



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**DIVERSIDAD DE SALAMANDRAS EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL DEL
VOLCÁN NAUHCAMPATÉPETL, VERACRUZ, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ÁNGEL FERNANDO SOTO POZOS

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **Dra. Gabriela Parra Olea**
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: **Dr. Andrés García Aguayo**
Instituto de Biología, UNAM

Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo
Instituto de Ecología, A. C.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de enero de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **SOTO POZOS ÁNGEL FERNANDO** con número de cuenta **410030424** con la tesis titulada **"DIVERSIDAD DE SALAMANDRAS EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL DEL VOLCÁN NAUHCAMPATÉTL, VERACRUZ, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. GABRIELA PARRA OLEA**:

Presidente: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA
Vocal: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Secretario: DR. EDUARDO OCTAVIO PINEDA ARREDONDO
Suplente: DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ
Suplente: DR. RODRIGO MACIP RÍOS

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 15 de marzo de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad brindada para mi formación académica y crecimiento profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al Programa de Apoyo a Proyecto de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) proyecto 209914 por el apoyo económico otorgado para el financiamiento del proyecto.

Al Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP) semestre 2017-2 por el respaldo económico otorgado para la realización de una estancia en el Museo de Zoología de Vertebrados en la Universidad de California en Berkeley, E.U., crucial para la completitud del presente proyecto.

A mi tutora principal la Dra. Gabriela Parra Olea y a los miembros del comité tutorial Dr. Andrés García Aguayo y Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo por la dirección, dedicación, paciencia y apoyo otorgado a lo largo del desarrollo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi mamá, María Alma Pozos Vásquez, por apoyarme incondicionalmente en mi proyecto de vida, por su cariño, comprensión y todas las horas, años, décadas de esfuerzo y dedicación para brindarnos a mi hermano y mí la oportunidad de desarrollarnos en la carrera que nos hace felices.

A Sandra Olivia Velásquez Cuevas, porque me demostraste lo incondicional e inmesurable del cariño hacia una persona, me apoyaste en todo momento y siempre me ofreciste lo mejor de ti para impulsarme a seguir adelante en mi proyecto de vida.

A mi hermano Jesús David Soto Pozos, a mis primas Libertad García Pozos, Abril Riveros Pozos y Mariana Riveros Pozos, mis primos Ricardo Cadena Pozos y Eduardo Cadena Pozos, por su amistad, apoyo y motivación para seguir adelante.

A mis tías Dulce Pozos Vásquez, Alejandra Pozos Vásquez, Rosa Olivia Pozos Vásquez y Ángeles Pozos Vásquez y a mis tíos Élfego Riveros Hernández y Adelfo García Morales por su apoyo y cuidados, así como colaboración directa en el proyecto.

A mis compañeros y amigos que me apoyaron fervientemente en el trabajo de campo, análisis de datos, escritura y logística del proyecto, Mirna Grisel García Castillo, María Delia Basanta, Alejandra Fabiola Herrera Balcázar, Ángela Mendoza, Atziri García, Dulce Moro Hernández, Karen López, Omar Becerra Soria, Alejandro Calzada Arciniega, Aldo López Velázquez, Ernesto Refuero y Martín Cabrera.

Al Dr. David B. Wake, la Dra. Carol L. Spencer y el Dr. Theodore J. Papenfuss por su colaboración y hospitalidad durante mi estancia en el Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California en Berkeley, E.U.

A Rocío González Acosta, por su asistencia y apoyo en todos los trámites necesarios a lo largo del curso y culminación de este posgrado.

A los propietarios que me permitieron trabajar en sus terrenos y que compartieron el interés por la fauna nativa de nuestra región Prof. Miguel Ángel Ramírez del municipio de Xico, al gobierno municipal de Villa Aldama, en particular a la Comisariada Ejidal Imelda y al agente municipal de El Llanillo Redondo, municipio de Las Vigas de Ramírez.

A la Dra. Gabriela Parra Olea, un agradecimiento especial, tanto por su apoyo como asesora, así como por su amistad, enseñanzas personales y la confianza que depositó en mí desde el principio hasta el final de este proyecto.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
II. OBJETIVOS	3
CAPÍTULO I.....	4
RESUMEN	5
ABSTRACT	6
1. INTRODUCCIÓN.....	7
1.1. Las regiones montañosas	7
1. 2. Un grupo modelo	8
2. OBJETIVOS	11
3. HIPÓTESIS	12
4. ANTECEDENTES	13
5. MÉTODOS	16
5.1. Área de estudio	16
5.2. Muestreo de pletodóntidos	19
5.3. Análisis de datos	20
6. RESULTADOS	23
6.1. Composición y diversidad de las comunidades.....	25
6.2. Diversidad beta	29
7. DISCUSIÓN.....	31
7.1. Representatividad de los muestreos.....	31
7.2. Composición y estructura de las comunidades.....	33
7.3. Diversidad beta	36
8. CONCLUSIONES.....	38
CAPÍTULO II.....	39
RESUMEN	40

ABSTRACT	41
9. INTRODUCCIÓN	42
10. OBJETIVOS	45
11. HIPÓTESIS	46
12. ANTECEDENTES	47
13. MÉTODOS	50
13.1. Área de estudio	50
13.2. Muestreos retrospectivos	51
13.3. Muestreos recientes	52
13.4. Proporción de pérdida de hábitat	53
13.5. Análisis de datos	54
14. RESULTADOS	56
14.1. Estructura de las comunidades	56
14.2. Especies con posibles declives poblacionales	57
14.3. Proporción de pérdida de hábitat	60
15. DISCUSIÓN	61
15.1. Especies con posibles declives	63
15.2. Efectos de la pérdida de hábitat	66
16. CONCLUSIONES	69
REFERENCIAS	70
ANEXO I	84
ANEXO II	85
ANEXO III	86

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

CAPÍTULO I

Cuadro 1. Composición, riqueza y abundancia de la comunidad de pletodóntidos del gradiente altitudinal del volcán Nahcampaquépetl.....	24
Cuadro 2. Éxito de captura de pletodóntidos por mes de muestreo	24
Cuadro 3. Análisis de totalidad de los muestreos realizados en seis localidades en el gradiente altitudinal del volcán Nahcampaquépetl.....	25
Figura 1. Ubicación del área de estudio y las seis localidades de muestreo en el estado de Veracruz, México.....	18
Figura 2. Esquema de las localidades de muestreo y su ubicación a lo largo del transecto altitudinal del volcán Nahcampaquépetl	19
Figura 3. Ecuaciones propuestas por Carvalho et al. (2012) para calcular los componentes de la disimilitud composicional de dos comunidades	22
Figura 4. Número de individuos de pletodóntidos en seis localidades a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Nahcampaquépetl.....	26
Figura 5. Curvas de Rango-Abundancia de las comunidades de pletodóntidos del gradiente altitudinal del Volcán Nahcampaquépetl.....	27
Figura 6. Número equivalente de especies (D1) calculado por el estimador de máxima verosimilitud e cada localidad e intervalo de confianza al 95%.....	28
Figura 7. Valores de disimilitud composicional entre pares de sitios	29
Figura 8. Disimilitud total entre las comunidades de salamandras de los pisos altitudinales del volcán Nahcampaquépetl	30

CAPÍTULO II

Figura 1. Tipos de vegetación presentes en las localidades históricas a lo largo del gradiente altitudinal	52
Figura 2. Curvas de rango-abundancia de la comunidad de salamandras del volcán Nahcampaquépetl en dos periodos: 1979-1981 y 2016-2017	57
Figura 3. Abundancias de las especies de pletodóntidos en la localidad Las Lajas (3000 m) en distintos tiempos.....	58
Figura 4. Abundancias de las especies de pletodóntidos en la localidad Las Vigas (2400 m) en distintos tiempos.....	59

Figura 5. Abundancias de las especies de pletodóntidos en la localidad La Joya (2000 m) en distintos tiempos.....	59
Figura 6. Abundancias de las especies de pletodóntidos en la localidad Barranca de Teocelo (1100 m) en distintos tiempos.....	60

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

México es un país relevante en términos de diversidad de anfibios, ya que en su territorio se distribuyen 403 de estas especies, ocupando el quinto lugar en riqueza de especies de anfibios a nivel mundial (Flores-Villela, 1993; Frost, 2018). Desglosando la diversidad de anfibios de México, el grupo de los anuros (Orden Anura) está representado por 234 especies, menos del 4% de las especies conocidas a nivel mundial (Parra-Olea et al., 2014). El grupo de las cecilias (Orden Gymnophiona) únicamente cuenta con dos especies distribuidas en el país, el 1% del total de las especies (Parra-Olea et al., 2014). Finalmente, el grupo de las salamandras (Orden Caudata) cuenta con 137 especies distribuidas en el país, el 21% del total de las especies de salamandras conocidas en el mundo (Parra-Olea et al., 2014; Frost, 2018). De esta manera, México se posiciona como el segundo país más diverso en especies de salamandras a nivel mundial, mientras que un 80% de estas especies son endémicas para el país (Parra-Olea et al., 2014; Frost et al., 2018).

En México se distribuyen cuatro de las diez familias que existen de salamandras, sin embargo, el mayor número de especies pertenece a la familia Plethodontidae (Wake, 1987; Parra-Olea et al., 2014). Las salamandras de la familia Plethodontidae (pletodóntidos) son especialmente diversas en las regiones montañosas de México, en donde presentan una minuciosa zonificación (Wake, 1987; Wake et al., 1992). La marcada zonificación de los pletodóntidos en las regiones montañosas proviene del hecho de que estos se distribuyen en franjas altitudinales específicas, y a que existen niveles altitudinales en donde presentan una mayor riqueza de especies y abundancia (Wake y Lynch, 1976; García-París, et al., 2000; Kozak, 2017). Por lo tanto, conocer la zonificación de la diversidad de pletodóntidos en un país tan diverso como lo es México

resulta crucial en el contexto de las problemáticas de conservación que enfrentan actualmente los anfibios.

México no está exento de la actual crisis de la biodiversidad y las presiones antropogénicas han afectado a sus poblaciones de anfibios principalmente a partir de las décadas de los setentas y ochentas (Wake, 1991; Parra-Olea et al., 1999). La pérdida y modificación del hábitat se reconocen como los principales factores que impactan negativamente a la diversidad de pleurodóntidos en el país, desde hace al menos 40 años (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009). Además, factores como el cambio climático y las enfermedades emergentes están implicados en los declives poblacionales de pleurodóntidos en México (Pounds et al., 1999; Pounds et al., 2006; Milanchovic et al., 2010). Sin embargo, las causas de los declives y las fluctuaciones en las poblaciones de los pleurodóntidos no son comprendidas en su totalidad.

La desaparición de las especies de pleurodóntidos en México representa pérdidas irreversibles de la biodiversidad del país y del mundo dado que, virtualmente, en las regiones montañosas cada nivel altitudinal alberga especies únicas de pleurodóntidos (Wake & Lynch, 1976; Wake, 1987; Wake et al., 1992). Al mismo tiempo, cada nivel altitudinal presenta factores que afectan a las especies de pleurodóntidos con distinta intensidad a través del tiempo (Wake et al., 1987; Parra-Olea et al., 1999). Por otra parte, las especies de pleurodóntidos han respondido diferencialmente a los cambios en el ambiente (p.ej. Sandoval-Comte et al., 2012; Luis-Aguilar et al., 2017), complicando la evaluación de su estado de conservación (Rovito et al., 2009). Debido a esto, tener una perspectiva a nivel comunidad a lo largo de un gradiente altitudinal a través del tiempo puede brindar un escenario más completo de su estado de conservación.

II. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar las diferencias en composición, riqueza de especies y estructura de las comunidades de pletodóntidos a través de un gradiente altitudinal, y sus cambios en el tiempo en un periodo de 40 años en el volcán Nauhcampatépetl, Veracruz, México.

Objetivos por capítulo

Capítulo I. Evaluar las diferencias en composición, riqueza de especies y estructura de las comunidades de pletodóntidos a través de un gradiente altitudinal en el volcán Nauhcampatépetl, Veracruz, México.

Capítulo II. Examinar los cambios en la composición, riqueza de especies y estructura de las comunidades de pletodóntidos en un gradiente altitudinal a través de un periodo de 40 años en el volcán Nauhcampatépetl, Veracruz, México.

CAPÍTULO I

La diversidad de salamandras en un gradiente altitudinal en el volcán Nauhcampatépetl, Veracruz, México

RESUMEN

Las regiones montañosas constituyen escenarios idóneos para el estudio de la distribución de las especies en gradientes ambientales. Un grupo apto para este tipo de estudios es el de los pletodóntidos (Caudata: Plethodontidae) cuyas comunidades han sido bien estudiadas en la porción neotropical de México. Uno de los puntos más diversos en especies de pletodóntidos en México es la región montañosa central del estado de Veracruz, la cual destaca por su elevada proporción de endemismos. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue determinar las diferencias en las características de las comunidades de pletodóntidos a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Nahcampaquépetl en Veracruz, México. Para lograr dicho objetivo, entre diciembre de 2015 y julio de 2017 se realizaron cinco muestreos en seis localidades ubicadas entre los 1,000 y 3,500 m de altitud en el volcán Nahcampaquépetl con un esfuerzo de muestreo total de 600 horas/persona. Se registraron 496 individuos de 13 especies y seis géneros. La riqueza de especies osciló entre tres y cuatro especies entre las localidades y el mayor número de individuos detectados se presentó en los niveles altitudinales de 2,400 m y 3,000 m. La localidad a 1,600 m de altitud presentó el mayor número de especies equivalentes, la mayor dominancia se presentó a los 2,400 m y 3,000 m, debido a la dominancia de *Aquiloerycea cephalica* y *Pseudoeurycea leprosa* respectivamente. La mayor disimilitud en composición se presentó entre los 1,600 m y 2,000 m de altitud y es ocasionada en su mayor parte por el reemplazo de especies. Un total 19 especies de pletodóntidos se distribuyen en el volcán Nahcampaquépetl aunque, al parecer, la variación en la detectabilidad ocasiona que algunas especies no sean registradas. Finalmente, se concluye que el elevado reemplazo de especies es el factor que permite la existencia de una elevada diversidad gama a lo largo de todo el gradiente altitudinal.

Palabras clave: Pletodóntidos, estructura de la comunidad, disimilitud composicional.

ABSTRACT

The mountainous regions constitute ideal scenarios for the study of species distribution in environmental gradients. A suitable group for this kind of study is the plethodontids (Caudata: Plethodontidae) whose communities have been well studied in the Neotropical portion of Mexico. One of the most diverse points in plethodontids species is the central mountainous region from the Veracruz State, which stands out for its high endemism proportion. Therefore, the objective of the present study was to determine the differences in the characteristics of the plethodontids communities along an altitudinal gradient in the volcano Nauhcampatépetl, Veracruz, México. To accomplish that, between December 2015 and July 2017, five samplings events were carried out in six localities between 1,000 and 3,500 masl in the Volcan Nauhcampatépetl, with a sampling effort of 600 hours/person. In total, 496 individuals of 13 species belonging to six genera were recorded. The species richness oscillated between three and four species among the localities, and the highest individual detected number were in the altitudinal levels of 2,400 and 3,000 m. The locality at 1,600 m of altitude presented the highest equivalent species number, and the highest dominance was recorded at 2,400 m and 3,000 m, this due to the dominance of *Aquiloerycea cephalica* and *Pseudoerycea leprosa* respectively. The greatest compositional dissimilarity occurs between 1,600 m and 2,000 m of altitude and, this is due mostly to the replacement of species. In total 19 species of plethodontids are distributed in the volcano Nauhcampatépetl, however, the variation in detectability causes that some species do not be recorded. Finally, it is concluded that the high replacement of species is a factor that allows the high gamma diversity along the altitudinal gradient.

Key words: Plethodontids, community structure, compositional dissimilarity.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Los gradientes ambientales de las regiones montañosas

Las regiones montañosas han constituido el escenario de numerosos estudios sobre la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales (Wake et al., 1992; Williams-Linera et al., 1996; Oömmen & Shanker, 2005). Esto, debido a que las regiones montañosas presentan variación en las condiciones ambientales que influyen en la distribución y en la historia evolutiva de las especies (Wilson, 1974; Williams-Linera et al., 1996; García-Paris et al., 2000; Lomolino et al., 2006; McCain & Grytnes, 2010). Las diferencias en condiciones ambientales determina, en interacción con los factores bióticos, la capacidad de supervivencia y dispersión de las especies a lo largo de las regiones montañosas (McCain y Grytnes, 2010; Cadotte y Tucker, 2017). Como producto de estos filtros ambientales, en las regiones montañosas se presentan altas tasas de diversificación y especiación promovidas por la heterogeneidad ambiental de dichas regiones (Darda, 1994; Wiens et al., 2007; Wake & Lynch, 1976; Rahbeck, 1995; Myers et al., 2000; Kozak, 2017).

La heterogeneidad ambiental de las regiones montañosas proviene de las variaciones ambientales encontradas a lo largo de un gradiente altitudinal (Williams-Linera et al., 1996; McCain y Grytnes, 2010). Entre los principales factores que fluctúan a través de un gradiente altitudinal se encuentra la temperatura, la cual disminuye con el incremento en altitud (Barry, 2008), la humedad, que tiende a incrementarse con la altitud (Evans et al., 2005), al igual que la radiación solar (McCain y Grytnes, 2010). La magnitud de los cambios en los factores ambientales en las regiones montañosas depende de factores como la altura, la distancia al océano y la ubicación latitudinal de la montaña, (McCain y Grytnes, 2010). De esta manera, la interacción entre los factores

ambientales a escala regional y local determina la distribución espacial de las especies, dependiendo sus límites fisiológicos (Cadotte y Tucker, 2017).

La influencia de los factores ambientales en los patrones de distribución de las especies se puede observar entre distintos taxones (p. ej. Wilson, 1974; Wake & Lynch, 1976; Williams-Linera et al., 1996; Thomas & Lennon, 1999; McCain & Grytnes, 2010; Martin et al., 2016). De manera general, se han observado tres tendencias principales en la distribución de la biodiversidad en función de la altitud: 1) un declive monotonico de la riqueza de especies conforme incrementa la altitud, 2) picos de abundancia y riqueza de especies en altitudes intermedias; y 3) un incremento monotonico de la riqueza con el incremento en altitud (Rahbek, 2005). Dichas tendencias se dan en función de la historia evolutiva, ecología y fisiología del grupo taxonómico estudiado (McCain y Grytnes, 2010).

1.2. Los pletodóntidos como grupo modelo

Un grupo particularmente diverso en las regiones montañosas es el de las salamandras de la familia Plethodontidae cuya historia evolutiva en dichas regiones es bien conocida (Wake et al., 1992; García-Paris et al., 2000; Kozak, 2017). Por sus características biológicas los pletodóntidos representan un excelente modelo para el estudio de la zonificación de la fauna en gradientes ambientales (Wake et al., 1992). Esto, debido a que poseen una baja vagilidad y una dependencia estrecha con las variables ambientales, pues son organismos ectotermos, los cuales presentan respiración a través de la piel (Wake, 1966; Wake et al., 1992), poseen desarrollo directo, por lo que no requieren de cuerpos de agua para sobrevivir (Wake, 1966; Hanken et al., 1980) y se han adaptado a una gama amplia de hábitats y microhábitats terrestres (Wake & Lynch, 1976; McEntire, 2016).

