. F. 1980. Relative abundances of frogs and lizards in forests of southeast Asia. *Biotropica* 12: 14-22.
- Jepson, J. 2005. *Tree Climbers Companion*. Segunda edición. 104 pp.
- Kalko, E. K. V., y C. O. Handley, Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153: 319-333.

- Kays, R. 1999. A hoistable arboreal mammal trap. *Wildlife Society Bulletin* 27: 298-300.
- Kays, R. y A. Allison. 2001. Arboreal tropical forest vertebrates: current knowledge and research trends. *Plant Ecology* 153: 109-120.
- Kraus, F., y A. Allison. 2004. A new species of *Litoria* (Anura: Hylidae) from southeastern New Guinea. *Herpetologica*. 60: 97-103.
- Krausman, P. 1999. Some basic principles of habitat use. En Launchbaugh, K., K. Sanders y J. Mosley (eds.) *Grazing behavior of livestock and wildlife. Idaho forest, wildlife and range exp. State*. Pp. 85– 89. Bulletin 70. University of Idaho, Moscow, ID.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Addison-Wesley Educational Publisher, Inc. 620 pp.
- Lambert, T. D., J. R. Malcolm, y B. L. Zimmerman. 2005. Small mammal species richness by trap height and trap type in southeastern amazonia. *Journal of Mammalogy* 86: 982-990.
- Lehr, E., C. Torres, y J. Suárez. 2007. A new species of arboreal *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the amazonian lowlands of central Peru. *Herpetologica* 63: 94-99.
- Leigh E. G., A. S. Rand y D. M. Windsor. 1995. *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and Long-Term Changes*. Prensa del instituto Smithsonian, Washington, D.C.
- Leite, Y. L. R., L. P. Costa, y J. R. Stallings. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric oposums in a Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology* 12: 435-440.

- Loiselle, B. A. 1988. Bird abundance and seasonality in a Costa Rican lowland forest canopy. *The Condor* 90: 761-772.
- Losos, J. B. 2009. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. Prensa de la Universidad de California, Berkeley , CA .
- Lowman, M. D., y P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecological Systems* 27: 55-81.
- Luna-Alcantar, H. S. 2010. Cambios en la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en un gradiente altitudinal de Playa Escondida al Volcán San Martín, Los Tuxtlas, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. 179 pp. EUA.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Black Well Publishing Company. EUA
- Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy* 72: 188-92.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals. En Lowman, M. D. y G. G. Nadkarni (eds.) *Forest Canopies*. Pp. 179-223. San Diego..
- Marsh D. M. y P. B. Pearman. 1997. Effects of hábitat fragmentation on the abundance of two species of leptodactylid frogs in an Andean montane forest. *Conservation Biology*. 11: 1323-1328.

- McAlece, N. 1997. BioDiversity Professional beta 1. Version 2. The Natural Museum and The Scottish Association for Marine Science. <http://www.smi.ac.uk/peter-lamont/biodiversity-pro>
- McCracken, S. F. y Forstner. 2008. Bromeliad patch sampling technique for canopy herpetofauna in neotropical forests. *Herpetological Review* 39: 170-174.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-178.
- Mitchell, A. W., K. Secoy, y T. Jackson. 2002. *Global canopy handbook: techniques of access and study in the forest roof*. Global Canopy Programme. Oxford, UK.
- Moffett, M. W. 2000 What up? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32: 569-596.
- Moffett, M. W. 2001. The nature and limits of canopy biology. *Selbyana* 22: 155-179.
- Moffett, M. W., y M. D. Lowman. 1995. Canopy access techniques. En Lowman, M. D., y N. M. Nadkarni (eds.) *Forest Canopies*. Pp 4-16. Prensa Académica. California E.U.A.
- Monteiro-Vieira, E., y E. L. A. Monteiro-Filho. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 501-507.
- Moreno, R. M. y A. A. Muñoz. 2001. *Manual de Métodos para Medir la Biodiversidad*. Primera edición. Textos Universitarios, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 49 pp.

- Munn, C. A. 1991. Tropical canopy netting and shooting lines over tall trees. *Journal Field Ornithology*. 62: 454-463.
- Munn, C. A., y B. A. Loiselle. 1995. Canopy access techniques and their importance for the study of tropical forest canopy birds. En Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni (eds.) *Forest canopies*. Pp 165-177. Press Academic. Londres, Reino Unido.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Nadkarni, N. M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest Ecosystems. *American Zoology* 34: 70-78.
- Nadkarni, N. M. 2004. The nature of forest canopies. En: M. D. Lowman y H. B. Rinker (eds.) *Canopy Forest*. Pp 3-23. Academic Press, San Diego.
- Nadkarni, N. M. y T. J. Matelson. 1989. Bird use of epiphytes resources in neotropical trees. *Condor* 69: 891-907.
- Nadkarni, N. M., y T. J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within canopy of a tropical cloud forest. *Ecology* 72: 2071-2082.
- Neil, W. T. 1951. A bromelian herpetofauna in Florida. *Ecology* 32: 140-143.
- Novotny, V.; Y. Basset; S. E. Miller y P. Drozd. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.
- Nuñez-Rojo, M. P. 2011. Caracterización del hábitat y de los refugios del murciélago de cabeza plana (*Myotis planiceps*, Vespertilionidae) en tres estados del norte de México. Tesis para obtener el grado de Biólogo. Facultad de Ciencias UNAM:

- Oliver, C. D., y B. C. Larson. 1990. Forest stand dynamics. McGraw Hill. Nueva York.
- Padmawathe, R., Q. Qureshi, y G. S. Rawat. 2003. Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of Eastern Himalaya, India. *Biological Conservation* 119: 81-92.
- Palmer M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En Lowman M. D. y N. M. Nadkarni (eds.). *Canopy Forest*. Pp 73-106. Academic Press, San Diego.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhan. 1968. *Árboles Tropicales de México*. United Nations/FAO. 413 pp.
- Pérez-Higareda G., R. C. Vogt y O. A. Flores-Villela- 1987. Lista anotada de los anfibios y reptiles de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología, UNAM. México D.F. 23 p.
- Pérez-Higareda G., M. A. López-Luna y H. M. Smith. 2007. *Serpientes de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: guía de identificación ilustrada*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 189 p.
- Perry, D. R. 1979. A method of acces into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10: 235-237.
- Perry, D. R. 1981. Tropical rain forest canopy; a method providing total acces. *Biotropoca* 13: 283-285.
- Qian H, X. Wang, S. Wang y Y. Li. 2007. Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography*. 30: 471-482.

- Ramírez-Bautista A. y A. Nieto-Montes de Oca. 1997. Ecogeografía de Anfibios y Reptiles. En Gonzáles Soriano E., Dirzo R. y Vogt R (eds.) Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM. México
- D. F. 647 p.
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45, 745-752.
- Reagan, D. P. 1995. Lizard ecology in the canopy of an island rain forest. En Lowman M. D. y H. B. Rinker (eds.) *Canopy Forest*. pp 149-164. Press Academic. Londres, Reino Unido.
- Reagan, D. P. 1995. Lizard ecology in the canopy of an island rain forest. En Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni (eds.) *Forest canopies*. pp 149-164. Press Academic. Londres, Reino Unido.
- Reagan, D.P. 1992. Congeneric species distribution and abundance in a three-dimensional habitat: the rain forest anoles of Puerto Rico. *Copeia* 392-403.
- Reynoso-Rosales, V. H., F. Mendoza-Quijano, C. S. Valdespino-Torres y X. Sánchez-Hernández. 2005. Anfibios y reptiles. En Bueno, J., F. Álvarez y S. Santiago (Eds.) *Biodiversidad del Estado de Tabasco*. Pp. 241-260 Instituto de Biología. UNAM-CONABIO. México.
- Reinert, H. 1984. Habitat selection between sympatric snake populations. *Ecology* 65: 478–486.
- Reinert, H. 1993. Habitat selection in snakes. En, Seigel, R. A. y J. T. Collins (eds) *Snakes Ecology and Behaviour*. Pp. 201–240. McGraw Hill, Inc, New York.
- Richards, P. W. 1954. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Richards, P. W. 1983. The three dimensional structure of tropical rain forest. En Sutton, S. L., T. C. Whitmore, y A. C. Chadwick (eds.) Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Pp 3-10. Blackwell. Oxford.
- Russell-Smith, A., y N. E. Stork. 1994. Abundance and diversity of spiders from the canopy of tropical rainforest with particular reference to Sulawesi, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 10: 545-558.
- Russell, G. 1981. The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado island, Panama. *Biotropica* 13: 241-251.
- Schauble, C. S., y G. C. Grigg. 1998. Thermal ecology of the Australian agamid *Pogona barbata*. *Oecologia* 11: 461-470.
- Schulze, C. H., K. E. Linsenmair, y K. Fielder. 2001. Understory versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in Bornean rain forest. *Plant Ecology* 153: 133-152.
- Shaw, D. C. 2004. Vertical organization of canopy biota. En M. D. Lowman y H. B. Rinker (Eds.) *Canopy Forest*. Pp. 73-103. Academic Press, San Diego.
- Shuttleworth, W. J. 1989. Micrometeorology of temperate and tropical forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 324: 299-334.
- Siegel, S. 1988. *Estadística no Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Trillas, México. 344 pp.
- Smith, A. P. 1973. Stratification of temperature and tropical forest. *American Naturalist* 107: 671-683.
- Smith, H. M. 1941. Snakes, frogs, and bromelias. *Chicago Naturalist* 4: 35-43.