Diversos estudios han descrito la distribución de los plelodóntidos en las regiones montañosas en función de las tasas de diversificación, especiación y patrones de radiación que originaron dicha distribución (p. ej. García-París et al., 2000; Wiens et al., 2007; Kozak & Wiens, 2010; Kozak, 2017). Evolutivamente, el factor que ha dado origen a la zonificación altitudinal de los plelodóntidos es el mayor tiempo de colonización que estos organismos han tenido en determinadas altitudes (Kozak, 2017). La hipótesis climática establece que los plelodóntidos ancestrales presentaron distribuciones más amplias, pero las fluctuaciones climáticas extremas en altitudes bajas y superiores los hicieron retraerse hacia altitudes intermedias más estables (McCain & Grytnes, 2010; Kozak & Wiens, 2010). De esta manera, las altitudes intermedias fungieron como refugios ambientales en donde los plelodóntidos se diversificaron por más tiempo, por lo que allí presentan sus niveles más elevados de riqueza de especies y abundancia (Wake, 1987; Wiens et al., 2007; Kozak & Wiens, 2010).

En las altitudes intermedias de las regiones montañosas se mantiene una elevada riqueza de especies y abundancia de plelodóntidos debido a la mayor disponibilidad de recursos. En las regiones montañosas de México existe un hábitat muy particular formado en altitudes intermedias por la convergencia entre bosques templados y bosques tropicales, el bosque mesófilo de montaña (Williams-Linera, 2007). Este hábitat presenta una confluencia de recursos provenientes de los tipos de vegetación en contacto que posibilitan la coexistencia y mantenimiento de una elevada riqueza de especies y abundancia de plelodóntidos (Wake, 1987). Entre los recursos que promueven la existencia de una elevada riqueza de especies en el bosque mesófilo de montaña se encuentran: cantidad elevada de microhábitats terrestres, arborícolas y subterráneos, ya que este bosque presenta una densidad alta de bromelias, musgos, líquenes y una gruesa capa de hojarasca (Williams-Linera, 2007), diversidad de presas

compuestas por pequeños artrópodos, moluscos, anélidos, entre otros (Martín, 1955), y condiciones ambientales fisiológicamente favorables para las salamandras, debido a la elevada humedad ambiental, temperaturas templadas y una buena cobertura arbórea (Hanken, 1980; Wake, 1987; Challenger y Soberón, 2008).

En México se localiza una de las regiones con mayor diversidad de pletodóntidos a nivel mundial (*hot spot*), en el margen sureste de la Planicie Mexicana (Wake, 1987; Rovito et al., 2015). La exitosa radiación adaptativa y diversificación de los pletodóntidos en México se atribuyen a la heterogeneidad topográfica, ubicación geográfica e historia geológica del país (Darda, 1994; Aldrich et al., 2000; Williams-Linera, 2007). Estos factores ocasionan que las comunidades de pletodóntidos en cada macizo montañoso sean únicas en composición, dado los factores azarosos y probabilísticos que intervienen en la formación de especies (Williams-Linera et al., 1996; Kozak & Wiens, 2010; Kozak, 2017). Por lo tanto, estudiar la diversidad de especies de pletodóntidos en los gradientes altitudinales de México, es una oportunidad para entender la zonificación de la fauna en gradientes ambientales y comprender las fuerzas ecológicas que determinan la distribución de unos de los grupos biológicos más diversos en el país.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar las diferencias en composición, riqueza de especies y estructura de las comunidades de pletodóntidos a través de un gradiente altitudinal en el volcán Nahcampatépetl, Veracruz, México.

Objetivos particulares

- Determinar las diferencias en composición, riqueza de especies e individuos detectados de las comunidades de pletodóntidos de un gradiente altitudinal.
- Examinar las diferencias en la estructura de las comunidades de pletodóntidos en un gradiente altitudinal.
- Determinar el nivel de disimilitud en composición de especies de las comunidades de pletodóntidos a lo largo de un gradiente altitudinal.

3. HIPÓTESIS

Las variaciones altitudinales en regiones montañosas enmarcan gradientes ambientales que han influido en la historia evolutiva de los pletodóntidos y en su distribución actual (Wake & Lynch, 1976; Wiens et al., 2007), encontrándose una composición y estructura de las comunidades variables a lo largo de un gradiente altitudinal (Kozak, 2017).

Predicción 1. La comunidad de pletodóntidos en el volcán Nauhcampatépetl se estructura de acuerdo a los patrones evolutivos ubicuos en las regiones montañosas, presentando una mayor riqueza de especies y abundancia en altitudes intermedias. Esto, debido a que allí los pletodóntidos han presentado un mayor tiempo de colonización y las condiciones ambientales los favorecen fisiológicamente.

Predicción 2. Específicamente en la franja altitudinal donde se distribuye el bosque mesófilo de montaña (entre 1,200 y 2,000 msnm) presentará la mayor equitatividad en la comunidad de pletodóntidos. Esto, debido a la compleja estructura de la vegetación y variedad de microhábitats que este hábitat ofrece para los pletodóntidos (Wake, 1987).

En los gradientes altitudinales se presentan hábitats muy contrastantes en áreas relativamente pequeñas (McCain & Grytnes, 2010), con una influencia en la composición de especies en cada nivel altitudinal. Dicho recambio en la composición se observa principalmente en aquellas especies con baja vagilidad y distribuciones restringidas como lo son los pletodóntidos (Wake y Lynch, 1976; Wake et al., 1992).

Predicción 3. El gradiente altitudinal presentará una elevada disimilitud en composición de especies, dado que los pletodóntidos se distribuyen en franjas altitudinales muy estrechas y áreas restringidas (Wake y Lynch, 1976). El recambio en la composición de especies será ocasionado en su mayor parte por el reemplazo de especies con distintas tolerancias fisiológicas.

4. ANTECEDENTES

Las salamandras de la familia Plethodontidae (pletodóntidos) son de los grupos de vertebrados más estudiados en cuanto a sus patrones de distribución y rasgos evolutivos (Ruben y Boutcot, 1989). La latitud es uno de los principales factores que determinan la distribución de los pletodóntidos ya que poseen su centro de origen en la región Neártica, en los montes Apalaches, en donde se concentra su mayor diversidad (Wake y Lynch., 1976; Kozak, 2017). Sin embargo, la tribu Bolitoglossini de la familia Plethodontidae ha presentado una amplia radiación adaptativa y diversificación en la región Neotropical (García-París et al., 2000). Por otra parte, las diferencias altitudinales de las regiones montañosas también han determinado la distribución de los pletodóntidos y se sabe que tanto en el neártico como en el neotrópico, la mayor riqueza de especies y abundancia de pletodóntidos se concentra en las altitudes intermedias (Hairston, 1949; Wake & Lynch, 1976; Martin, et al., 2016; Kozak, 2017).

Las comunidades de pletodóntidos en regiones tropicales son aptas para el estudio de su distribución dada la diferencia contrastante entre el clima de altitudes bajas y el de la cima de altas montañas (García-París et al., 2000). Por lo tanto numerosos estudios sobre la ecología y distribución de los pletodóntidos se han llevado a cabo la región tropical de México (p.ej. Wake & Lynch, 1976; Wake et al., 1992; Parra-Olea et al., 1999; Wiens et al., 2007), los cuales han estudiado la composición de las comunidades de pletodóntidos en montañas de los estados de Oaxaca, Chiapas y Veracruz (Wake et al., 1992; Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009). Estos estados son particularmente diversos en especies de anfibios y ocupan los primeros tres lugares en riqueza de especies de pletodóntidos a nivel nacional, con 41 especies en Oaxaca, 33 en Veracruz y 27 en Chiapas (Parra-Olea et al., 2014).

En el estado de Veracruz, la elevada diversidad de plepodóntidos se concentra en unas cuantas montañas en el centro del estado (Wake et al., 1992; Parra-Olea et al., 1999). En la región central de Veracruz se conjugan tres provincias biogeográficas de México: La Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Oriental y la Región Costera del Golfo (Morrone, 2005), incrementando así la heterogeneidad ambiental en el centro del estado. Debido a ello, en el estado se distribuyen dos de las comunidades de plepodóntidos más diversas de la región Neotropical, la del volcán Citlaltépetl, conocido como Pico de Orizaba y la del volcán Nahcampaatépetl, conocido como Cofre de Perote. Cada una de estas montañas cuenta con una riqueza de 19 especies de plepodóntidos pertenecientes a siete géneros de la familia Plethodontidae (Wake et al., 1992; Darda, 1994; Hanken & Wake, 1998; Parra-Olea et al., 2001; Solano-Zavaleta et al., 2009; Parra-Olea et al., 2010; Sandoval-Comte et al., 2017).

La comunidad de plepodóntidos del volcán Nahcampaatépetl ha sido estudiada desde hace más de 100 años (Gadow, 1905, Rabb, 1958; Wake *et al.*, 1992). Entre 1972 y 1981 Wake et al. (1992) registraron que la comunidad de plepodóntidos en el volcán se componía de 15 especies. Una especie se encuentra distribuida hasta los 3,500 m de altitud, *Pseudoeurycea melanomolga*, con su límite altitudinal inferior a los 3,000 m, donde se registran cuatro especies más *Aquiloerycea cephalica*, *Pseudoeurycea leprosa*, *Isthmura naucampatepetl* y *Chiropterotriton* sp H (Wake et al., 1992). A los 2,450 m se encuentra *Thorius munificus* y ya no se encuentran las especies *P. melanomolga* e *I. naucampatepetl* (Wake et al., 1992). En las altitudes intermedias la composición de especies cambia, encontrándose a *Aquiloerycea cafetalera*, *Chiropterotriton lavae*, *Isthmura gigantea* y *Pseudoeurycea lynchi* (Wake et al., 1992). Por debajo de 1,400 m de altitud cambia la composición nuevamente, encontrando cinco especies: *Bolitoglossa rufescens*, *Bolitoglossa platydactyla*, *Parvimolge*

townsendi, *Pseudoeurycea lineola* y *Thorius pennatulus*, de las cuales *B. rufescens* y *B. platydactyla* se distribuyen hasta el nivel del mar (Wake et al., 1992).

El conocimiento sobre la comunidad de plepodóntidos del volcán Nauhcampatépetl se ha incrementado durante las últimas décadas. Darda (1994) reconoció que en los 2,450 m de altitud, cerca de la localidad Las Vigas, existe una especie distinta del género *Chiropterotriton* (*Chiropterotriton sp E sensu* Darda, 1994). Hanken & Wake (1998) describieron una nueva especie del género *Thorius* (*T. minydemus*) que habita en los 2,100 m de altitud en la localidad de La Joya. Recientemente, Solano-Zavaleta et al. (2009) realizaron una nota sobre la distribución de *Pseudoeurycea gadovii* en el volcán Nauhcampatépetl, entre los 2,400 y 3,350 m, mientras que Sandoval-Comte et al (2017) describieron una nueva especie del género *Isthmura* (*I. corrugata*) encontrada a los 2,100 m en la localidad de La Cortadura. Con dichos registros la riqueza de especies de la comunidad se ha incrementado de 15 (Wake et al., 1992) a 19 especies conocidas hasta el momento.

De las 19 especies que componen la comunidad de plepodóntidos en el volcán Nauhcampatépetl, 18 son endémicas para México, 11 se distribuyen exclusivamente en el estado de Veracruz y seis son microendémicas para el volcán. La IUCN cataloga como “En Peligro” o “En Peligro Crítico” a 12 de las especies distribuidas en el volcán Nauhcampatépetl y existe información insuficiente respecto a tres especies (IUCN, 2017). En México, la Norma Oficial Mexicana 059 cataloga a diez de las especies del volcán Nauhcampatépetl en alguna de sus categorías de riesgo (NOM-059, 2015). A pesar de la delicada situación de conservación que enfrentan estas especies, la última evaluación de la comunidad de plepodóntidos del volcán data de hace casi 20 años, por lo que es importante realizar una evaluación de su diversidad para conocer su estado actual en función de sus propiedades emergentes como comunidad.

5. MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El volcán Nahcampaatépetl se localiza en la región montañosa central del estado de Veracruz, México, entre las coordenadas 19.4258 N, -97.1152 W y 19.5644 N, -97.2144 O. Este volcán es la séptima cumbre más alta de México, con 4,282 m de altitud y pertenece a la cordillera de la Faja Volcánica Transmexicana (García *et al.*, 2009). Los tipos de climas predominantes en el área de estudio son Cb'(w2) templado semifrío y Cb'(m)(f) semifrío húmedo con verano fresco largo. La temperatura media anual varía entre 5-12 °C, y la precipitación anual es de 1,000-1,800 mm (García, 1988). Las localidades de muestreo se localizan en el rango altitudinal entre 1,100 m y 3,500 m (Figura 1 y Figura 2).

El Conejo. Municipio de Perote, ubicación: 19.5213 N, -97.1577 O, altitud: 3,500 m. El tipo de vegetación predominante es el bosque de pino (Tivo & Iglesias, 2006; Delfín-Muñoz, 2012), caracterizado por componentes arbóreos como *Pinus pátula*, *P. ayacahuite*, *P. teocote*, *P. montezumae* y *P. pseudostrobus*, así como *Abies religiosa* y *Pinus hartwegi* (Vázquez, 2012). Esta localidad se sitúa dentro del Área Natural Protegida “Parque Nacional Cofre de Perote” por lo que su cobertura forestal se ha mantenido relativamente estable desde que fue decretada en 1937 (García-Romero *et al.*, 2010).

Las Lajas. Municipio de Perote, ubicación: 19.9598 N, -97.1972 O, altitud: 3,000 m. Esta franja altitudinal está cubierta naturalmente por bosque de pino (Tivo & Iglesias, 2006). Sin embargo, la vegetación predominante en esta localidad son los pastizales inducidos debido a la deforestación progresiva en la zona (Delfín-Muñoz, 2012). Se encuentran componentes arbustivos coincidentes con la pradera de alta montaña como

Berberis schiedeana, *Juniperus monticola*, *Pinus hartwegii*, *Vaccinium geminiflorum* y algunas hierbas como: *Arenaria bryoides*, *Cirsium nivale*, *Muhlenbergia macroura* y *Trisetum spicatum* (Vásquez, 2012).

Las Vigas. Municipio de Las Vigas de Ramírez, ubicación: 19.6572 N, -97.1752 O, altitud: 2,400 m. Cubierta originalmente por bosque de pino (Tivo & Iglesias, 2006) con sus respectivos componentes arbóreos: *Pinus patula*, *P. ayacahuite*, *P. teocote*, *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* y *Abies religiosa* (Vásquez, 2012). El área de muestreo se sitúa en un área que fue reforestada hace aproximadamente 20 años y se encuentra bajo manejo extractivo de productos maderables (Comisariada Ejidal Villa Aldama, com. pers.). La matriz circundante se conforma de cultivos y zonas urbanas.

La Joya. Municipio de Acajete, ubicación: 19.6307 N, -97.0085 O, altitud: 2,000 m. En esta franja altitudinal se distribuye el bosque de pino-encino con especies arbóreas como: *Pinus leiophylla*, *P. maximinoi*, *P. michoacana*, *Quercus castanea*, *Q. glabrescens*, *Q. candicans*, *Aver negundo*, *Carya ovata*, *Ilex liebmanni* y algunos arbustos típicos son: *Abelia floribunda*, *Arctostaphylos lucida*, *Baccharis* sp y *Rubus adenotrichus* (Rzedowski, 1978). La localidad de muestreo históricamente se sitúa sobre un pedregal producto de un derrame de lava del volcán, el cual conforma el sustrato de una gruesa capa de musgos y líquenes.

Xico Viejo. Municipio de Xico, ubicación: 19.4376 N, -97.0409 O, altitud: 1,600 m. Esta localidad está cubierta por el bosque mesófilo de montaña, conformado por una mezcla de árboles de origen templado y tropical (Aldrich et al., 2000), como *Liquidámbar styraciflua*, *Quercus* spp., *Clethra mexicana* y *Magnolia schiedeana*. (Williams-Linera, 2007). Algunos arbustos típicos son: *Eugenia xalapensis*, *Hedyosmum mexicanum*, *Hoffmania excelsa*, *Malvaviscus arboreus*, *Miconia*

glaberrima, *Picramnia andicola*, *Randia xalapensis*, *Viburnum hartwegii* (Castillo-Campos *et al.* 2011). Históricamente esta franja altitudinal no había sido muestreada debido a la extensa transformación del hábitat, sin embargo, la presente localidad de muestreo se localiza en un área de protección ecológica privada, rodeada totalmente por pastizales.

Barraca de Teocelo. Municipio de Teocelo, ubicación: 19.4029 N, 96.9868 O, altitud: 1,100 m. Esta localidad se encuentra en la frontera entre el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical subcaducifolio (Williams-Linera *et al.*, 1996). Sin embargo, en esta franja altitudinal la transformación del hábitat está tan extendida que la vegetación nativa ha sido sustituida en su totalidad por cultivos y pastizales (Williams-Linera, 2007). En particular el área de muestreo se trata un cultivo de café tipo rústico tradicional (Manson, 2008) que fue abandonado hace aproximadamente 10 años.

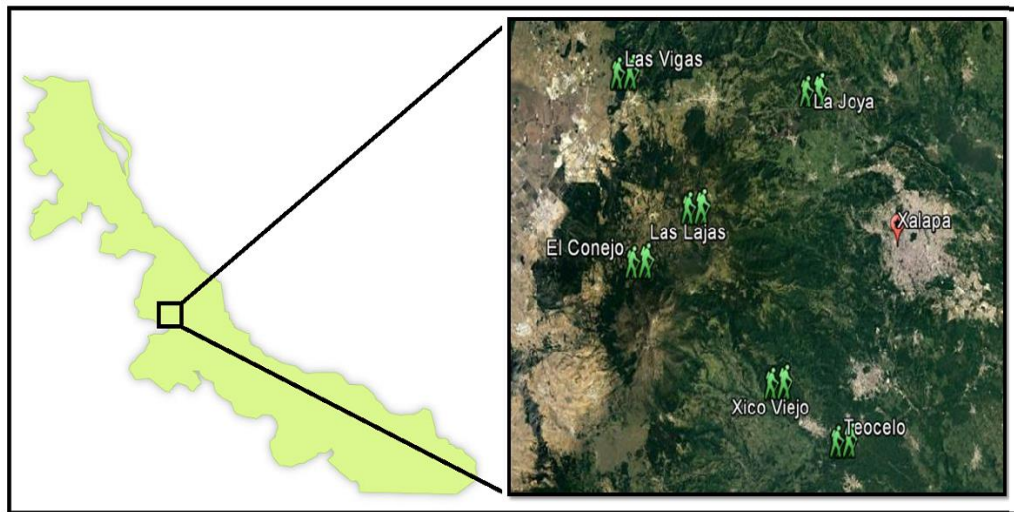


Figura 1. Ubicación del área de estudio y las localidades de muestreo en el estado de Veracruz, México. Altitud de las localidades: El Conejo (3,500 m), Las Lajas (3,000 m), Las Vigas (2,400 m), La Joya (2,000 m), Xico Viejo (1,600 m) y Barranca de Teocelo (1,100 m).

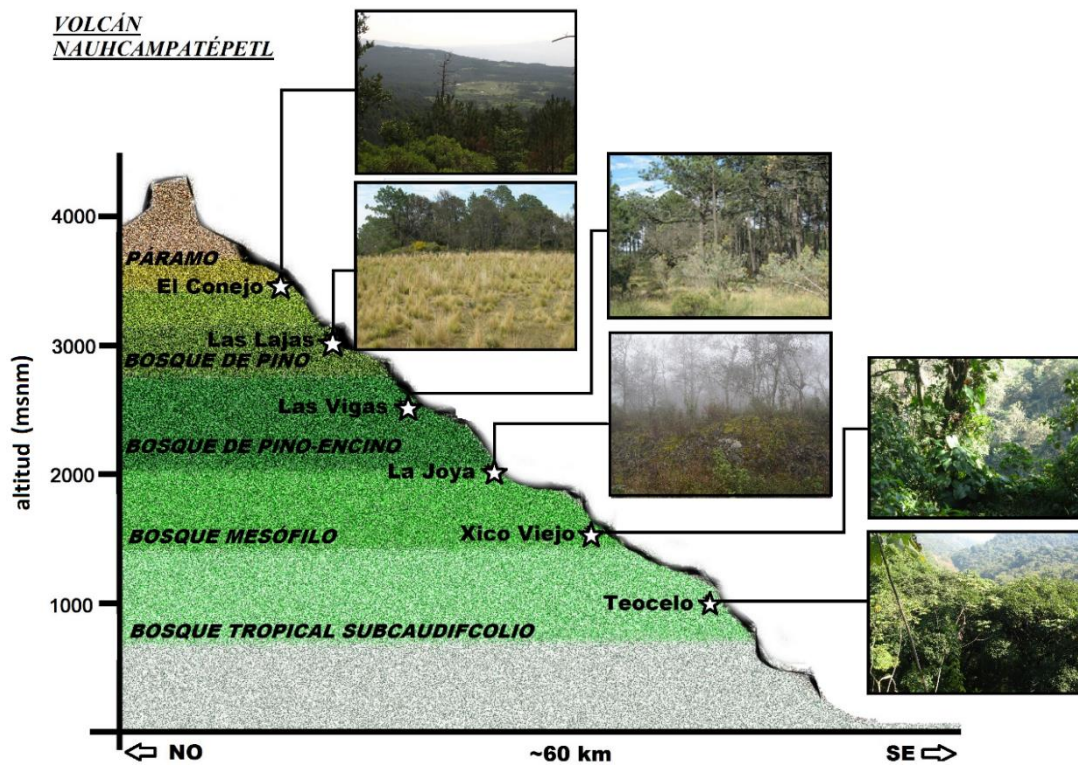


Figura 2. Esquema de las localidades de muestreo y su ubicación a lo largo del transecto altitudinal del volcán Nauhcampatépetl.

5.2. Muestreo de pletodóntidos

Se realizaron cinco temporadas de muestreo entre 2015 y 2017 (meses: diciembre-2015, abril-2016, agosto-2016, octubre-2016 y julio-2017). En cada temporada de muestreo participó un equipo de cinco personas que realizaron dos horarios de muestreo (diurno y nocturno), aplicando dos horas por horario en cada localidad. Los muestreos diurnos fueron entre las 10:00 y 14:00 hrs y los nocturnos entre las 21:00 y 01:00 hrs, lo que sumó un esfuerzo de muestreo de 100 horas/persona por localidad.

Los muestreos consistieron en búsqueda libre por inspección visual (Heyer *et al.*, 1994), girando troncos, rocas y abriendo bromelias durante el día. Durante la noche la búsqueda fue más dirigida en paredes de rocas, taludes y entre la vegetación del bosque (Parra-Olea *et al.*, 1999; García-París com. pers.). De cada organismo se registró la

altitud, localidad, hora, así como el microhábitat en que fue encontrado. Después de su identificación los organismos fueron liberados en el sitio donde fueron observados.

La identificación se realizó mediante literatura especializada (Darda; 1994; Hanken & Wake, 1998; Parra-Olea et al., 2001; Parra-Olea et al., 2005; Parra-Olea et al., 2010), para el caso de especies de identificación morfológica complicada, como las del género *Thorius* y *Chiropterotriton*, la identificación se realizó con métodos moleculares. Para ese método se tomó una muestra de tejido de los organismos y se amplificó el segmento del gen mitocondrial 16S, el cual fue contrastado con la base de datos del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI). Organismos representativos de cada especie fueron colectados y depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México con el permiso de colecta núm. SGPA/DGVS/00947/16.

5.3. Análisis de datos

Éxito de captura y representatividad de los muestreos. Se calculó el éxito de captura dividiendo el número de individuos detectados (n) entre el esfuerzo de muestreo aplicado en cada temporada de muestreo (horas/persona) y por localidad:

$$\text{Éxito de captura} = \frac{n}{\text{horas} - \text{persona}}$$

Se exploró la representatividad de los muestreos mediante un análisis de totalidad. En este se comparó el número de especies observado con el número de especies calculado por los estimadores no paramétricos Chao 1 (Colwell, 2006), basado en abundancias, tomando en cuenta el número de *singletons* (especies representadas por un individuo en la muestra) y de *doubletons* (especies representadas por dos individuos en la muestra) y Chao 2, basado en la incidencia de *singletons* y *doubletons* en la muestra (Moreno &

Muñoz, 2001). También se utilizó el estimador Mau Tao que calcula la riqueza de especies en una muestra (Magurran, 2004; Moreno & Muñoz, 2001). Los estimadores fueron calculados utilizando el programa Estimates versión 9.1.0 (Colwell, 2012).

Composición y diversidad de las comunidades. Se definió la riqueza de especies observada como el número de especies registradas con el esfuerzo de muestreo aplicado por localidad (Meza-Parra y Pineda, 2015). La riqueza de especies calculada con el estimador Mau Tao se comparó mediante sus intervalos de confianza a un 84%, lo que equivale a una prueba estadística con un error de 0.05 y determina diferencias significativas cuando los intervalos no se traslapan entre sí (MacGregor & Payton, 2013). En el presente estudio se reportan los individuos detectados sin asumir que se trate de una medida directa de abundancia de las especies. Los individuos detectados por localidad fueron contrastados mediante una prueba de Chi cuadrada de bondad de ajuste con un error de 0.05 realizada en el programa R versión 3.4.1.

Para comparar la estructura de las comunidades de pletodóntidos por localidad se utilizaron las gráficas de Rango-Abundancia (Magurran, 2004) y se realizó un análisis de covarianza en el programa R versión 3.4.1, con el rango como factor y la localidad como cofactor para explicar las diferencias en equitatividad entre las curvas (Hernández-Ordoñez et al., 2015). Como medida de la dominancia se calculó el índice de Berger Parker (d) en cada localidad, éste indica la dominancia de la especie más abundante de la comunidad con la fórmula:

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

donde N_{max} el número de individuos de la especie más abundante y N el número de individuos total en la comunidad (Moreno, 2011).

Como medida de diversidad se calculó el número equivalente de especies (D1) por localidad. Éste indica el número de especies en una comunidad virtual en la cual todas las especies tuviesen la misma abundancia relativa promedio en función de la abundancia relativa observada (Jost, 2006). Se graficó D1 estimada por el método de máxima verosimilitud y sus intervalos de confianza al 95% para determinar si existían diferencias significativas entre las localidades, calculados en el programa SPADE (Chao y Shen, 2010).

Diversidad beta. Con la fórmula propuesta por Carvalho *et al.* (2012) se cuantificó la disimilitud total entre las comunidades y se desglosaron sus componentes ocasionados por el remplazo o por diferencias en riqueza de especies, ya sea por pérdida o adición de las mismas (Carvalho *et al.*, 2012). La comparación se realizó entre todas las combinaciones de localidades (Figura 3).

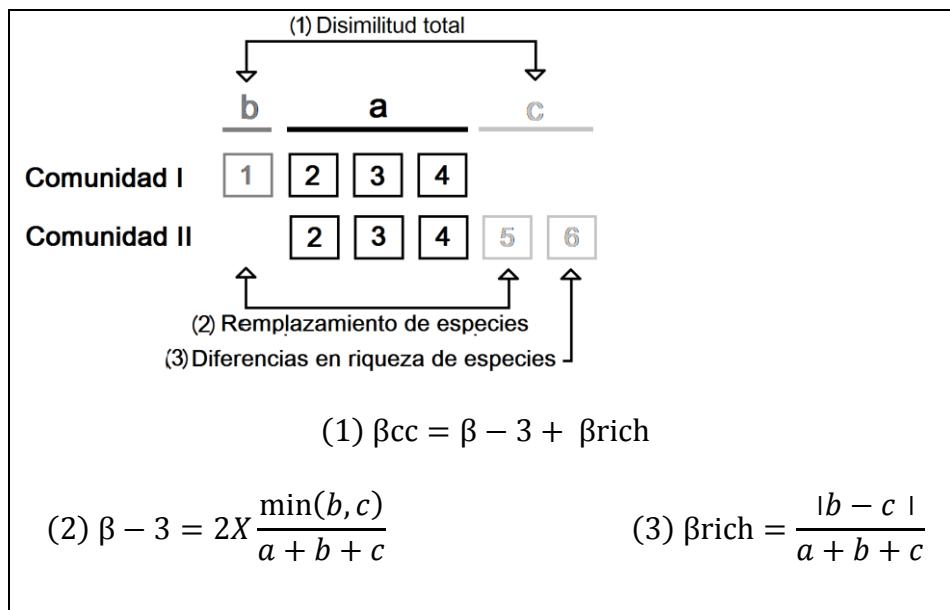


Figura 3. Ecuaciones de Carvalho *et al.* (2012) para calcular los componentes de la disimilitud composicional de dos comunidades. La disimilitud total (1) está dada por las especies exclusivas de la comunidad I=b, las especies exclusivas de la comunidad II=c y las especies compartidas por ambas comunidades=a. El remplazamiento de una especie por otra se asocia con procesos naturales (2), mientras que las diferencias en riqueza de especies por pérdida o adición de las mismas se asocia con efectos antrópicos (3).

6. RESULTADOS

Con un esfuerzo de muestreo de 600 horas/persona a través de cinco temporadas se registraron 496 individuos de 13 especies pertenecientes a los géneros *Aquiloerycea*, *Chiropterotriton*, *Isthmura*, *Parvimolge*, *Pseudoeurycea* y *Thorius* en el rango altitudinal de los 1,100 a 3,500 m en el volcán Nahcampaetépetl (Anexo I). El género mejor representado fue *Chiropterotriton* con cuatro especies (Cuadro 1). La especie con mayor número de individuos detectados fue *Pseudoeurycea leprosa* (39.3% del total de individuos), seguida por *Aquiloerycea cephalica* (32.6% del total), mientras que las especies más raras fueron *Chiropterotriton* sp E (0.4% del total) y *Thorius pennatulus* (0.4% del total).

Éxito de captura y representatividad del muestreo. El éxito de captura varió entre las sesiones de muestreo, el mayor se presentó en julio 2017 con 1.62 salamandras por hora por persona y en abril 2016 el éxito de captura fue 11 veces menor (Cuadro 2). La riqueza de especies observada y valores de los estimadores Chao 1 Chao 2 y Mao Tao se observan en el cuadro 3. El análisis de totalidad mostró una representatividad completa de los muestreos en todas las localidades excepto por la Barranca de Teocelo (1,100 m), cuyo rango oscila entre 88 y 100%. Sin embargo, esta se considera una representatividad aceptable para el grupo de estudio (*sensu* Carbajal-Cogoyo & Urbina-Cardona, 2008).

Cuadro 1. Composición e individuos detectados por especie de la comunidad de pletodóntidos del gradiente altitudinal el volcán Nauhcampatépetl. Del lado izquierdo del nombre de la especie se muestra un código de identificación.

	Conejo (3500m)	Lajas (3000m)	Vigas (2400m)	Joya (2000m)	Xico (1600m)	Teocelo (1100m)
(Aca) <i>AquiloEURYCEA cafetalera</i>				2	4	1
(Ace) <i>AquiloEURYCEA cephalica</i>		9	150			3
(Cla) <i>Chiropterotriton lavae</i>				29		
(Csp) <i>Chiropterotriton</i> sp nov.					5	
(CsE) <i>Chiropterotriton</i> sp E			2			
(CsH) <i>Chiropterotriton</i> sp H	32	8				
(Igi) <i>Isthmura gigantea</i>				5		
(Pto) <i>Parvimolge townsendi</i>					10	2
(Ple) <i>Pseudoeurycea leprosa</i>	17	154	24			
(Pme) <i>Pseudoeurycea melanomolga</i>	10	4				
(Tmi) <i>Thorius minydemus</i>				8		
(Tmu) <i>Thorius munificus</i>			15			
(Tpe) <i>Thorius pennatulus</i>					2	
TOTAL	59	175	191	44	21	6

Cuadro 2. Éxito de captura de pletodóntidos por mes de muestreo.

Éxito de captura (individuos/hora/persona)	
Diciembre-2015	0.41
Abril-2016	0.14
Agosto-2016	0.54
Octubre-2016	1.42
Julio-2017	1.62
Total	0.83

Cuadro 3. Análisis de totalidad de los muestreos realizados en seis localidades en el gradiente altitudinal del volcán Nahcampaquépetl.

	Observadas	Chao 1	Chao 2	Mao Tao	Representatividad
El Conejo (3500 m)	3	3	3	3	100%
Las Lajas (3000 m)	4	4	4	4	100%
Las Vigas (2400 m)	4	4	4	4	100%
La Joya (2000 m)	4	4	4	4	100%
Xico Viejo (1600 m)	4	4	4	4	100%
Teocelo (1100 m)	3	3.42	3.48	3	86-100%

6.1. Composición y diversidad de las comunidades

Riqueza de especies. La riqueza de especies osciló entre tres y cuatro especies entre las localidades. Los intervalos de confianza al 84% de del estimador Mau Tao tuvieron valores finales de cero, excepto en la localidad Barranca de Teocelo (1100 m), sin embargo, sus intervalos de confianza no se traslapan con los de las otras localidades (ICI=2.56, ICS=3.44), por lo que estadísticamente su riqueza de especies se diferencia de las localidades Las Lajas (3,000 m), Las Vigas (2,400 m), La Joya (2,000 m) y Xico Viejo (1,600 m), pero es similar a la de El Conejo (3,500 m).

Número de individuos detectados. El número de individuos detectados varió significativamente entre las localidades ($X^2= 387$, $g.l.=5$, $p < 0.001$), presentando sus valores más elevados en las localidades Las Vigas (2,400 m) y Las Lajas (3,000 m), ubicadas en altitudes intermedias (Figura 4). Por otra parte, el menor número de individuos detectados se registró en la localidad Barranca de Teocelo (1,100 m).

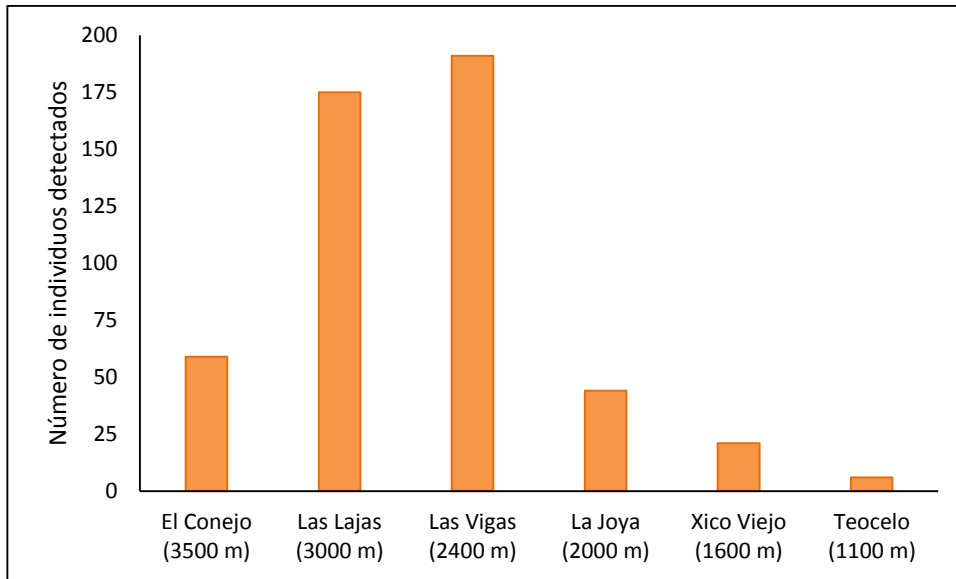


Figura 4. Individuos detectados de pletodóntidos en seis localidades a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Nauhcampatépetl.

Estructura de las comunidades. En las curvas de rango-abundancia (Figura 5) se observa la equitatividad de las comunidades en la pendiente de las curvas, en Las Lajas (3,000 m) donde se presenta una alta dominancia (88% del total) de la especie *P. leprosa* (Figura 5) existe una baja equitatividad, mientras que en Xico Viejo (1,600 m) se observa una mayor equitatividad y la dominancia más baja (48% dominada por *Parvimolge townsendi*). La localidades que se diferenciaron estadísticamente en la pendiente de su curva como medida de equitatividad fueron El Conejo de Teocelo ($P_{0.05}=0.027$) y Las Vigas de Xico Viejo ($P_{0.05}=0.013$).

A lo largo del gradiente se pueden observar los cambios en las especies dominantes (Figura 5). La especie con la mayor dominancia al nivel de la diversidad gamma y también a nivel local fue *P. leprosa* (Ple) la cual además posee una amplia distribución altitudinal, encontrándose desde 2,400 m hasta 3,500 m de altitud, con su mayor dominancia en la localidad Las Lajas (3,000 m). La especie con más amplia distribución altitudinal fue *A. cephalica* (Ace), encontrándose desde los 1,100 m hasta

los 3,000 m de altitud y su mayor dominancia se da en la localidad de Las Vigas (2,400 m); sin embargo, no fue detectada en los niveles altitudinales intermedios (2,000 m y 1,600 m). El género *Chiropterotriton* fue dominante en dos niveles altitudinales con *Chiropterotriton* sp H (CsH) en El Conejo (3,500 m) y *Chiropterotriton lavae* (Cla) en La Joya (2,000 m). En Xico Viejo (1,600 m), la comunidad más equitativa, la especie dominante fue *Parvicolge townsendi* (Pto).

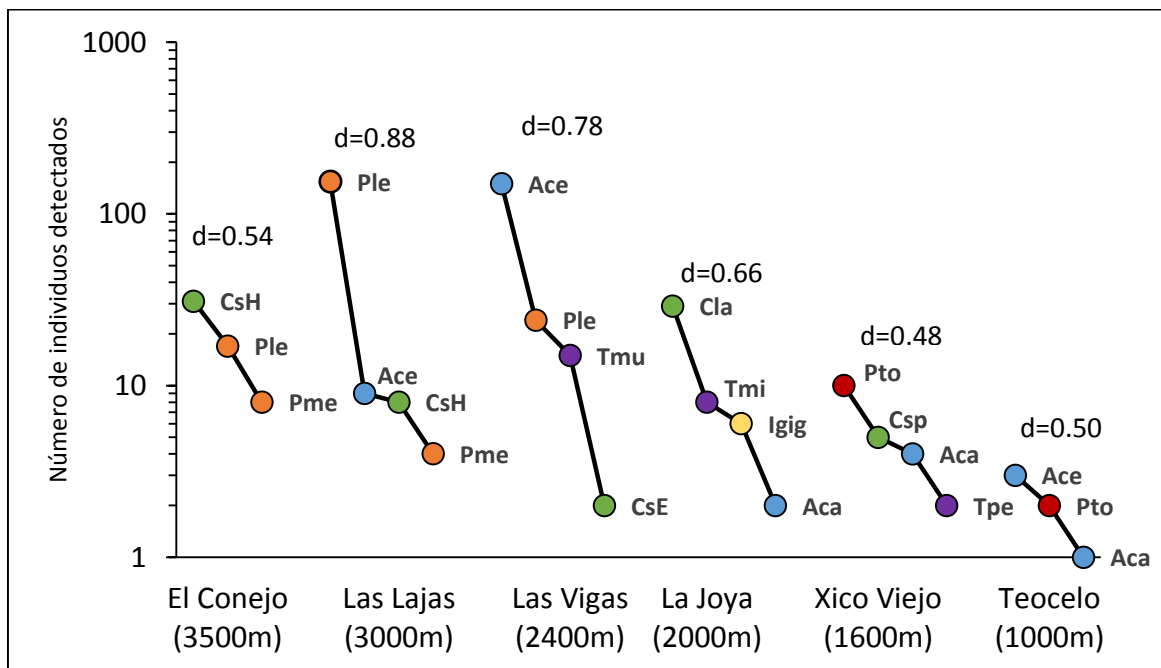


Figura 5. Curvas de Rango-Abundancia de las comunidades de pletodóntidos del gradiente altitudinal del Volcán Nahcampa. En la parte superior de cada curva se muestra el valor del índice de dominancia de Berger-Parker (d). Los colores de los círculos indican el género de la especie: azul=*AquiloEURYCEA*, verde=*Chiropterotriton*, amarillo=*Isthmura*, naranja=*Pseudoeurycea*, rojo=*Parvicolge*, morado=*Thorius*.