- Soares C., y J. C. Brito. 2007. Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity Conservation* 16: 1087-1102.
- Soberón, M. J. y B. J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Soto, M. 2004. El clima. En Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.) *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. Pp. 195–200. INECOL, México, D. F.
- Soto M., L. Gama 1997. Climas. En Gonzales-Soriano, E., R. Dirzo & R. Vogt (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Pp. 7-23. UNAM-CONABIO, México D.F.
- Southwood, T. R. E., G. R. William-Wint, C. E. J. Kennedy, y S. R. Greenwood. 2005. The composition of the arthropod fauna of the canopies of some species of oak (*Quercus*). *European Journal of Entomology* 102: 65-72.
- Sørensen, L. L. 2004. Composition and diversity of the spider fauna in the canopy of a montane forest in Tanzania. *Biodiversity and Conservation* 13: 437-452.
- StatSoft, Inc. 2008. STATISTICA data analysis software system. Trial Version 8.0.
- Stuntz, S., C. Ziegler, U. Simon, y G. Zotz. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* 18: 161-176.
- Sutton, S. L. 2001. Alice grows up: canopy science in transition from wonderland to reality. *Plant Ecology* 153: 13-21.
- ter Braak C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

- ter Braak C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.
- ter Braak, C. J. F., y P. Smilauer. 1998. CANOCO Reference Manual and User's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY. EUA.
- Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist* 126: 760-776.
- Tovar-Sánchez, E., y K. Oyama. 2006. Community structure of canopy arthropods associated to *Quercus crassifolia* X *Quercus crassipes* complex. *Oikos* 112: 370-381.
- Tovar-Sánchez, E., Z. Cano-Santana, y K. Oyama. Canopy arthropod communities on Mexican Oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation* 115: 79-87.
- Urbina-Cardona, J. N., y O. Flores-Villela. 2010. Ecological-Niche modeling and prioritization of conservation-area networks for mexican herpetofauna. *Conservation Biology* 24: 1031-1041.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez y V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez y V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132: 61-75.

- Urbina-Cardona, J.N., Reynoso, V.H., 2005. Recambio de anfibios y reptiles en e gradiente potero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. En Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P., Melic, A (eds.) Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. CONABIO. Mexico.
- Vitt, L. J., y P. A. Zani. 1996. Ecology of the clusive tropical lizard *Tropidurus [Uracentron] flaviceps* (Tropiduridae) in lowland rain forest of Ecuador. *Herpetologica*. 52: 121-132.
- Vogt. R. C. 1987. You can set drift fences in the canopy. *Herpetological review* 18: 13-14.
- Vogt R. C., J. L. Villarreal, G. Pérez-Higareda. 1997. Lista Anotada de Anfibios y Reptiles. En Gonzáles Soriano E., Dirzo R. y Vogt R (eds.) Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM. México D. F.
- Waldron, J. L., y W. J. Humphries. 2005. Arboreal habitat use by the green salamander, *Aneides aeneus*, in South Carolina. *Journal of Herpetology* 39: 486-492.
- Whittaker, R., S. Levin, y R. Root. 1973. Niche, habitat and ecotope. *The American Naturalist*, 107: 321–338.
- Yanoviak, S. P. 1999. Community structure in water-filled tree holes of Panama: effcts of hole height and size. *Selbyana* 20: 106-115.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentince Hall, New Jersey. 662 p.
- Zug, G. R., L. J. Vitt, y J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibian and reptiles*. Academic Press, San Diego, 630 p.