Se presentó un alto número de especies raras y exclusivas por localidad. Se presentaron dos *doubletons* (especies representadas por únicamente dos individuos) en toda la comunidad: *Chiropterotriton* sp E (CsE) en la localidad Las Vigas (2,400 m) y *T. pennatulus* (Tpe) en la localidad Xico Viejo (1,600 m). Las especies *Chiropterotriton* sp nov (Csp) e *Isthmura gigantea* (Igig) presentaron cinco individuos detectados cada una

en las localidades Xico Viejo (1,600 m) y La Joya (2,000 m) respectivamente. La localidad La Joya es la que presenta el mayor número de especies exclusivas: *C. lavae*, *I. gigantea* y *T. minydemus*, seguida por Las Vigas con *Chiropterotriton sp E* y *Thorius munificus* y Xico Viejo con *Chiropterotriton sp nov* y *T. pennatulus*.

Diversidad alfa. El mayor número de especies equivalentes se presentó en la localidad Xico Viejo (1,500 m), la cual se diferenció significativamente de Las Lajas (3,000 m) la localidad con el menor número de especies equivalentes. La localidad de Teocelo (1,000 m) presentó el segundo lugar en especies equivalentes, sin embargo, el tamaño de muestra ocasionó que los intervalos de confianza se traslapen con las demás localidades y no se diferencie significativamente (Figura 6).

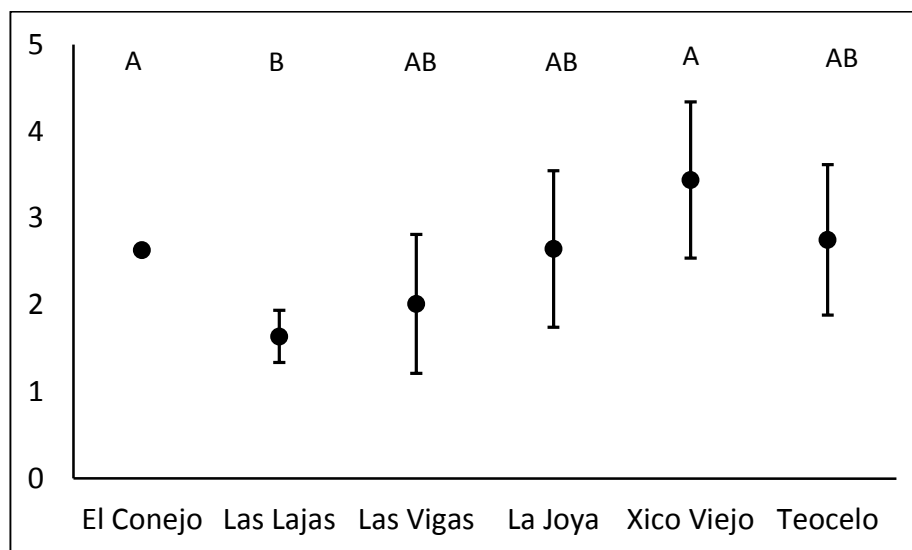


Figura 6. Número equivalente de especies (D1) calculado por el estimador de máxima verosimilitud e cada localidad e intervalo de confianza al 95%. Las letras A y B determinan el grupo de localidades semejantes entre sí en su número de especies equivalentes.

6.2. Diversidad beta

De manera general, la disimilitud composicional en el gradiente se debe tanto al remplazamiento como a las diferencias en riqueza de especies, sin embargo, se debe en mayor proporción al remplazamiento (Figura 6).

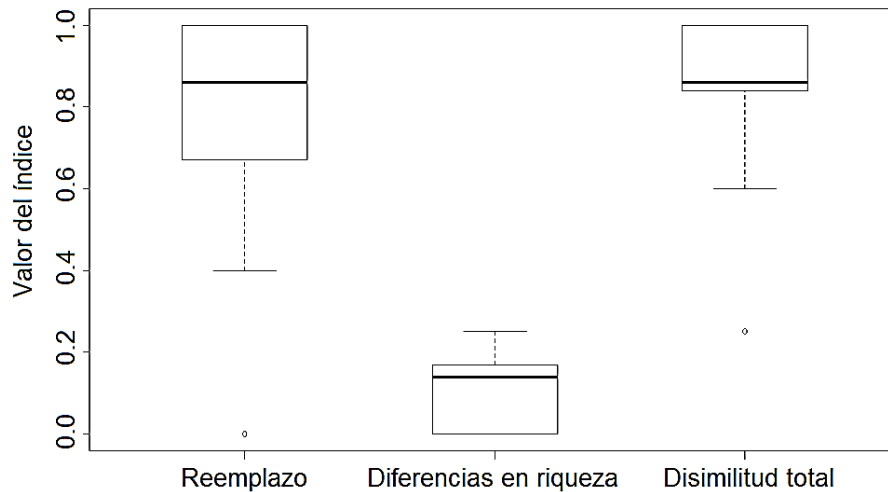


Figura 6. Valores de disimilitud composicional entre pares de sitios. Cada caja representa la variación de los valores de las 15 comparaciones posibles entre pares de localidades.

La disimilitud composicional varió entre los pares de localidades comparadas. Aquellas localidades más distanciadas altitudinalmente (El Conejo, 3,500 m y Barranca de Teocelo, 1,100 m) tuvieron una disimilitud total explicada en proporción de 1 por el remplazo de especies (Figura 8 E). La disimilitud fue menor entre las localidades distanciadas por 500 m de altitud (Figura 8 A), explicada tanto por remplazo de especies como por diferencias en riqueza de algunas especies. Entre Las Vigas (2,400m) y La Joya (2,000 m) se dio un remplazo total de la comunidad de pletodóntidos, lo cual se refleja en los valores más elevados de disimilitud observados en los niveles altitudinales intermedios (Figura 8 A, B y C).

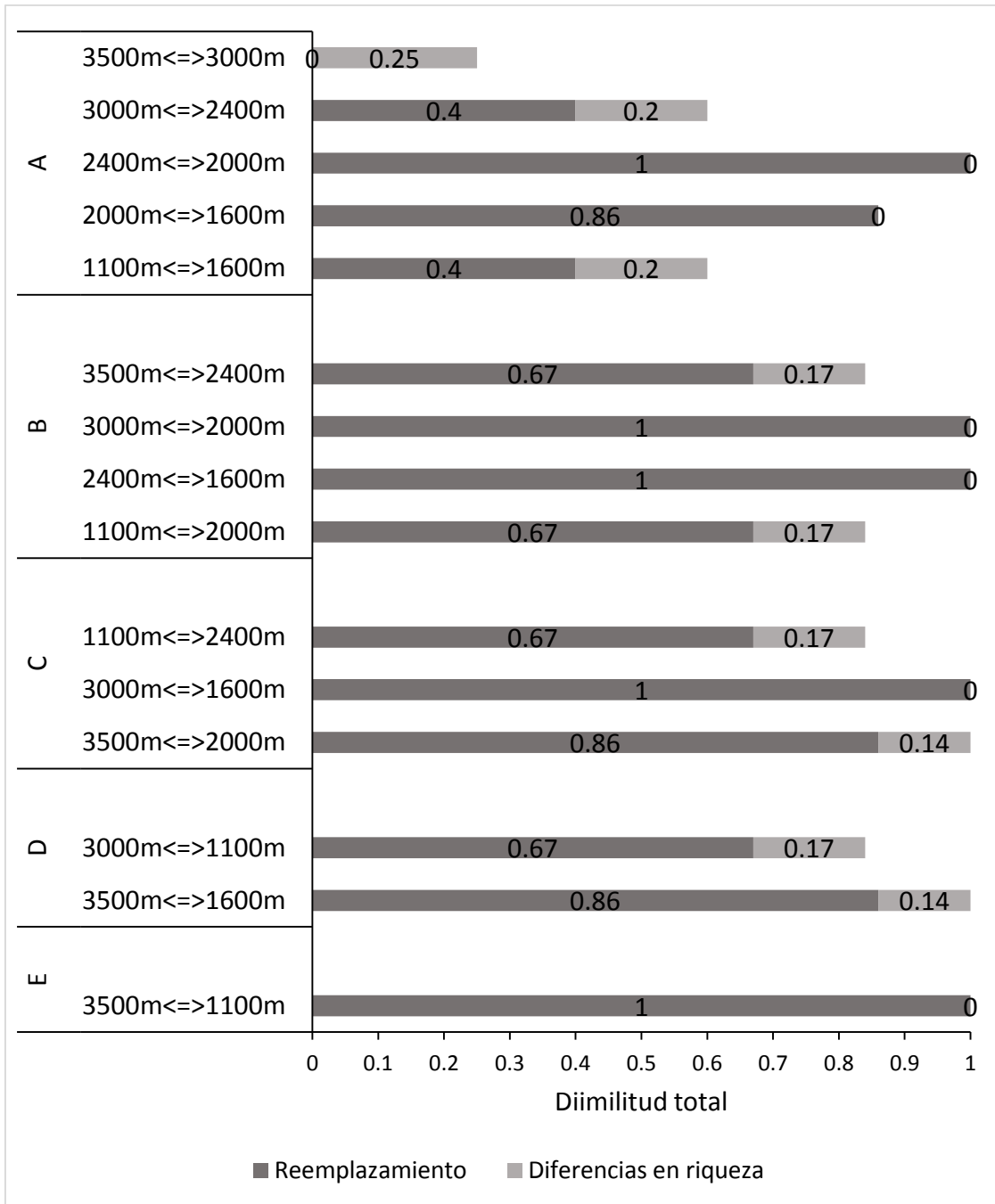


Figura 8. Disimilitud total entre las comunidades de plelodóntidos de los niveles altitudinales del volcán Nauhcampatépetl. A= comparación entre localidades con 500 m de altitud de diferencia, B= comparación entre localidades con 1,000 m de altitud de diferencia, C= comparación entre localidades con 1,500 m de altitud de diferencia, D= comparación entre localidades con 2,000 m de altitud de diferencia y E= comparación entre localidades con 2,500 m de altitud de diferencia. En el eje de las “x” se observa la proporción de recambio de especies y en el eje de las “y” los niveles altitudinales comparados.

7. DISCUSIÓN

En el gradiente altitudinal del volcán Nahcampaetépetl se distribuye una de las comunidades de pletodóntidos más diversas a nivel nacional. Cada franja altitudinal del volcán posee una composición de especies y estructura únicas, que en su conjunto sumaron 13 especies de pletodóntidos. El esfuerzo de muestreo aplicado fue tal, que los muestreos en todas las localidades alcanzaron una representatividad completa, es decir la no detección de ciertas especies no se debió a un submuestreo. Las especies presentaron distribuciones altitudinales restringidas, excepto por el caso de *Aquiloerycea cephalica*, la cual se distribuyó desde los 1,100 m hasta los 3,000 m de altitud. Las especies con mayor dominancia fueron *Pseudoeurycea leprosa* y *Aquiloerycea cephalica*, distribuidas principalmente en el nivel altitudinal superior y medio superior, respectivamente. La riqueza de especies no fue significativamente distinta entre las franjas altitudinales, siendo de entre tres y cuatro especies por localidad. Sin embargo, la variación en composición permite la existencia de una elevada diversidad gamma en el volcán.

7.1. Representatividad de los muestreos

Los estimadores de riqueza Chao 1 y Chao 2 son los más adecuados para comunidades en donde existe una elevada proporción de especies raras, representadas por uno o dos individuos únicamente (Colwell, 2012). A pesar de que los estimadores utilizados infirieron una representatividad completa de los muestreos, no se registró el 100% de las especies conocidas en el volcán Nahcampaetépetl. Entre los factores que explican esta situación se encuentran la elevada heterogeneidad ambiental dentro de cada franja altitudinal y las fluctuaciones en los periodos de actividad de los pletodóntidos lo cual influye en su detección (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009).

La heterogeneidad ambiental dada dentro de una misma franja altitudinal proviene de factores tanto naturales como antropogénicos. A un nivel geográfico superior, las diferencias en condiciones ambientales entre cuencas hidrológicas ocasionan el aislamiento de algunas poblaciones y especies dentro de una misma franja altitudinal (Flores-Díaz, 1974). A nivel local, la presencia de ríos, barrancas y distintos tipos de suelos, también son factores que incrementan la variedad y formación de microhábitats para los anfibios (Urbina-Cardona et al., 2006; Rodríguez-Mendoza & Pineda, 2010). La intervención humana es otro factor que genera hábitats distintos (Cortés-Fernández, 2006; Cruz-Parra, 2012), como las zonas de borde, distintos tipos de uso de suelos, vegetación secundaria, entre otros (Murcia, 1995; Fahring, 2003). De esta manera, es posible haber excluido algunas especies de salamandras al no haber muestreado los hábitats o microhábitats particulares donde se encontrarán.

Existen especies que no fueron detectadas en los muestreos presentes, pero sí habían sido detectadas previamente por Wake y colaboradores (1992) y por Parra-Olea y colaboradores (2001) en las localidades de muestreo. El hecho de no detectar algunas especies en los muestreos no se relaciona directamente con extinciones o declives poblacionales (Parra-Olea et al., 1999). La detectabilidad de los pleurodóntidos es altamente variable dependiendo la variación en sus periodos de actividad entre años, estaciones, incluso variaciones ambientales durante un mismo día de muestreo (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009; Cheng et al., 2011). Además, algunas especies presentan abundancias naturalmente bajas, por lo que las probabilidades de detectarlas son bajas, sin que esto signifique que la población presente un declive o haya sido extirpada (Parra-Olea et al., 1999; Sandoval-Comte et al., 2012).

7.2. Composición y diversidad de las comunidades

Riqueza de especies. La riqueza de especies de pletodóntidos no presenta diferencias significativas a lo largo del gradiente altitudinal del volcán Nauhcampatépetl. A pesar de que es reconocido que los pletodóntidos presentan sus picos de riqueza de especies en altitudes intermedias (Wake, 1987; García-Paris et al., 2000; Wiens et al., 2007; Kozak, 2017), en el volcán Nauhcampatépetl no existen diferencias en el número de especies entre las franjas altitudinales. El patrón de distribución detectado por Wake et al. (1992) en el volcán Nauhcampatépetl fue una disminución de la riqueza de especies en altitudes inferiores a 1,000 m. En el presente estudio no se muestrearon altitudes inferiores a 1,000 m, aunque se reconoce que el volcán Nauhcampatépetl presenta un declive monotónico de la riqueza de especies de pletodóntidos conforme se desciende altitudinalmente, respuesta distinta a la conocida en pletodóntidos.

El patrón de disminución de la riqueza de especies conforme disminuye la altitud registrado en el presente trabajo puede deberse a cuestiones metodológicas. Algunos autores han propuesto que los patrones observados en la distribución altitudinal de las especies pueden estar influidos por las variaciones en la detectabilidad entre distintos hábitats o por las diferencias en los esfuerzos y áreas de muestreo (Rahbek, 1995; Lomolino, 2006). Dichas dificultades metodológicas se acentúan en altitudes intermedias debido a la complejidad estructural de la vegetación y variedad de microhábitats. Esto podría explicar el hecho de que algunas especies no sean detectadas en hábitats como el bosque mesófilo de montaña, ubicado en altitudes intermedias, en donde se continúan descubriendo especies nuevas de pletodóntidos (P. ej. Parra-Olea et al., 2004; Parra-Olea et al., 2010; Sandoval-Comte et al., 2017).

En este trabajo no se detectó la disminución de la riqueza de especies esperada con el incremento de altitud a diferencia de trabajos previos (Wake et al., 1992). Se sabe que algunas especies han desplazado sus rangos de distribución altitudinal contrarrestando los cambios ambientales en el tiempo geológico (McCain & Grytnes, 2010; Kozak & Wiens, 2010). Sin embargo, los cambios climáticos ocasionados por las actividades antrópicas parecen tener el mismo efecto sobre la fauna en tiempos muy cortos (Peterson et al., 2002; Parra-Olea et al., 2005b). De esta manera, las especies de pletodóntidos podrían estar desplazando sus fronteras de distribución altitudinal hacia altitudes superiores, no obstante, no se cuenta con más elementos que corroboren esta idea.

Número de individuos detectados. El mayor número de individuos en el volcán Nauhcampatépetl se detectó en las altitudes intermedias, entre los 2,400 m y 3,000 m. Evolutivamente, los pletodóntidos que se distribuyen en altitudinales intermedias han tenido un mayor periodo de adaptación a las condiciones ambientales, favoreciendo los tamaños poblacionales de algunas especies en particular (Kozak & Wiens, 2010; Kozak, 2017). Por otra parte, fisiológicamente los pletodóntidos son favorecidos en las altitudes intermedias ya que allí se presentan climas templados y una elevada humedad ambiental, factores que benefician su respiración a través de la piel (Wake, 1966; Haken et al., 1980).

Estructura de las comunidades. La estructura de las comunidades de pletodóntidos en el gradiente altitudinal fue sumamente variable. La localidad a 3,000 m de altitud presentó la mayor dominancia de una sola especie *P. leprosa*, seguida por la localidad a 2,400 m dominada por *A. cephalica*. *Pseudoeurycea leprosa* y *A. cephalica* poseen hábitos generalistas, talla media (52.7 ± 5.9 mm y 44.7 ± 6.4 mm respectivamente) y amplio rango de distribución altitudinal (1,100-3,012 m y 1,500-3,470 m

respectivamente) (Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004c; Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004d). Estas características disminuyen el riesgo de disminución poblacional en estas especies, dado que son menos susceptibles a efectos negativos de la modificación del hábitat y de las enfermedades emergentes en sus poblaciones (Lips *et al.*, 2003).