Anexo 1. Tablas de contingencia.

Especie/humedad relativa	76-80	81-85	86-90	91-96
<i>Anolis rodriguezi</i>	1	1	1	1
<i>Anolis pentaprion</i>	1	0	0	0
<i>Anolis uniformis</i>	0	0	1	0
<i>Craugastor alfredi</i>	1	0	3	1
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1	1	0	0
<i>Lepidophyma</i>	4	4	12	7
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	10	1	2	3
<i>Sceloporus salvini</i>	16	2	4	3
<i>Smilisca baudini</i>	0	2	1	1
<i>Pseustes poecilonotus</i>	0	1	0	0
<i>Spilotes pullatus</i>	0	0	1	0

Especie/temperatura del sitio	76-80	81-85	86-90	91-96
<i>Anolis rodriguezi</i>	1	1	1	1
<i>Anolis pentaprion</i>	1	0	0	0
<i>Anolis uniformis</i>	0	0	1	0
<i>Craugastor alfredi</i>	1	0	3	1
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1	1	0	0
<i>Lepidophyma</i>	4	4	12	7
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	10	1	2	3
<i>Sceloporus salvini</i>	16	2	4	3
<i>Smilisca baudini</i>	0	2	1	1
<i>Pseustes poecilonotus</i>	0	1	0	0
<i>Spilotes pullatus</i>	0	0	1	0

Especie/Sitio de observación	Epífita	Hueco	Tronco	Rama primaria	rama secundaria
<i>Anolis rodriguezi</i>	0	0	3	0	1
<i>Anolis pentaprion</i>	0	0	0	0	1
<i>Anolis uniformis</i>	0	0	1	0	0
<i>Craugastor alfredi</i>	1	0	2	2	0
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0	0	1	0	1
<i>Lepidophyma</i>	0	7	15	3	2
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	0	3	6	6	1
<i>Sceloporus salvini</i>	0	0	8	6	10
<i>Smilisca baudini</i>	0	0	1	1	2
<i>Pseustes poecilonotus</i>	1	0	0	0	0
<i>Spilotes pullatus</i>	0	0	0	0	1

Especie/Especie de árbol	<i>Brosimim alicastrum</i>	<i>Ficus yoponensi</i>	<i>Nectandra ambigens</i>	<i>Poulsenia armata</i>
<i>Anolis rodriguezi</i>	1	1	1	1
<i>Anolis pentaprion</i>	0	1	0	0
<i>Anolis uniformis</i>	0	1	0	0
<i>Craugastor alfredi</i>	1	3	1	0
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1	1	0	0
<i>Lepidophyma</i>	3	15	9	0
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	0	2	13	1
<i>Sceloporus salvini</i>	2	19	4	0
<i>Smilisca baudini</i>	0	4	0	0
<i>Pseustes poecilonotus</i>	0	0	1	0
<i>Spilotes pullatus</i>	0	1	0	0

Especie/Altura	2-9	10-17	18-25	26-33
<i>Anolis rodriguezi</i>	2	1	1	0
<i>Anolis pentapriion</i>	0	0	1	0
<i>Anolis uniformis</i>	1	0	0	0
<i>Craugastor alfredi</i>	2	2	1	0
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1	0	1	0
<i>Lepidophyma</i>	19	3	4	1
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	3	10	2	1
<i>Sceloporus salvini</i>	4	7	9	5
<i>Smilisca baudini</i>	1	1	1	1
<i>Pseustes poecilonotus</i>	0	0	0	1
<i>Spilotes pullatus</i>	0	0	0	1

Anexo 2. Valores de la Prueba de residuos ajustados para las variables ambientales.