Diversidad alfa. La comunidad de pletodóntidos a 1,600 m presentó la mayor diversidad a nivel local. En dicha franja altitudinal, la elevada cantidad de microhábitats encontrados en el bosque mesófilo de montaña es el principal factor que contribuye a mantener la riqueza de especies de pletodóntidos. Distintas especies de pletodóntidos ocupan distintos microhábitats propios del bosque mesófilo de montaña, por ejemplo: *AquiloEURYCEA cafetalera* es una especie de talla media (LHC= prom. 45.5 mm, n=2) completamente terrestre, con afinidad por la hojarasca y taludes de tierra (Parra-Olea *et al.*, 2010); *Chiropterotriton* sp nov. únicamente fue encontrada dentro de bromelias a una altura superior a 2 m respecto al suelo; por otra parte, *Thorius pennatulus* es una especie diminuta (LHC= prom. 17.9 mm, n=12), que habita en la hojarasca y el musgo (Hanken y Wake, 1998); finalmente, *Parvimolge townsendi* es una especie pequeña de hábitos terrestres y semiarborícolas (Sandoval-Comte *et al.*, 2012).

Las cuatro especies de pletodóntidos que se distribuyen a 1,600 m de altitud comparten el requerimiento de hábitats conservados o al menos con baja perturbación y buena cobertura arbórea para sobrevivir (Soto-Pozos, 2015; Sandoval-Comte *et al.*, 2012; Parra-Olea *et al.*, 2001; Parra-Olea *et al.*, 1999; Parra-Olea *et al.*, 2010). La localidad representativa de este nivel altitudinal, Xico Viejo, consiste en un remanente de bosque mesófilo de montaña con un buen estado de conservación. Sin embargo, se encuentra rodeada por potreros en su totalidad, al igual que la mayoría de los remanentes de este tipo de bosque en la región central de Veracruz (Williams-Linera,

2007), por lo que se encuentra comprometida su funcionalidad como refugio de las especies.

En la comunidad de pletodóntidos de los 1,100 m se detectó el menor número de pletodóntidos. Al parecer, el bajo número de individuos detectados en la altitud de 1,100 m es una característica natural de las comunidades de pletodóntidos en altitudes bajas (Wake, 1987; Kozak, 2017). Sin embargo, la baja riqueza de especies en comparación con estudios anteriores (Wake et al., 1992) podría deberse a factores antropogénicos, ya que se trata de un área donde el bosque ha sido totalmente transformado en cultivos de café (INEGI, 2017). Este tipo de sesgo se presenta a menudo en los estudios sobre distribución altitudinal de las especies, debido a las altas tasas de transformación del hábitat en estas altitudes (McCain & Grytnes, 2010; Lomolino, 2006).

7.3.Diversidad beta

La mayoría de las comunidades de pletodóntidos del gradiente altitudinal se diferenciaron en más de un 60% en cuanto a su composición de especies. La comunidad de pletodóntidos del volcán Nahcambatépetl presento una marcada zonificación en su composición, riqueza de especies y número de individuos detectados. La elevada disimilitud en composición en el volcán explica por qué a pesar de tener bajas diversidades a nivel local, la diversidad gamma es elevada. Los principales cambios en composición ocurren en las altitudes intermedias, que es donde se concentra la mayor riqueza de especies de pletodóntidos (Wake, 1987; Wake et al., 1992; Wiens et al., 2007; Kozak, 2017).

Las comunidades más cercanas altitudinalmente tuvieron valores bajos de disimilitud, no obstante, se incrementó entre las comunidades de altitudes intermedias.

El elevado recambio de especies en altitudes intermedias puede estar relacionado con los distintos tipos de hábitat que allí se encuentran. Las tres localidades superiores del gradiente (entre 3,500 m y 2,400 m) compartían el hábitat del bosque de pino, mientras que La Joya (2,000 m) se encuentra un hábitat notablemente distinto, el bosque de pino-encino, dominado en su mayoría por el género *Quercus*, debido al tipo de suelo en la localidad. De la misma manera en la localidad Xico Viejo (1,600 m) el hábitat cambia, se encuentra el bosque mesófilo de montaña y, en la localidad Barranca de Teocelo se encuentra un cafetal tipo rústico tradicional. La disimilitud se reduce nuevamente entre Xico Viejo y la Barranca de Teocelo ya que poseen de hábitats estructuralmente similares, el bosque mesófilo de montaña y el cafetal rústico tradicional (Murrieta-Galindo et al., 2014).

La comunidad de pletodóntidos del volcán Nahcampaetépetl constituye un buen modelo para estudiar la estructura de las comunidades de pletodóntidos en regiones montañosas, además, en esta región aún existen remanentes de vegetación representativos de cada nivel altitudinal. No obstante, en esta montaña existen factores locales como la deforestación, transformación del hábitat y contaminación (Parra-Olea et al., 1999; Aldrich et al., 2000; Williams-Linera, 2007) que afectan a las especies de pletodóntidos y sus patrones de distribución. Además, se ha reportado la presencia de la quitridiomycosis en anfibios de esta región (Cheng et al., 2011; Murrieta-Galindo et al., 2014; Mendoza-Almeralla et al., 2015). Por lo cual, es relevante evaluar el estado de las comunidades de pletodóntidos y conocer sus posibles respuestas ante estos factores.

8. CONCLUSIONES

- El gradiente altitudinal del volcán Nahcampaquépetl alberga una de las comunidades más diversas en géneros y especies de la familia Plethodontidae a nivel mundial, con una riqueza de 19 especies y siete géneros de estas salamandras.
- Para conocer la distribución y estructura de las comunidades de pletodóntidos es necesario tomar en cuenta las variaciones en su detectabilidad producto de fluctuaciones en sus abundancias, periodos de actividad, heterogeneidad ambiental, entre otros.
- En las altitudes intermedias se detectó el mayor número de pletodóntidos, mientras que, aplicando un esfuerzo de muestreo equivalente entre franjas altitudinales parece encontrarse la misma riqueza de especies a lo largo del gradiente.
- Las especies dominantes en la comunidad son *Pseudoeurycea leprosa* y *Aquiloerycea cephalica*, probablemente debido a sus hábitos generalistas y tolerancia a la perturbación.
- La riqueza de especies se distribuye homogéneamente en el gradiente altitudinal y es el reemplazo de especies lo que permite la existencia de una diversidad gamma alta en relación con las diversidades a nivel local.

CAPITULO II

Los cambios en la diversidad de salamandras en un gradiente altitudinal a través del tiempo, en el volcán Nahcampatépetl, Veracruz, México

RESUMEN

Los anfibios son de los grupos más afectados por la actual crisis de la biodiversidad. Entre los principales factores de sus declives poblacionales se encuentran la pérdida y modificación del hábitat, contaminación, cambio climático y las enfermedades emergentes. Los plelodóntidos enfrentan una situación crítica debido a la dificultad metodológica que conlleva detectar sus declives. Sin embargo, los estudios de Wake & Lynch (1976), Wake et al. (1992), Parra-Olea et al. (1999) y Rovito et al. (2009) han permitido evaluar el estado de conservación de los plelodóntidos en México a través del tiempo. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar los cambios en la estructura de la comunidad de plelodóntidos en un gradiente altitudinal a través del tiempo en el volcán Nauhcampatépetl en Veracruz, México. Se realizaron muestreos recientes en cuatro localidades históricas en el gradiente altitudinal del volcán Nauhcampatépetl y comparamos nuestros resultados con los obtenidos entre 1972 y 1997 por Wake et al. (1992) y por Parra-Olea et al. (1999). También analizamos la posible relación entre la diversidad de plelodóntidos y la pérdida de hábitat. Replicando el esfuerzo y temporalidad de muestreo que en los años anteriores encontramos que la comunidad ha reducido su riqueza de especies, individuos detectados y número de especies equivalentes. Los resultados sugieren que cinco especies presentan declives poblacionales y dos especies podrían considerarse extintas a nivel local. Los declives se concentran en los 2,000 m y 2,400 m de altitud. Los patrones de pérdida de hábitat parecen coincidir con los declives de algunas especies, sin embargo, otros factores pueden estar influenciando la detección de las especies. Por otra parte, parece haber un efecto positivo en la detección de algunas especies de plelodóntidos por el abandono de cultivos y actividades de reforestación en algunas localidades.

Palabras clave: Pletodóntidos, declives poblacionales, extinción local.

ABSTRACT

Amphibians are one of the most affected groups by the current biodiversity crisis. Among the main causes of their population declines are the loss and modification of habitat, climate change and emerging diseases. Pletodontids face a critical situation due the methodological difficulty to detecting their declines. Nonetheless, the studies carried out by Wake and colleagues (Wake & Lynch, 1976, Wake et al., 1992, Parra-Olea et al., 1999, Rovito et al., 2009) have allowed us to evaluate the conservation of the pletodontids in Mexico over time. Therefore, the objective of this work was to evaluate the changes in the diversity of the plethodontid community in an altitudinal gradient over time in the volcan Nauhcampatépétl in Veracruz, Mexico. Recent samplings were performed in four historical localities in the altitudinal gradient of the Nauhcampatépétl volcano and we compared our results with those obtained between 1972 and 1997 by Wake et al. (1992) and by Parra-Olea et al. (1999). We also analyzed the possible relationship between plethodontid diversity and habitat loss. Applying a similar sampling effort in similar seasons to those sampled in the past, we find that the pletodontids community in the volcano has reduced its species richness, individuals detected and equivalent species number. Five species present population declines and two species could be considered locally extinct. The declines are concentrated between 2,400 m to 2,000 m altitude. The patterns of habitat loss seem to coincide with the declines of some species; however, other factors may be influencing the species detection. On the other hand, there seems to be a positive effect on the detection of these species due to the increase in the surface of forests or secondary vegetation, which were detected again species that were considered locally disappeared.

Key words: Pletodontids, population declines, local extinction.

9. INTRODUCCIÓN

Los anfibios son uno de los grupos más afectados por la actual crisis global de la biodiversidad (Wake, 1991; Wake y Vredenburg, 2008; AmphibiaWeb, 2016). Los anfibios son el grupo de vertebrados con la mayor proporción de especies en riesgo, con un tercio de sus especies en alguna categoría de riesgo (IUCN, 2017). Los declives poblacionales de anfibios en el mundo no tienen una distribución azarosa y se concentran en regiones como Mesoamérica, en donde el 53% de las especies de anfibios se consideran en peligro crítico (Young et al., 2001; AmphibiaWeb, 2016). La región de Mesoamérica representa una de las áreas primarias de diversificación evolutiva de diversos grupos de anfibios (Wake, 1987; Roelants et al., 2006), lo que incrementa la proporción de especies endémicas en esta región (Wake, 1987; García-París, et al., 2000; Kozak, 2017), las cuales son más susceptibles a la extinción (Lips et al., 2003).

Se han propuesto diversas causas de los declives poblacionales de anfibios, todas ellas de origen antrópico. La pérdida y modificación del hábitat se postulan son los principales factores causantes de los declives poblacionales de anfibios (Wake, 1991; Young et al., 2001; Lips *et al.*, 2004; Isaacs-Cubides y Urbina-Cardona, 2011). La pérdida de hábitat afecta directamente a las especies de anfibios afines a hábitats maduros e indirectamente a aquellas relativamente más resistentes, por la subsecuente fragmentación, aislamiento y efecto de borde (Lehtinen et al., 2003; Urbina-Cardona et al., 2006; Russildi et al., 2016). Otro factor que se relaciona con los declives poblacionales de anfibios es la llegada de enfermedades emergentes, como lo es la quitridiomycosis, la cual ha ocasionado disminuciones poblacionales en numerosas especies de anfibios alrededor del mundo (Young et al., 2001; Mendelson III *et al.*, 2006; Pounds *et al.*, 2006; Crawford *et al.*, 2010).

La problemática de conservación en anfibios se ve acentuada por el reciente cambio climático, el cual afecta principalmente a las especies de tierras medias y altas en las regiones montañosas, sitios sumamente diversos en especies de anfibios (Punds et al., 1999; Young et al., 2001; Milanovich et al., 2010). La variación climática registrada en los últimos años ha afectado directamente la supervivencia de algunas especies de anfibios (Young et al., 2001; Ryan et al., 2014), además, afecta la respuesta inmunológica de los anfibios ante las enfermedades como la quitridiomycosis (Pounds et al., 1999). De esta manera, la posible sinergia entre los factores constituyen un escenario aún más complicado para la diversidad de anfibios (Young et al., 2001; Lips et al., 2004; Crawford et al., 2010).

Entre los anfibios, el grupo de los pletodóntidos (Caudata: Plethodontidae) presenta una situación de conservación complicada dado que implica una dificultad metodológica tan sólo detectar sus declives poblacionales (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009; Cheng et al., 2011). Este grupo es particularmente diverso en la porción Neotropical de México y Guatemala, donde presenta una elevada proporción de endemismos (Wake, 1970; Wake & Lynch, 1976) y en donde se han detectado sus más severos declives poblacionales (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009; Parra-Olea et al., 2014). Estos declives se han detectado gracias a la información de estudios del pasado que permitieron comparar a las comunidades de pletodóntidos a través del tiempo (Parra-Olea et al., 1999; Young et al., 2001; Rovito et al., 2009).

Una de las bases de datos más completas sobre la distribución y abundancia de los pletodóntidos en las regiones montañosas del Neotrópico proviene de los estudios realizados en las regiones montañosas de México y Guatemala por David B. Wake y colaboradores (Wake, 1976; Wake *et al.*, 1992; Parra-Olea *et al.*, 1999; Rovito et al., 2009). Estos estudios han permitido reconocer la distribución de los pletodóntidos en las

regiones montañosas desde hace aproximadamente 40 años, reconociendo en particular a la región montañosa central del estado de Veracruz en México como una de las más diversas en cuanto a géneros y especies de la familia Plethodontidae en toda la región Neotropical (Parra-Olea et al., 2005b; Rovito et al., 2015). Por otra parte, esta región no está exenta de la problemática de conservación que enfrentan estas especies y se ha detectado una disminución en las abundancias y tasas de encuentro de los plelodóntidos, la cual se ha asociado a la pérdida y transformación del hábitat, contaminación y a la quitridiomycosis (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009).

La degradación del hábitat en el centro del estado de Veracruz se ha acentuado debido a la expansión de las actividades agropecuarias y forestales, el crecimiento industrial-urbano y la explotación minera (Muñoz-Delfín 2012). Estos factores merman las escasas zonas que conservan remanentes de vegetación primaria o secundaria (CONABIO, 2013), sumados al comercio ilegal de especies y pérdida de cobertura forestal causada por incendios (Muñoz-Delfín, 2012). Debido a esto, es importante evaluar el estado de conservación de las especies de plelodóntidos en una de las regiones más diversas en especies y géneros de esta familia, la cual presenta problemas de conservación recurrentes a lo largo del neotrópico.

10. OBJETIVOS

Objetivo general

Examinar los cambios en la composición de especies y estructura de la comunidad de pletodóntidos en un gradiente altitudinal a través de un periodo de 40 años en el volcán Nahcampaetépl, Veracruz, México.

Objetivos particulares

- Comparar la composición de especies y estructura de la comunidad de pletodóntidos en un gradiente altitudinal entre los periodos 1979-1981 y 2016-2017.
- Identificar aquellas especies de pletodóntidos con posible declive poblacional o extirpación a nivel local.
- Explorar el posible efecto de la pérdida de hábitat en la riqueza de especies e individuos detectados de pletodóntidos en un gradiente altitudinal.

11. HIPÓTESIS

La intensificación de la modificación del hábitat afecta la distribución y supervivencia de los pletodóntidos provocando variaciones en la estructura de sus comunidades a través del tiempo (Parra-Olea et al., 1999; Lips et al., 2004; Rovito et al., 2009).

Predicción 1. La riqueza de especies de pletodóntidos e individuos detectados disminuirán a lo largo de un periodo de 40 años, debido a los cambios en el ambiente a nivel macro y local.

Predicción 2. Aquellas especies con requerimientos específicos de hábitat, distribución geográfica restringida o bien de talla grande son más susceptibles a las modificaciones en el hábitat y a las enfermedades emergentes (Lips et al., 2003) por lo que serán las que presenten tendencia de declive en sus poblaciones.

La pérdida de hábitat es un factor fundamental que ocasiona declives poblacionales en anfibios (Yung et al., 2001; Lips et al., 2004; Isaacs-Cubides y Urbina-Cardona, 2011), y que afecta negativamente a la riqueza de especies de pletodóntidos a lo largo de un gradiente altitudinal (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009).

Predicción 3. En el volcán Nauhcampatépetl, las altitudes intermedias e inferiores presentan la mayor proporción de pérdida de hábitat (Aldrich et al., 2000; Williams-Linera, 2007), factor que se reflejará en una disminución de la riqueza de especies y en el número de individuos detectados.

12. ANTECEDENTES

Los declives poblacionales de anfibios en los últimos años se han detectado en todo el mundo, tanto en anuros (ranas y sapos) como en caudados (salamandras y tritones) (Wake, 1991; Fisher & Shaffer, 1996; Young et al., 2001; Lips et al., 2004; Rovito et al., 2009). Los declives poblacionales en anfibios se definen como la ausencia de especies previamente comunes (Lips et al., 2004). En el caso particular de Mesoamérica, el criterio para diagnosticar estos declives es la reducción de un 80% a 90% en el número de individuos detectados de una especie, esto en periodos de cinco a diez años (Lips et al., 2003). Sin embargo, para algunas especies resulta metodológicamente complicado realizar estas detecciones (Lips et al., 2003; Rovito et al., 2009; Cheng et al., 2011).

A pesar de que los declives poblacionales en anfibios han sido bien documentados en el caso de anuros (Campbell, 1998; Hale, 2001; Young et al., 2001; Lips et al., 2004; Ryan et al., 2014), pocos estudios han registrado los declives en caudados. Esto se debe en gran parte, a las dificultades metodológicas del muestreo de estas especies, dada su naturaleza críptica, hábitos subterráneos, capacidad de aletargarse por largos periodos, así como las fluctuaciones en sus periodos de actividad en distintos años y estacionalmente (Connant & Collins, 1998; Wake & Lynch, 1976; Parra-Olea et al., 1999; García-París et al., 2000; Rovito et al., 2009). Sin embargo, se han detectado los declives poblacionales de pletodóntidos en algunas regiones mediante la comparación en el número de individuos detectados en muestreos retrospectivos y muestreos recientes (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009).

Los declives poblacionales de pletodóntidos más severos han ocurrido en la porción de la región Neotropical de México y Guatemala, donde se concentra una

elevada riqueza de especies (Wake y Lynch, 1976; Wake et al., 1992; Parra-Olea et al., 1999; García-París et al., 2000). Los declives poblacionales de pletodóntidos en México se han detectado en regiones montañosas de los estados de Chiapas, Hidalgo, Oaxaca y Veracruz en México, mientras que en Guatemala se han registrado en el departamento de San Marcos (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009; Sandoval-Comte et al., 2012).

Una región que destaca por su elevada diversidad de pletodóntidos y por la severidad de los declives poblacionales que han ocurrido es la región montañosa central del estado de Veracruz en México (Hanken y Wake, 1998; Parra-Olea et al., 1999; Parra-Olea et al., 2010; Sandoval-Comte et al., 2012; Pineda, 2014; Juárez-Ramírez et al., 2016). En los últimos 40 años se ha detectado declives poblacionales de la mayoría de las especies de esta región y algunas se consideran posiblemente extintas, como es el caso de *Aquiloerycea praecellens* y de *Isthmura naucampatepetl* (Parra-Olea et al., 1999; Parra-Olea et al., 2001). Particularmente el volcán Nauhcampatépetl es una región en donde se han registrado severos declives en una gran proporción de especies que además son endémicas para el país (Parra-Olea et al., 1999).

La disminución en las poblaciones de los pletodóntidos del volcán Nauhcampatépetl fue detectada por Parra-Olea et al. (1999), quienes reconocieron una reducción en la tasa de encuentro y diversidad de especies de salamandras en comparación con los resultados de Wake et al. (1992) obtenidos entre 1972 y 1981. El nivel altitudinal inferior, representado por la localidad Barranca de Teocelo, presentó los declives más severos. Allí previamente se habían registrado tres especies de pletodóntidos y, en un muestreo realizado en 1997 no se encontró ninguna durante la época de lluvias, época favorable para el muestreo de dichas especies (Parra-Olea et al., 1999). Al parecer, las principales causas de la desaparición de especies en esta región

son la pérdida y modificación del hábitat debido a la tala, expansión de la frontera agrícola y ganadera y la contaminación de suelos y cuerpos de agua (Wake *et al.*, 1992; Parra-Olea *et al.*, 1999). A estos factores se suman los efectos de la quitridiomycosis, enfermedad emergente detectada en anfibios anuros de la región (Sandoval-Comte *et al.*, 2012).

Las tendencias de las poblaciones de los plelodóntidos no se mantienen a lo largo de distintos años de muestreo, posiblemente debido a variaciones en su detectabilidad o fluctuaciones naturales en sus abundancias (Young *et al.*, 2001; Rovito *et al.*, 2009; Pineda, 2014). Además, varias especies que se consideraban extintas a escala local se han vuelto a colectar en localidades distintas a las conocidas, remarcando la importancia de estudios recientes con esfuerzos de muestreo exhaustivos (Sandoval-Comte *et al.*, 2012; Pineda, 2014; Juárez-Ramírez *et al.*, 2016).

13. MÉTODOS

13.1. Área de estudio

El volcán Nauhcampatépetl se localiza en la región montañosa central del estado de Veracruz, México, entre las coordenadas 19.4258 N, -97.1152 W y 19.5644 N, -97.2144 O. Este volcán es la séptima cumbre más alta de México, con 4,282 m de altitud y pertenece a la cordillera de la Faja Volcánica Transmexicana (García *et al.*, 2009). Los tipos de climas predominantes en el área de estudio son Cb'(w2) templado semifrío y Cb'(m)(f) semifrío húmedo con verano fresco largo. La temperatura media anual varía entre 5-12 °C, y la precipitación anual es de 1,000-1,800 mm (García, 1988). Las localidades históricas de muestreo se localizan en el rango altitudinal entre 1,100 m y 3,000 m (Figura 1).

Las Lajas (*microwave station*). Municipio de Perote, ubicación: 19.9598 N, -97.1972 O, altitud: 3,000 m. Esta franja altitudinal está cubierta naturalmente por bosque de pino (Tivo & Iglesias, 2006). Sin embargo, la vegetación predominante en esta localidad son los pastizales inducidos debido a la deforestación progresiva en la zona (Delfín-Muñoz, 2012). Se encuentran componentes arbustivos coincidentes con la pradera de alta montaña como *Berberis schiedeana*, *Juniperus monticola*, *Pinus hartwegii*, *Vaccinium geminiflorum* y algunas hierbas como: *Arenaria bryoides*, *Cirsium nivale*, *Muhlenbergia macroura* y *Trisetum spicatum* (Vásquez, 2012).

Las Vigas (*a pine-oak forest between Las Vigas and Cruz Blanca*). Municipio de Las Vigas de Ramírez, ubicación: 19.6572 N, -97.1752 O, altitud: 2,400 m. Cubierta originalmente por bosque de pino (Tivo & Iglesias, 2006) con sus respectivos componentes arbóreos: *Pinus patula*, *P. ayacahuite*, *P. teocote*, *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* y *Abies religiosa* (Vásquez, 2012). El área de muestreo se sitúa en un

área que fue reforestada hace aproximadamente 20 años y se encuentra bajo manejo extractivo de productos maderables (Comisariada Ejidal Villa Aldama, com. pers.). La matriz circundante se conforma de cultivos y zonas urbanas.

La Joya (*la Joya area*) Municipio de Acajete, ubicación: 19.6307 N, -97.0085 O, altitud: 2,000 m. En esta franja altitudinal se distribuye el bosque de pino-encino con especies arbóreas como: *Pinus leiophylla*, *P. maximinoi*, *P. michoacana*, *Quercus castanea*, *Q. glabrescens*, *Q. candicans*, *Aver negundo*, *Carya ovata*, *Ilex liebmanni* y algunos arbustos típicos son: *Abelia floribunda*, *Arctostaphylos lucida*, *Baccharis* sp y *Rubus adenotrichus* (Rzedowski, 1978). La localidad de muestreo históricamente se sitúa sobre un pedregal producto de un derrame de lava del volcán, el cual conforma el sustrato de una gruesa capa de musgos y líquenes.

Barraca de Teocelo (*a deep barranca between Teocelo and Coatepec*). Municipio de Teocelo, ubicación: 19.4029 N, 96.9868 O, altitud: 1,100 m. Esta localidad se encuentra en la frontera entre el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical subcaducifolio (Williams-Linera et al., 1996). En esta franja altitudinal la transformación del hábitat está tan extendida que la vegetación nativa ha sido sustituida en su totalidad por cultivos y pastizales (Williams-Linera, 2007). El área de muestreo se trata un cultivo de café tipo rústico tradicional (Manson, 2008) que fue abandonado hace aproximadamente 10 años.

13.2. Muestreos retrospectivos

Se revisaron las notas de campo del Dr. David B. Wake y la Dra. Gabriela Parra Olea en el Museo de Zoología de Vertebrados (MVZ) de la Universidad de California en Berkeley, EU. Se compilaron datos sobre los muestreos realizados en la región de estudio, de los años 1974, 1976, 1979, 1981 y 1997. Los ejemplares de la colección herpetológica del MVZ colectados en el volcán Nauhcampatépetl, en los años

mencionados fueron revisados para corroborar y actualizar su identificación con respecto a la literatura (Darda; 1994; Hanken y Wake, 1998; Parra-Olea et al., 2001; Parra-Olea et al., 2005a; Parra-Olea et al., 2010). Una vez corroborada y actualizada la identificación de los ejemplares preservados en la colección, se determinó la riqueza de especies y número de individuos detectados por especie en cada año de muestreo.

13.3. Muestreo recientes

Se realizaron dos periodos de muestreo (octubre-2016 y julio-2017) en temporadas similares a las muestreadas en los años anteriores (1974, 1976, 1979, 1981 y 1997) por el Dr. David B. Wake y la Dra. Gabriela Parra Olea. En cada sesión de muestreo participó un equipo de cinco personas, las cuales realizaron dos horas de muestreo diurno y dos horas de muestreo nocturno en cada localidad, en horarios entre las 10:00 y 14:00 hrs y las 21:00 y 01:00 hrs respectivamente. Por lo tanto, en cada sesión de muestreo se aplicó un esfuerzo de muestreo de 20 horas/persona por localidad.

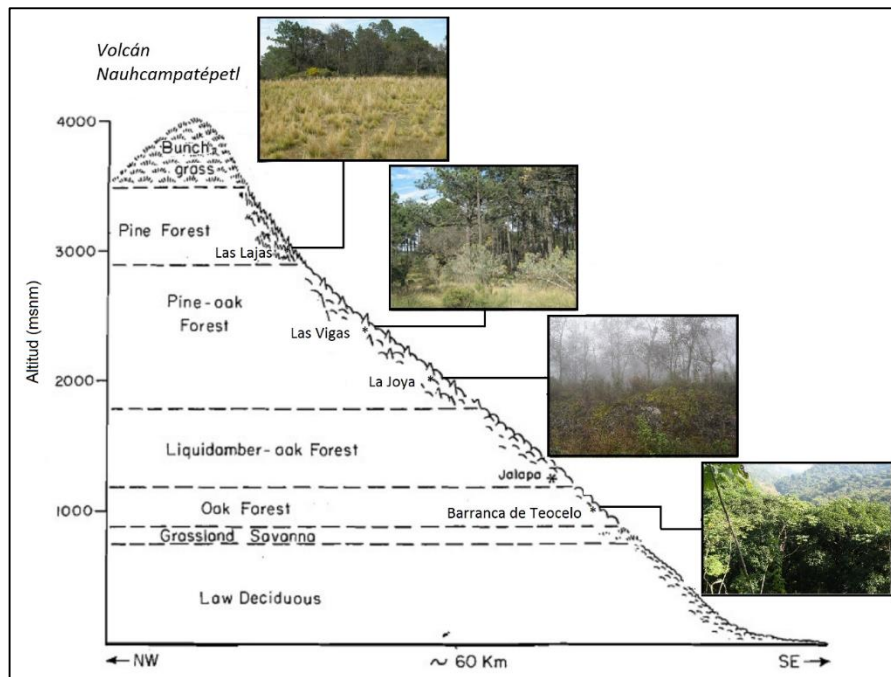


Figura 1. Tipos de vegetación presentes en las localidades históricas a lo largo del gradiente altitudinal del Volcán Nauhcampatépetl (Modificado de Wake et al., 1992).

Los muestreos consistieron en búsqueda libre por inspección visual (Heyer *et al.*, 1994), girando troncos y rocas, revisando tocones podridos y abriendo bromelias durante el día. Durante la noche la búsqueda fue más dirigida en paredes de rocas y taludes, o entre la vegetación del bosque (Parra-Olea *et al.*, 1999; García-París com. pers.). De cada organismo se registró la altitud, localidad, hora, así como el microhábitat en que fue encontrado. Después de su identificación los organismos fueron liberados en el sitio donde fueron registrados.

La identificación de los organismos se realizó mediante la literatura correspondiente (Darda; 1994; Hanken y Wake, 1998; Parra-Olea *et al.*, 2001; Parra-Olea *et al.*, 2005a; Parra-Olea *et al.*, 2010). Para el caso de especies de identificación morfológica complicada, como las de los géneros *Thorius* y *Chiropterotriton* la identificación se realizó mediante métodos moleculares. Para ello se tomó una muestra de tejido de los organismos de la cual fue amplificado el segmento correspondiente al gen mitocondrial 16 S el cual fue contrastado con la base de datos del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI). Organismos representativos de cada especie fueron colectados y depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IB, UNAM).

13.4. Proporción de pérdida de hábitat

A partir de las cartas de “Uso de Suelo y Vegetación” del INEGI a escala 1:250,00 obtuvimos el porcentaje o proporción de “Bosque” por localidad a nivel municipal, incluyendo los tipos de vegetación: Bosque mesófilo de montaña, Bosque de pino-encino, Bosque de pino, Bosque de galería y Vegetación secundaria. Las cartas

utilizadas corresponden a las series: Serie I, datos de campo: 1971, 1986 fecha de referencia editorial: 80's (INEGI, 1996); Serie II, datos de campo: 1993-1998, fecha de referencia editorial: 90's (INEGI, 2000), Serie III, datos de campo: 2002-2005, fecha de referencia editorial: 2002-2005 (INEGI, 2005); y Serie V, datos de campo: 2012-2013, fecha de referencia editorial: 2011-2014 (INEGI, 2015).

13.5. Análisis de datos

La riqueza de especies se calculó como el número total de especies registradas en cada periodo (Meza-Parral y Pineda, 2015). Para explorar la riqueza, número de individuos detectados y estructura de la comunidad de pletodóntidos en el pasado se tomaron en cuenta los registros de los muestreos del periodo: julio de 1979 y octubre de 1981, los cuales fueron comparados con los registros de los muestreos actuales del periodo: octubre de 2016 y julio de 2017. Esto, dado que constituían los periodos más similares en cuanto esfuerzo de muestreo aplicado y temporalidad en las cuatro localidades históricas.

La estructura de la comunidad en el presente (periodo 2016-2017) y en el pasado (periodo: 1979-1981) se comparó mediante un gráfico de rango-abundancia (Magurrán, 2004) a nivel del ensamblaje de pletodóntidos en todo el volcán y se realizó una análisis de covarianza en el programa R versión 3.4.1, con el rango como factor y la localidad como cofactor para explicar las diferencias en equitatividad entre las curvas (Hernández-Ordoñez et al., 2015). También se calculó el número equivalente de especies ($q=1$) en cada periodo, el cual indica el número de especies en una comunidad virtual en la cual todas las especies tuviesen la misma abundancia relativa promedio en función de la abundancia relativa observada (Jost, 2006).

Para conocer las tendencias de las poblaciones de las especies a nivel local se graficó el número de individuos detectados de las especies por localidad en los distintos años de muestreo. Para aquellas especies muy abundantes el conteo se detuvo en los 50 individuos, emulando el procedimiento de los muestreos del pasado. Se consideró que una especie presentó “tendencia de declive poblacional” cuando se registró una reducción mayor al 80% en su número de individuos detectados en un periodo menor a 10 años (Lips et al., 2003) o “posiblemente extinta a nivel local” cuando la especie no se detectó tras un periodo de más de 10 años después de haber sido relativamente abundante en el pasado (Lips et al., 2004).

Se graficaron los porcentajes de bosque (bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de pino-encino y vegetación secundaria) en relación a otros tipos de hábitat (cultivos, pastizales, área urbana, otros) a nivel localidad en los años 1986, 1998, 2005 y 2013.

14. RESULTADOS

En los muestreos recientes se registró una riqueza de nueve especies de pletodóntidos, en comparación con una riqueza de 14 especies registrada en los muestreos retrospectivos, en ambos muestreos se registraron siete géneros de pletodóntidos. El periodo 1979-1981 presentó 445 individuos detectados y en los muestreos del periodo 2016-2017 hubo 291 individuos detectados. Las especies con mayor número de individuos detectados en ambos periodos fueron *Pseudoeurycea leprosa* y *Aquiloeurycea cephalica*, mientras que el resto de las especies presentaron fluctuaciones en su número de individuos detectados en los distintos periodos de muestreo.

14.1. Estructura de las comunidades

Las curvas de Rango Abundancia mostraron una pendiente significativamente ($t=4.35$; $P_{0.05}<0.001$) distinta en los periodos 1979-1981 y 2016-2017. La curva del periodo 1979-1981 denota una alta equitatividad, unas cuantas especies son abundantes, otras son moderadamente abundantes y gradualmente la abundancia baja hasta aquellas consideradas raras en la base de la curva (Figura 2, 1979-1981). La curva del periodo 2016-2017 presenta una pendiente más pronunciada, lo cual indica una menor equitatividad debido a la elevada dominancia de unas cuantas especies (Figura 2, 2016-2017).

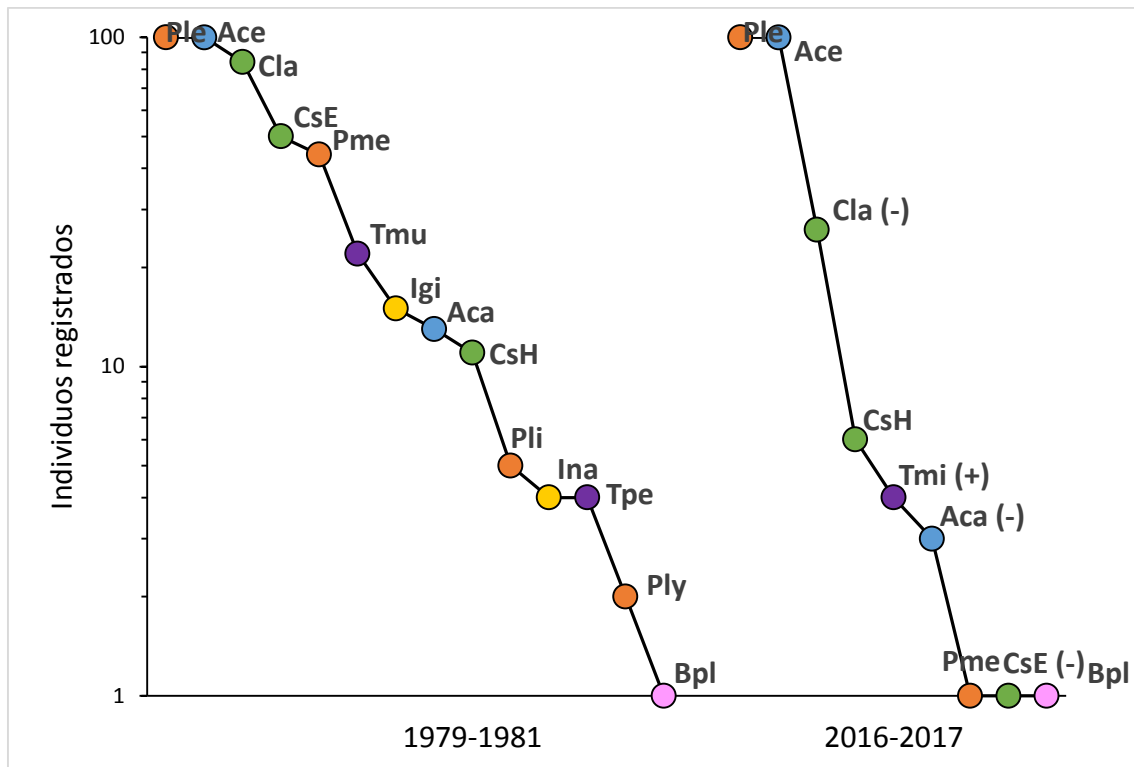


Figura 2. Curvas de rango-abundancia de la comunidad de salamandras del volcán Nauhcampatépetl en dos periodos: 1979-1981 y 2016-2017. Los signos indican las tendencias de la población de las especies: (-) especies con tendencia de declive en sus poblaciones, (+) = especies adicionales detectadas en los presentes muestreos. Los colores de los círculos indican el género de la especie, azul=*Aquiloeurycea*, rosa=*Bolitoglossa*, Verde=*Chiropterotriton*, Amarillo=*Isthmura*, naranja=*Pseudoeurycea*, morado=*Thorius*.

La dominancia de las especies *P. leprosa* (Ple) y *A. cephalica* (Ace) no ha variado a lo largo del tiempo, mientras que el resto de las especies presentan cambios en su detección, por lo que la comunidad de manera general ha disminuido su número de especies equivalentes ($D1_{(1979-1981)} = 6.97$; $D1_{(2016-2017)} = 5.02$) y su riqueza de especies (1979-1981= 14 especies; 2016-2017= 9 especies).

14.2. Especies con posibles declives poblacionales

El número de individuos de detectados de cada especie a través de los años se observa en las figuras 3, 4, 5 y 6. Los años de las observaciones variaron entre las localidades,

sin embargo, es posible observar las tendencias de las poblaciones a través de un periodo de más de 40 años. En la localidad Las Lajas (3,000 m) se detectó el posible declive en las poblaciones de las especies *Chiropterotriton* sp H e *Isthmura naucampatepetl* mientras que las especies *P. leprosa* y *A. cephalica* han mantenido poblaciones estables (Figura 3). En la localidad Las Vigas (2,500 m) es posible observar un declive en la población del *Chiropterotriton* sp E y la especie *A. cephalica* se ha mantenido como la especie dominante (Figura 4). En la comunidad La Joya (2,000 m) se observa un patrón de declive en tres especies *Chiropterotriton* *lavae*, *Isthmura gigantea* y *Pseudoeurycea lynchi* (Figura 5). En la localidad Barranca de Teocelo (1,100 m) existen pocos registros posiblemente por las abundancias naturalmente bajas en esa comunidad, aunque tentativamente las especies *Pseudoeurycea lineola* y *Thorius pennatulus* han desaparecido a nivel local (Figura 6).