Especie/humedad relativa	76-80	81-85	86-90	91-96
<i>Anolis rodriguezi</i>	-0.591	0.665	-0.169	0.349
<i>Anolis pentapryon</i>	1.256	-0.402	-0.639	-0.477
<i>Anolis uniformis</i>	-0.806	-0.402	1.584	-0.477
<i>Craugastor alfredi</i>	-0.901	-0.921	1.591	0.096
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0.320	1.502	-0.909	-0.679
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	-3.112	0.185	2.172	1.217
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	2.125	-0.969	-1.589	0.041
<i>Sceloporus salvini</i>	3.025	-0.995	-1.667	-0.977
<i>Smilisca baudinii</i>	-1.640	2.150	-0.169	0.349
<i>Pseustes poecilonotus</i>	-0.806	2.514	-0.639	-0.477
<i>Spilotes pullatus</i>	-0.806	-0.402	1.584	-0.477

Los valores en negrita son significativos al nivel alfa=0.05

Especie/Temperatura del sitio	25-28	29-32	33-36	37-40
<i>Anolis rodriguezi</i>	-0.862	0.213	1.694	-0.387
<i>Anolis pentapryon</i>	-0.928	1.116	-0.248	-0.190
<i>Anolis uniformis</i>	1.090	-0.907	-0.248	-0.190
<i>Craugastor alfredi</i>	1.572	-1.150	-0.569	-0.435
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1.551	-1.290	-0.353	-0.270
<i>Lepidophyma</i>	3.528	-2.844	-1.545	0.088
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	-1.864	1.573	1.285	-0.837
<i>Sceloporus salvini</i>	-3.563	2.760	0.573	1.478
<i>Smilisca baudinii</i>	2.220	-1.846	-0.506	-0.387
<i>Pseustes poecilonotus</i>	-0.928	1.116	-0.248	-0.190
<i>Spilotes pullatus</i>	-0.928	1.116	-0.248	-0.190

Los valores en negrita son significativos al nivel alfa=0.05

Especie/Sitio de observación	Epífita	Hueco	Tronco	Rama primaria	Rama secundaria
<i>Anolis rodriguezi</i>	-0.316	-0.743	1.323	-1.054	0.144
<i>Anolis pentapryon</i>	-0.155	-0.365	-0.874	-0.518	1.889
<i>Anolis uniformis</i>	-0.155	-0.365	1.158	-0.518	-0.536
<i>Craugastor alfredi</i>	2.702	-0.836	-0.141	1.080	-1.227
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	-0.221	-0.519	0.202	-0.736	0.963
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	-0.968	2.798	1.588	-1.514	-2.221
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	-0.684	0.985	-0.495	1.806	-1.693
<i>Sceloporus salvini</i>	-0.890	-2.093	-1.129	0.577	2.722
<i>Smilisca baudinii</i>	-0.316	-0.743	-0.746	0.205	1.378
<i>Pseustes poecilonotus</i>	6.519	-0.365	-0.874	-0.518	-0.536
<i>Spilotes pullatus</i>	-0.155	-0.365	-0.874	-0.518	1.889

Los valores en negrita son significativos al nivel alfa=0.05

Especie/Altura	2-9	10-17	18-25	26-33
<i>Anolis rodriguezi</i>	0.503	-0.117	0.097	-0.729
<i>Anolis pentapryon</i>	-0.784	-0.619	1.836	-0.361
<i>Anolis uniformis</i>	1.283	-0.619	-0.548	-0.361
<i>Craugastor alfredi</i>	0.097	0.630	-0.161	-0.818
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0.354	-0.878	0.913	-0.513
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	3.780	-2.084	-1.098	-1.381
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	-1.659	3.279	-1.046	-0.690
<i>Sceloporus salvini</i>	-2.442	0.050	1.671	1.441
<i>Smilisca baudinii</i>	-0.539	-0.117	0.097	0.857
<i>Pseustes poecilonotus</i>	-0.784	-0.619	-0.548	2.783
<i>Spilotes pullatus</i>	-0.784	-0.619	-0.548	2.783

Los valores en negrita son significativos al nivel alfa=0.05

Especie/Especie árbol	<i>Brosimim alicastrum</i>	<i>Ficus yoponensi</i>	<i>Nectandra ambigens</i>	<i>Poulsenia armata</i>
<i>Anolis rodriguezi</i>	1.120	-1.242	-0.362	3.102
<i>Anolis pentaprion</i>	-0.320	0.907	-0.711	-0.154
<i>Anolis uniformis</i>	-0.320	0.907	-0.711	-0.154
<i>Craugastor alfredi</i>	0.861	0.224	-0.651	-0.353
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	2.020	-0.149	-1.012	-0.219
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	0.415	0.048	0.000	-0.960
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	-1.409	-3.799	4.501	1.167
<i>Sceloporus salvini</i>	-0.245	2.480	-2.178	-0.909
<i>Smilisca baudinii</i>	-0.652	1.846	-1.448	-0.314
<i>Pseustes poecilonotus</i>	-0.320	-1.116	1.422	-0.154
<i>Spilotes pullatus</i>	-0.320	0.907	-0.711	-0.154

Los valores en negrita son significativos al nivel alfa=0.05

Anexo 3. Correlaciones de Pearson.