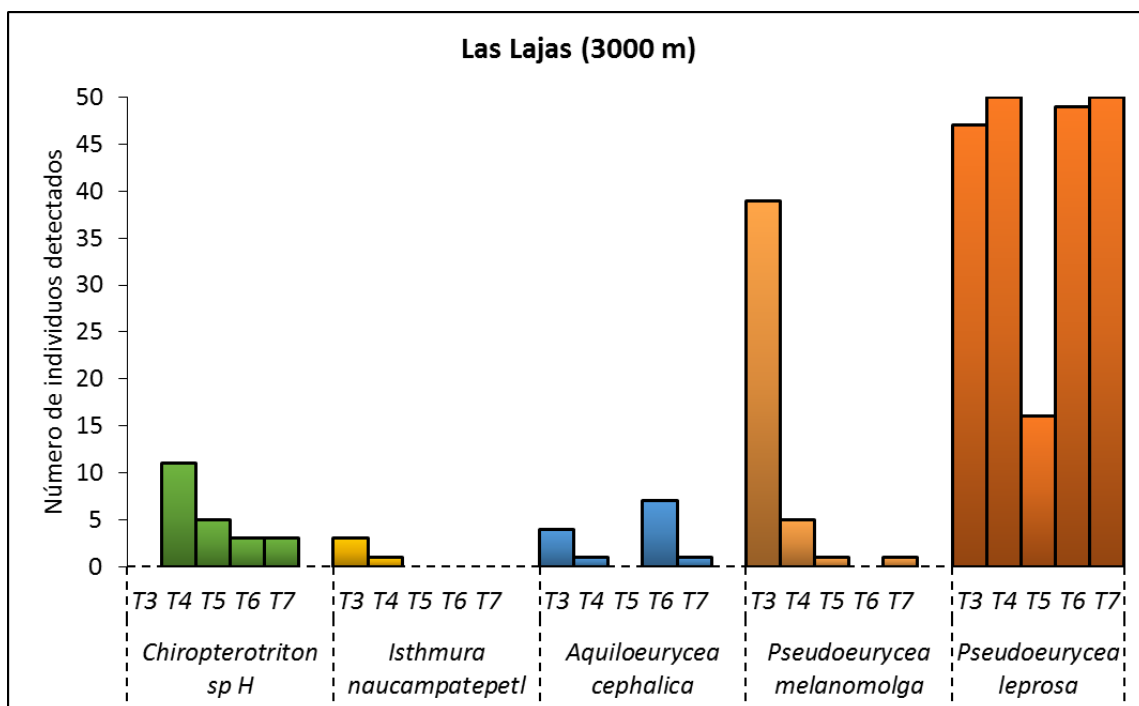


Figura 3. Individuos detectados de las especies de plelodóntidos en la localidad Las Lajas (3,000 m), en distintos años. Tiempos: T3=1979, T4=1981, T5=1997, T6=2016, T7=2017.

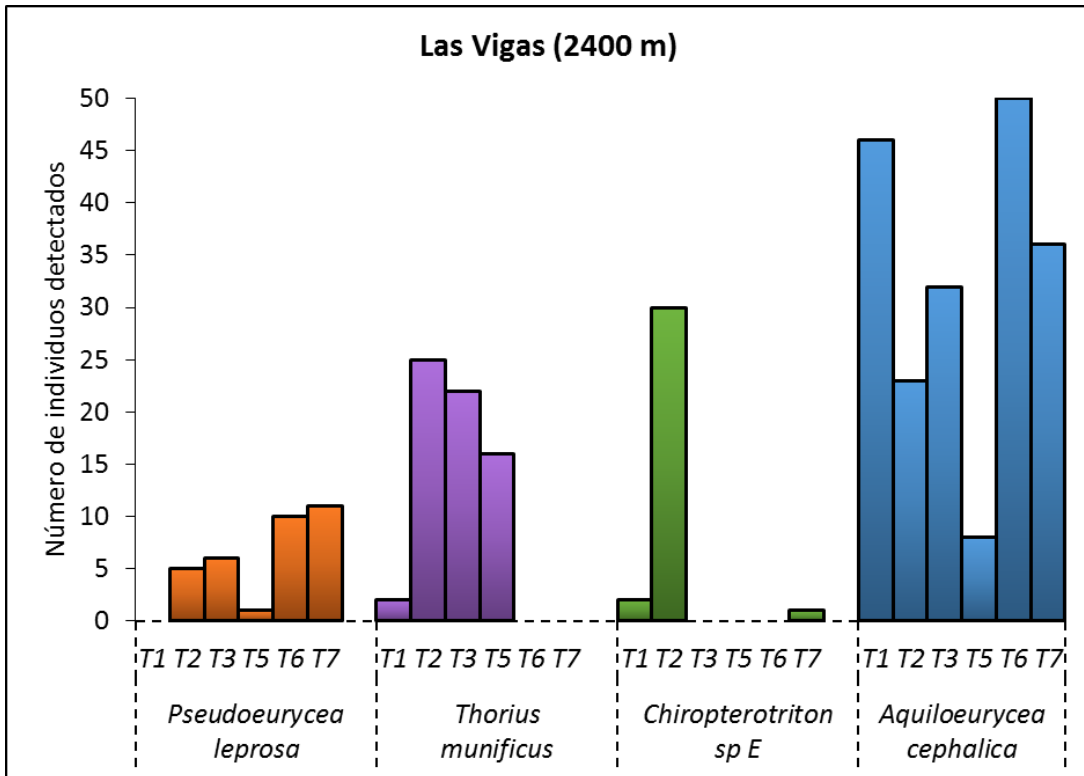


Figura 4. Individuos detectados de las especies de plethodontidos en la localidad Las Vigas (2,400 m), en distintos años. Tiempos: T1=1974, T2=1976, T3=1979, T5=1997, T6=2016, T7=2017.

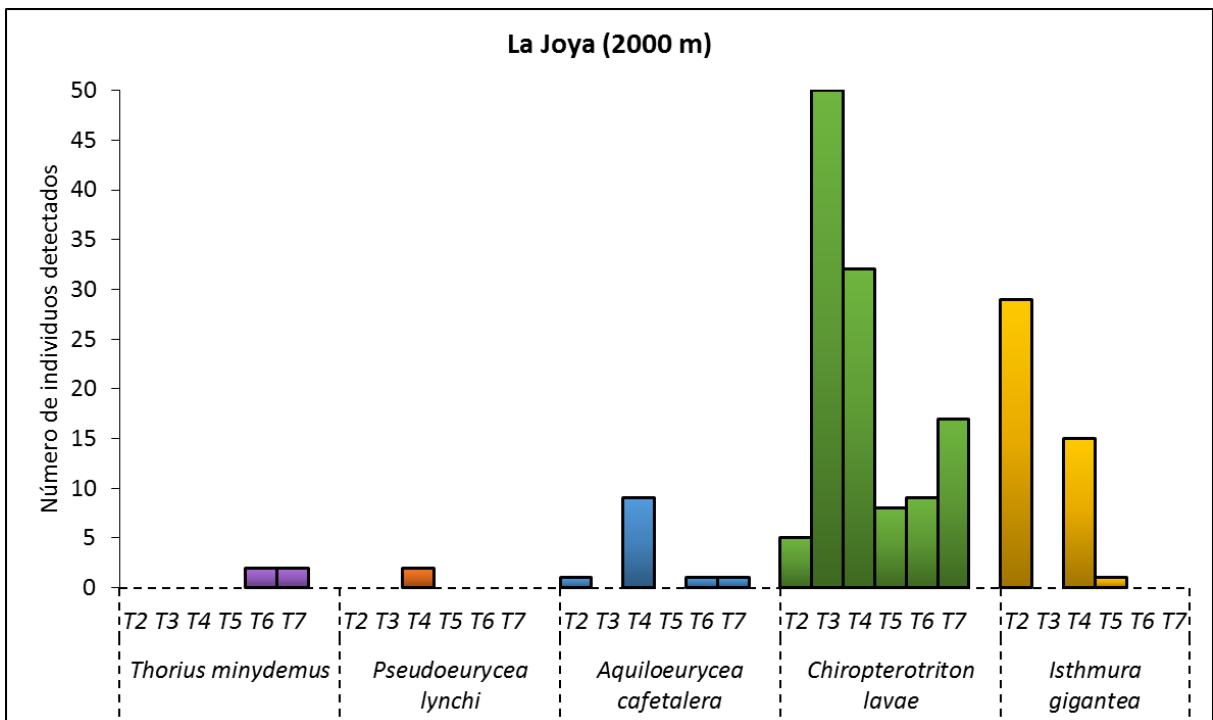


Figura 5. Individuos detectados de las especies de plethodontidos en la localidad La Joya (2,000 m), en distintos años. Tiempos: T2=1976, T3=1979, T4= 1981, T5=1997, T6=2016, T7=2017.

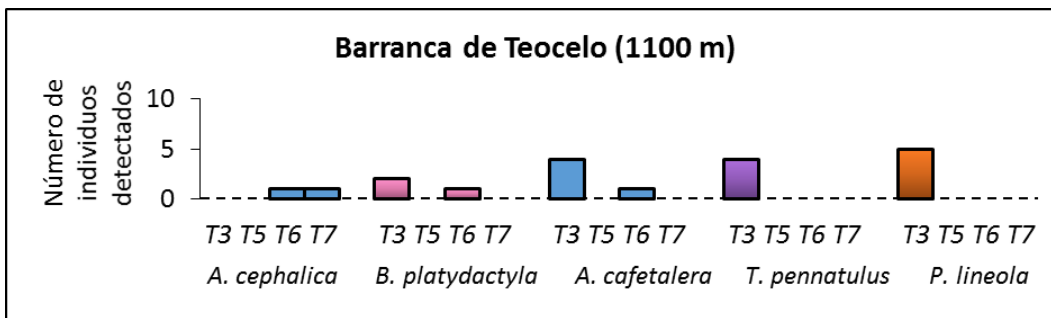


Figura 6. Individuos detectados de las especies de pletodóntidos en la localidad Barranca de Teocelo (1,100 m), en distintos años. Tiempos: T3=1979, T5=1997, T6=2016, T7=2017.

14.3. Proporción de pérdida de hábitat

El porcentaje de superficie de bosque ha variado en los años analizados entre las distintas localidades. En Las Lajas (3,000 m) el porcentaje de bosque se redujo una quinta parte entre 1998 y 2005, y para el 2013 se recuperó parte de este porcentaje debido a las actividades de reforestación. En Las Vigas (2,400 m) el porcentaje de bosque se duplicó entre 1986 y 1998 también debido a las actividades de reforestación en el municipio de Las Vigas de Ramírez, sin embargo, para 2013 el porcentaje de nuevo disminuyó en la proporción que había aumentado. En La Joya (2,000 m) el porcentaje de bosque disminuyó casi a la mitad entre 1986 y 2013. En la Barranca de Teocelo (1,100 m) al parecer existe un paulatino incremento en la superficie cubierta por vegetación secundaria (Anexo II).

15. DISCUSIÓN

La comunidad de pletodóntidos del volcán Nauhcampatépetl ha presentado cambios en la composición, riqueza de especies y estructura de su comunidad en un periodo de 44 años, con una notable disminución en sus tamaños poblacionales y posible extinción local de dos especies. Los resultados sugieren que cinco especies del volcán presentan posibles declives poblacionales y la riqueza de especies registrada con el tipo de muestreo utilizado ha disminuido en cinco especies. La disminución en el número de individuos detectado de tres especies consideradas comunes en el pasado incrementó la dominancia de la comunidad y disminuyó su equitatividad. La mayoría de los declives poblacionales ha ocurrido en altitudes intermedias (entre 2,000 y 2,400 m) en localidades con incremento de la pérdida de hábitat en los últimos años (Anexo II), y en donde se ha registrado la quitridiomycosis de manera puntual (Murrieta-Galindo, et al., 2014).

En el periodo 1979-1981 se registró una riqueza de 14 especies contra nueve especies registradas en el periodo 2016-2017, sin embargo no todas las especies no detectadas pueden considerarse extintas. Los resultados del presente estudio son comparables con los de muestreos realizados en la década de los setentas y ochentas por el Dr. David B. Wake y en los noventas por la Dra. Gabriela Parra Olea debido a la replicación de los métodos y localidades de muestreo. A pesar de esto, otros estudios realizados en distintas localidades o con métodos diferentes a los presentes sí han detectado especies como: *Pseudoeurycea lynchi* (Meza-Parral y Pineda, 2017) y *Thorius pennatulus* (Sandoval-Comte et al., 2012), otras especies fueron detectadas también por muestreos realizados durante la época de secas: *Thorius munificus* y *Chiropterotriton* sp E, o bien, por se conoce su presencia por observaciones de aficionados: *Isthmura naucampatepetl* (<http://www.naturalista.mx/taxa/476531-Isthmura-naucampatepetl>).

Debido a esto, más adelante se analiza detalladamente el contexto y estado de conservación de cada especie en cada localidad.

La comunidad de salamandras del volcán Nauhcampatépetl presenta cambios en cuanto a su estructura debido a los cambios en las especies y el número de individuos detectados. Las tendencias generales de la comunidad indican una disminución en la diversidad (D1), riqueza de especies y número de individuos detectados, es decir, se han presentado efectos negativos a través del tiempo, los cuales habían sido detectados desde 1999 (Parra- Olea et al., 1999) y relacionados con la pérdida y modificación del hábitat. Al analizar puntualmente la pérdida de hábitat en cada franja altitudinal (Anexo II) se detecta una posible relación entre la disminución de superficie cubierta por bosques primarios y las disminuciones poblacionales de algunas especies. Por otra parte, en algunas localidades la cubierta de bosque está representada en parte por bosques secundarios. Sin embargo, los bosques secundarios no presentan las mismas condiciones ambientales, ni cubren los requerimientos de recursos bióticos y abióticos de aquellas con afinidad por el interior de bosques primarios (Urbina-Cardona et al., 2006; Murrieta-Galindo).

Existen características de la comunidad de pletodóntidos que se mantienen constantes a lo largo del tiempo, como la dominancia de *P. leprosa* (Figura 3) y *A. cephalica* (Figura 4). Estas especies se consideran tolerantes a la perturbación del hábitat y de hábitos generalistas (Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004c; Ramírez-Bautista y Arizmendi, 2004d), lo cual posiblemente hace que sus abundancias se mantengan estables. Por otra parte, existen especies consideradas raras, de las cuales históricamente se han detectado pocos individuos como *Isthmura naucampatepetl*, *Pseudoeurycea lynchi*, *Pseudoeurycea lineola* y *Thorius pennatulus*. Posiblemente se trata de especies naturalmente raras o de difícil detección (P. ej. *T. pennatulus* debido a

su talla diminuta) y no detectarlas en un muestreo no es evidencia suficiente para aseverar que han desaparecido (Parra-Olea et al., 1999).

15.1. Especies con posibles declives

El 43% de las especies de plelodóntidos del volcán Nauhcampatépetl presentan posibles declives poblacionales o no fueron detectadas en los muestreos actuales. De las 19 especies de plelodóntidos conocidas en el gradiente del volcán Nauhcampatépetl (Wake et al., 1992; Hanken & Wake, 1998; Parra-Olea et al., 1999; Parra-Olea et al., 2001; Solano-Zavaleta et al., 2009; Parra-Olea et al., 2010; Sandoval-Comte et al., 2017), cinco no fueron detectadas en los muestreos de 2016-2017: *Bolitoglossa rufescens*, *Isthmura corrugata*, *Isthmura naucampatepetl*, *Pseudoeurycea lineola* y *Pseudoeurycea lynchi*. Las especies que presentaron una reducción en su número de individuos detectados durante el periodo entre 1974 y 2017 fueron: *Pseudoeurycea melanomolga*, *Chiropterotriton* sp E e *Isthmura gigantea*. La mayor proporción de especies con posible declive poblacional se presentó en los niveles altitudinales intermedios, entre 2,400 y 2,000 m de altitud.

En la localidad Las Lajas (3,000 m) existe una especie enigmática, la *Isthmura naucampatepetl*. Esta es una salamandra de talla grande (LHC= 67.6-82.9 mm, n=5), habitante de climas fríos en niveles altitudinales superiores a 2,880-3,000 m, con un rango de distribución sumamente restringido (Parra-Olea et al., 2001; IUCN, 2017) por lo cual se incrementa su susceptibilidad a la extinción (Lips et al., 2003; Bielby et al., 2008). A pesar de no haberse encontrado en su localidad tipo desde hace 36 años, posiblemente se distribuye en bosques adyacentes como lo demuestra el registro no oficial de esta especie entre Puebla y Veracruz (<http://www.naturalista.mx/taxa/476531-Isthmura-naucampatepetl>). Por otra parte, en esta localidad la especie *Pseudoeurycea*

melanomolga, presentó un patrón de declive poblacional, sin embargo, fue detectada con mayor abundancia en muestreos realizados en temporadas distintas a las incluidas en la presente comparación, por lo que la estacionalidad influye en su detectabilidad.

En la localidad Las Vigas (2,400 m) *Chiropterotriton* sp E presenta un posible declive poblacional. Esta especie presenta características de historia de vida similares a la especie *Chiropterotriton* sp H, especie del gradiente que no presenta declive, con la diferencia de encontrarse en distintos niveles altitudinales (Darda; 1994). *Chiropterotriton* sp E se distribuye en niveles altitudinales intermedios por lo que es más susceptible al patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*, agente causal de la quitridiomycosis (Lips *et al.*, 2003; Lips *et al.*, 2006). Esta enfermedad ya ha sido detectada en especies de pletodóntidos del volcán Nahcampaetépetl en dichas (Murrieta-Galindo *et al.*, 2014). Por lo tanto, posiblemente la quitridiomycosis se asocia al declive poblacional de *Chiropterotriton* sp E, ocurrido en la década de los setentas, cuando esta enfermedad arribó en la región central del estado de Veracruz (Cheng *et al.*, 2011).

Una de las especies no detectadas en el nivel altitudinal intermedio representado por la localidad La Joya (2,000 m) fue *Pseudoeurycea lynchi*. Esta salamandra requiere de bosques maduros para sobrevivir, con una alta densidad de árboles de más de 50 cm de diámetro a la altura del pecho (Parra-Olea *et al.*, 2001). A pesar de no haberse encontrado en los presentes muestreos *P. lynchi* se ha registrado en las localidades de Coxmatla, Chiconquiaco y La Cortadura, entre los 2,000 y 2,100 m de altitud en el volcán Nahcampaetépetl (Soto-Pozos, 2014, datos no publicados; Hernández-López, 2015; Meza-Parral y Pineda, 2015). Estas localidades, la especie se ha registrado en fragmentos de bosque mesófilo con un buen estado de conservación. Debido a esto,

puede decirse que la especie no se encuentra amenazada en la región, pero sí requiere de hábitats con un estado de conservación intermedio.

En el nivel altitudinal intermedio ubicado a 2,000 m de altitud dos especies del género *Isthmura* no fueron detectadas. *Isthmura corrugata*, es una especie descubierta recientemente en un hábitat distinto al de la localidad histórica La Joya (2,000 m). Por lo tanto encontrarla en la localidad de muestreo era altamente improbable, además, parece tratarse de una especie de distribución altamente restringida y abundancias naturalmente bajas (Sandoval-Comte et al., 2017). Por su parte, *I. gigantea* presentó un declive poblacional evidente entre 1974 y 1997 y en los presentes muestreos no fue detectada. Esta especie posee una distribución geográfica y altitudinal relativamente amplia (de 1,000 a 2,000 m), factor que disminuye su riesgo de extinción. Sin embargo, el hecho de presenta una talla grande (LHC promedio=161 mm) y distribuirse en el nivel altitudinal intermedio son factores que la vuelven más susceptible a la quitridiomycosis (Lips et al., 2003; Bielby et al., 2008; Parra-Olea et al., 2008).