Variables	A	MH	AC	CE	AL	T	H	CA	CEA	Sp	S	V	LI	N	S
A	1	-0	0.1	0.54	0.04	0.02	0.12	0.09	-0	-0.12	0.28	-0.22	-0.11	-0.08	0.13
MH	-0	1	0.1	0.21	0.11	0.19	-0.04	0.13	0.42	0.17	0.09	0.06	0.09	0.04	-0.04
AC	0.1	0.14	1	0.11	0.04	-0.02	0.24	-0.01	0.21	-0.26	0.25	-0.07	-0.03	0.13	-0.01
CE	0.5	0.21	0.1	1	0.12	-0.03	0.27	0.39	0.1	0.13	0.15	-0.25	-0.09	-0.19	0.21
AL	0	0.11	0	0.12	1	0.26	-0.13	-0.05	0.11	-0.02	-0.1	0.01	0.11	0.23	-0.35
T	0	0.19	-0	-0.03	0.26	1	-0.26	0.21	0.22	0.1	0.02	0.12	0.09	-0.2	0.05
H	0.1	-0	0.2	0.27	-0.13	-0.26	1	0.44	0.26	0.04	0.28	-0.1	-0.18	-0.1	0.19
CA	0.1	0.13	-0	0.39	-0.05	0.21	0.44	1	0.21	0.4	0.06	-0.05	-0.11	-0.38	0.4
CEA	-0	0.42	0.2	0.1	0.11	0.22	0.26	0.21	1	0.18	0.12	0.3	0.07	0.08	-0.1
Sp	-0.1	0.17	-0.3	0.13	-0.02	0.1	0.04	0.4	0.18	1	-0.22	0.05	-0.17	-0.24	0.18
S	0.3	0.09	0.2	0.15	-0.1	0.02	0.28	0.06	0.12	-0.22	1	-0.28	-0.23	0.17	-0.03
V	-0.2	0.06	-0.1	-0.25	0.01	0.12	-0.1	-0.05	0.3	0.05	-0.28	1	0.38	0.06	-0.18
LI	-0.1	0.09	-0	-0.09	0.11	0.09	-0.18	-0.11	0.07	-0.17	-0.23	0.38	1	0.36	-0.32
N	-0.1	0.04	0.1	-0.19	0.23	-0.2	-0.1	-0.38	0.08	-0.24	0.17	0.06	0.36	1	-0.77
S	0.1	-0	-0	0.21	-0.35	0.05	0.19	0.4	-0.1	0.18	-0.03	-0.18	-0.32	-0.77	1

A=altura, MH=microhábitats disponibles, AC=árboles cercanos, CE=cobertura de epífitas, AL=altura T=temperatura, H=humedad, CA=cobertura del árbol, CEA=cobertura de epífitas del árbol, Sp=especie árbol, S=sitio, V=viento, N=nubosidad, LI=lluvia, Tr=tronco.

Anexo 4. Lista de especies y su abundancia relativa por especie de árbol.

Brosimum alicastrum

Especie	Número
<i>Anolis rodriguezi</i>	1
<i>Craugastor alfredi</i>	1
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	3
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1
<i>Sceloporus salvini</i>	2

Ficus yoponensi

Especie	Número
<i>Anolis pentaprion</i>	1
<i>Anolis rodriguezi</i>	1
<i>Anolis uniformis</i>	1
<i>Craugastor alfredi</i>	3
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	15
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	1
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	2
<i>Sceloporus salvini</i>	2
<i>Smilisca baudinii</i>	4
<i>Spilotes pullatus</i>	1

Nectandra ambigens

Especie	Número
<i>Anolis rodriguezi</i>	1
<i>Craugastor alfredi</i>	1
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	9
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	13
<i>Pseustes poecilonotus</i>	1
<i>Sceloporus salvini</i>	4

Poulsenia armata

Especie	Número
<i>Anolis rodriguezi</i>	1
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1