En la localidad Barranca de Teocelo (1,100 m), dos especies no fueron detectadas, *Pseudoeurycea lineola*, conocida en dicha localidad por únicamente cinco individuos encontrados en 1979. Esta especie es mejor conocida para los alrededores de Cuautlapan, en las faldas del Pico de Orizaba ubicado al sur del Volcán Nauhcampatépetl, en el rango altitudinal de los 800 a los 1,250 m, en donde su último avistamiento data del 2007 (Parra-Olea et al., 2008b), sin embargo, la población conocida en la Barranca de Teocelo posiblemente ha desaparecido. Otra especie no detectada en la Barranca de Teocelo (1,100 m) fue *Bolitoglossa rufescens*, la cual posiblemente no se registró en el presente muestreo debido a su distribución generalmente por debajo de los 1,000 m de altitud, siendo una especie que no se

considera en peligro debido a su amplio rango de distribución y elevada abundancia en tierras bajas del sureste de México, Guatemala y Belice (Parra-Olea *et al.*, 2008a).

15.2.Efectos de la pérdida de hábitat

La pérdida de hábitat se ha asociado con los declives poblacionales de pletodóntidos en el Volcán Nauhcampatépetl desde la década de los 90's (Parra-Olea *et al.*, 1999). En el presente trabajo se cuantificó la proporción de bosques en relación con vegetaciones inducidas y áreas urbanas, y se encontraron coincidencias con los declives de algunas especies de pletodóntidos. Por otra parte, cabe resaltar la posible influencia de otras perturbaciones del hábitat, como las causadas por incendios forestales (Muñoz-Delfín, 2012), las actividades de extracción “hormiga” de recursos forestales (Rodríguez-Luna *et al.*, 2011), la intromisión de ganado bovino en bosques (Téllez, 1994), la contaminación de cuerpos de agua (Parra-Olea *et al.*, 1999) y las enfermedades emergentes (Rovito *et al.*, 2009; Sandoval-Comte *et al.*, 2012).

En el nivel altitudinal superior, a 3,000 m de altitud, cinco especies de pletodóntidos son conocidas y en los muestreos recientes se registraron cuatro especies. En esta localidad la superficie de bosques parece no haber disminuido a lo largo del tiempo, no obstante, hay que tomar en cuenta la alta frecuencia con que ocurren incendios forestales en este nivel altitudinal (Muñoz-Delfín, 2012). La especie no detectada *Isthmura naucampatepetl* parece tener una distribución sumamente restringida y abundancias naturalmente bajas, por lo que un incendio puede afectar fácilmente sus poblaciones y dado que no ha sido detectada en esta localidad desde hace más de 40 años, esta especie podría considerarse extinta a nivel local.

En la localidad Las Vigas, situada a 2,400 m de altitud, cinco especies de pletodóntidos son conocidas, de las cuales tres fueron detectadas en los muestreos

recientes. En esta localidad los programas de reforestación tratan de mitigar el problema de la deforestación y hacer un manejo extractivo controlado (Comisariada ejidal Villa Aldama, com. pers.), por lo que en 1998 se registró un incremento en la proporción de bosques. Esto parece haber influido en la detección reciente de *Chiropterotriton* sp E, la cual no había sido colectada desde hace 41 años (Darda, 1994; Parra-Olea, 2003). Por otra parte, la especie *Thorius munificus* fue detectada en muestreos recientes en una época distinta a los muestreos comparados y en una sección de bosque sin intervención humana desde hace ~20 años, lo cual indica que se sus poblaciones se concentran en áreas pequeñas que cubren sus requerimientos específicos para sobrevivir, coincidente con las condiciones descritas por Parra-Olea et al. (1999) para esta especie.

En la localidad La Joya, situada a 2,000 m de altitud, se conocen cinco especies de pletodóntidos, no obstante, virtualmente existen tres especies más en este nivel altitudinal (Parra-Olea et al, 2010; Sandoval-Comte et al., 2012; Sandoval-Comte et al., 2017). El nivel altitudinal en donde se encuentra esta localidad representa el límite superior altitudinal del bosque mesófilo de montaña, un hábitat sumamente heterogéneo, factor que fomenta la existencia de un elevado número de especies (Williams-Linera et al., 2007). Sin embargo, en La Joya se presenta una pérdida de superficie de bosques progresiva a través de los años, factor que parece tener una relación con los declives de las especies *Isthmura gigantea*, *Pseudoeurycea lynchi* y en menor proporción de *Chiropterotriton lavae*. Otro factor que potencialmente tiene una fuerte influencia en este nivel altitudinal es la presencia de la quitridiomycosis reportada en el volcán Nauhcampatépetl (Cheng et al., 2011; Murrieta-Galindo et al., 2014; Hernández-López, 2017). Esto, debido a que *B. dendrobatidis* encuentra los óptimos fisiológicos para su proliferación en dichas altitudes (Berger et al., 1999; Ron et al., 2005; Familiar-López, 2010).

En localidad Barranca de Teocelo, a 1,100 m de altitud se conocen hasta seis especies de plepodóntidos, las cuales han presentado una detectabilidad variable. En dicha franja altitudinal del Volcán Nahcampaquépetl la transformación del hábitat está tan extendida que en municipios como Teocelo no existe ninguna proporción de superficie de bosque primario (INEGI, 2017). Sin embargo, cuatro especies de plepodóntidos fueron detectadas por Wake et al. (1992) y alarmantemente ningún plepodóntido fue detectado en muestreos realizados en 1997 (Parra-Olea et al., 1999). En los muestreos recientes (2016-2017) registramos tres especies de plepodóntidos. Estos registros podrían ser ocasionados por fluctuaciones naturales propios de las poblaciones de salamandras (Parra-Olea et al., 1999; Rovito et al., 2009). Por otra parte, el incremento en la superficie de vegetación secundaria por el abandono de cultivos (obs. pers.) y por recientes decretos de áreas naturales protegidas (Rojo-Torres, 2011) podría ser el factor que propició la detección de especies de plepodóntidos en el muestreo presente.

16. CONCLUSIONES

- En un periodo de 40 años parece haber una reducción en la detección de especies en el volcán Nauhcampatépetl al menos con el tipo de muestreo utilizado y en los sitios de muestreados.
- Cinco especies del gradiente altitudinal presentaron un posible patrón de declive poblacional: *Chiropterotriton lavae*, *Chiropterotriton sp E*, *Isthmura gigantea*, *Pseudoeurycea lynchi* y *Pseudoeurycea melanomolga*.
- Dos especies del gradiente altitudinal se encuentran posiblemente extintas a nivel local: *Isthmura naucampatepetl* y *Pseudoeurycea lineola*.
- Las especies *Pseudoeurycea leprosa* y *Aquiloerycea cephalica* han incrementado su dominancia, mientras que especies más susceptibles aparentemente presentan declives poblacionales, por lo que la equitatividad de la comunidad se ha reducido.
- La pérdida de hábitat ocasionada por cambio de uso de suelos, deforestación e incendios es un factor que podría relacionarse con los cambios en la estructura de la comunidad de pletodóntidos.
- Los patrones de los declives poblacionales de los pletodóntidos no son completamente coincidentes con los patrones de pérdida de hábitat en el volcán, por lo que se requiere analizar otros posibles factores como el cambio climático o las enfermedades emergentes.

REFERENCIAS

- Aldrich, M. P., B. S. Hostettler & H. van de Wiel (comps). 2000. Tropical Montane Cloud forest: Time for action. Pp 22 en: (Bruijnzeel L.A. y L.S. Hamilton, eds.) IHP Humid Tropics Programe, Serie No. 13, UNESCO.
- AmphibianWeb: Information on amphibian biology and conervation. [web application]. 2016. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Disponible: <http://amphibiaweb.org/>.
- Barry, R. G. 2008. Mountain Weather and Climate. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Barry, S. J. & H. B. Shaffer. 1994. The status of the California Tiger Salamander (*Ambystoma californiense*) at Lagunita: a 50 year update. *Journal of Herpetology* 28: 159-164.
- Berger, L., R. Speare, & A. D. Hyatt. 1999. Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. En A. Campbell (Ed.), *Declines and disappearances of Australian frogs* (pp. 23-33). Canberra: Enviroment Australia.
- Bielby, J., N. Cooper, A. A. Cunningham, T. W. J Garner & A. Purvis. 2008. Predicting susceptibility to future declines in the world's frogs. *Conservation Letter*, Vol. 1: 82-90.
- Boyle, D. G., D. Boyle, V. Olsen, J. Morgan & A. Hyatt. 2004. Rapid quantitative detection of chytridiomycosis (*Batrachochytrium dendrobatidis*) in amphibian samples using real-time Taqman PCR assay. *Diseases of Aquatic Organisms*, 60: 141-148.
- Campbell, J. A. 1998. *Amphibians and Reptiles of northern Guatemala, the Yucatan and Belize*. University of Oklahoma Press, Norman.
- Carvajal-Cogollo, J. E. & J. N. Urbina-Cardona. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science*, 1:397-416.
- Carvalho, J., P. Cardoso & P. Gomes. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating betadiversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21:760–771.

Challenger, A. & J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. Pp 87-108 en: Sarukhán, J. (ed.) Capital natural de México volumen I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México.

Chao A., C. H. Chiu & T. C. Hsieh. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology*, 93: 2037-2051.

Cheng, T.L., S.M. Rovito, D.B. Wake y V.T. Vredenburg. 2011. Coincident mass extirpation of neotropical amphibians with the emergence of the infectious fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *PNAS* 108: 9502-9507.

Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S.-Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, and J. T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5:3-21.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 2011. La Biodiversidad en Veracruz. Estudio del Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2013. Estrategia para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad del Estado de Veracruz. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad en México.

Cortéz-Fernández, C. 2006. Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. *Ecología en Bolivia*, 41(1): 46-64.

Crawford, A. J., K. R. Lips & E. Bermingham. 2010. Epidemic disease decimates amphibian abundance, species diversity, and evolutionary history in the highlands of central Panama. *PNAS*, 107(31): 13777-13782.

Cruz-Parra, C. A. 2012. Diversidad de anfibios y reptiles en bosque mesófilo y cafetal, Reserva de la Biósfera Volcán Tacaná. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 100 pp.

Darda, D. M. 1994. Allozyme Variation and Morphological Evolution among Mexican Salamanders of the Genus *Chiropterotriton* (Caudata: Plethodontidae). *Herpetologica*, Vol. 50 (2): 164-187.

Delfín-Muñoz, F. 2012. Tasa de Transformación del Hábitat del PN Cofre de Perote. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), Dirección Regional Planicie Costera y Golfo de México. Xalapa, Veracruz, México.

Evans, K. L., P. H. Warren & K. J. Gaston. 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1-25.

Fahring, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487-515.

Familiar-López, M. 2010. Influencia de los factores ambientales y geográficos en la incidencia y prevalencia de la quitridiomycosis en anfibios de las zonas montañosas de guerrero, México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. 68 pp.

Fisher, R. N. & H. B. Shaffer. 1996. The Decline of Amphibians in California's Great Central Valley. *Conservation Biology*, 10(5): 1387-1397.

Flores-Villela, O. & L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20 (2): 115-144.

Frost, D. R. 2017. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (*Date of access*). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Gadow, H. 1905. The distribution of Mexican amphibians and reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2: 191-244.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. DF. 71 pp.

García, A., Y. Montoya, y M. C. Corona. 2009. Uso del suelo, fragmentación y degradación de los bosques templados del centro de México. México, D.F., Puebla, Puebla.

García-París, M., D. A. Good, G. Parra-Olea & D. B. Wake. 2000. Biodiversity of Costa Rican salamanders: Implications of high levels of genetic differentiation and phylogeographic structure for species formation. *PNAS*, 97(4): 1640-1647.

García-Romero A, Montoya, Y. Ibarra & M. Garza (2010) Economía y política en la evolución contemporánea de los usos del suelo y la deforestación en México: El caso del volcán Cofre de Perote. *Interciencia* 35:321–328.

Hale, S. F. 2001. The status of the Tharaumaran frog on in Sonora. A resurvey of selected localities and report on additional populations. U. S. Fish and Wildlife Service. 71 pp.

Halliday, T. & K. Adler. 2007. La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles. Libsa, Madrid. 240 p.

Hernández-López, P. 2015. Diversidad de especies de anfibios y reptiles en dos áreas naturales protegidas de la región montañosa del centro de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Escuela de Biología. 38 pp.

Hernández-Ordoñez, O., M. Martínez-Ramos, V. Arroyo-Rodríguez, A. González-Hernández, A. González-Zamora, D. A. Zárate & V. H. Reynoso-Rosales. 2014. Distribution and conservation status of amphibian and reptil species in the Lacandona rainforest, México: an update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science*, 7, 1-25.

Hanken, J. 1980. Morphological and Genetic Investigations of Miniaturization in Salamanders (Genus *Thorius*). Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley, California, U.S.A.

Hanken, J. & D. B. Wake. 1998. Biology of Tiny Animals: Systematics of the Minute Salamanders (*Thorius*: Plethodontidae) from Veracruz and Puebla, México, with Descriptions of Five Species. *Copeia*, 1998(2): 312-345.

Heyer, M.A., R.W. Donnelly, L.A. McDiarmid, C. Haye & M.S. Foster. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. The Smithsonian Institution Press. Washington D.C.

INEGI, 1996. Conjunto Nacional de Uso de Suelo y Vegetación a escala 1: 250,00, Serie II, DGG.INEGI, México.

INEGI, 2000. Información Geográfica, hacia el tercer Milenio, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, México.

INEGI, 2005. Conjunto Nacional de Uso de Suelo y Vegetación a escala 1:250,000, Serie III, DGG-INEGI, México.

INEGI, 2015. Conjunto de datos vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, Escala 1:250,000, Serie V, DGG-INEGI, México.

INEGI, 2017. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (6 de noviembre 2017). Disponible: inegi.org.mx.

Isaacs-Cubides, P. J. & J. N. Urbina-Cardona. 2011. Antropogenic Disturbance and Edge Effects on Anuran Assemblages Inhabiting Cloud Forest Fragments in Colombia. *Natureza & Conservação*, 9(1): 39-46.

IUCN 2017. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3*. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 05 December 2017.

Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113:363-375

Juárez-Ramírez, M., J. L. Aguilar-López & E. Pineda. 2016. Protected natural areas and the conservation of amphibians in a highly transformed mountainous region in Mexico. *Herpetological Conservation and Biology*, 11(1): 19-28.

Khatiwanda, J. R. 2011. Amphibians species richness and composition along an elevational gradient in Chitwan, Nepal. Tesis de Maestría. Norwegian University of Life Sciences, Department of Ecology and Natural Resource Management.

Kozak, K.H., & J.J. Wiens. 2010. Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *American Naturalist* 176:40–54.

Kozak, K. H. 2017. What Drives Variation in Plethodontid Salamander Species Richness over Space and Time? *Herpetologica*, 73(3), 2017: 000–000.

- Lehtinen, R. M., J. B. Ramanamanjapto & J. G. Raveloarison. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1357–1370.
- Lips, K., J. D. Reeve & R. L. Witters. 2003. Ecological Traits Predicting Amphibian Population Declines in Central America. *Conservation Biology*, Vol. 17 (4): 1078–1088
- Lips K. R., J. R. Mendelson III, A. Muñoz-Alonso, L. Canseco-Márquez & D. G. Mulcahy. 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys of historical localities. *Biological Conservation* 119: 555-564.
- Lips, K. R., F. Brem, R. Brenes, J. D. Reeve, R. A. Alford, J. Voyles, C. Carey, L. Livo, A. P. Pessier & J. P. Collins. 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *PNAS*, vol. 103 (9): 3165–3170.
- Lombard, R. E. & D. B. Wake. 1986. Tonge Evolution in the Lungless Salamanders, Family Plethodontidae IV. Phylogeny of Plethodontid Salamanders and Evolution of Feeding Dynamics. *Systematic Zoology*, Vol. 35, No. 4, 532-551.
- Lomolino, M. V., B. R. Riddle, & J. H. Brown 2006. *Biogeography*. 3rd ed. Sinauer, Sunderland, MA.
- Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., Espinosa-Organista, D., & Morrone, J.J. 1999 Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26, 1299–1305.
- MacGregor, I. & M.E. Payton. 2013. Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS ONE* 8: e56794. doi:10.1371/journal.pone.0056794
- Magurran, A. E. 2004. *Measurement biological diversity*. Blackwell Science Ltd. Oxford. USA. 238 pp.
- Manson, R. H., V. Hernández, S. Gallina & K. Mehlreter. 2008. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz, biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A.C. INESEMARNAT. México. 330 pp.

- Martin, S. D., B. D. Shepard, M.A. Steffend, J. G. Phillips & R. M Bonet. 2016. Biogeography and colonization history of plethodontid salamanders from the Interior Highlands of eastern North America. *Journal of Biogeography* (2016) 43, 410–422.
- McCain, C. M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18: 346–360.
- McCain, C. M. & J. A. Grytnes. 2010. In: *Elevational Gradients in Species Richness. Encyclopedia of life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- McEntire, K. D. 2016. Arboreal Ecology of Plethodontidae: A Review. *Copeia*, 104(1):124-131.
- Mendelson III, J. R., K. R. Lips, R. W. Gagliardo, G. B. Rabb, J. P. Collins, J. E. Diffendorfer, P. Daszak, R. Ibáñez, D. K. Zippel, D. P. Lawson, K. M. Wrigth, S. N. Stuart, C. Gascon, H. R. da Silva, P. A. Burrowes, R. L. Joglar, E. La Marca, S. Lötters, L. H. du Preez, C. Weldon, A. Hyatt, et al., 2006. Confronting Amphibian Declines and Extinctions. *Science*, 313: 48.
- Milanchovic, J. R., W. E. Peterman, N. P. Nibbelink & J. C. Maers. 2010. Projected Loss of a Salamander Diversity Hotspot as a Consequence of Projected Global Climate Change. *PLoS ONE*, Vol. 5 (8): 1-10.
- Moreno, R. M. & A. A. Muñoz. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. Primera edición. Textos Universitarios, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. México. 49 pp.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de biodiversidad*. Vol. 76, no. 2 México.
- Muñoz-Delfín, H. 2012. Tasa de transformación del habitat del PN Cofre de Perote, period 1995-2012. *Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas*. 43 pp.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Elsevier Science*, 10: 58-62.
- Murrieta-Galindo, R., G. Parra-Olea, A. González-Romero, F. López-Barrera & V. T. Vrendenburg. 2014. Detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibians

inhabiting cloud forest and coffee agroecosystems in central Veracruz Mexico. *European Journal of Wildlife Research* (2014) 60:431–439.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca & J. Kent 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.

Oömmen, M. A., & K. Shanker. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local scale mechanisms in Himalayan plants. *Ecology* 86:3039–3047

Parra-Olea G., M. García-París & D.B. Wake. 1999. Status of some populations of Mexican salamanders (Amphibia: Plethodontidae). *Revista de Biología Tropical*, 47: 217-223.

Parra-Olea, G., T. L. Papenfuss & D. B. Wake. 2001. New species of lungless salamanders of the genus *Pseudoeurycea* (Amphibia: Caudata: Plethodontidae) from Veracruz, México. *Scientific Papers Natural History Museum the University of Kansas* 20: 1-9 (2001).

Parra-Olea, G., M. García-París & D. B. Wake. 2004. Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 325-346.

Parra-Olea, G., M. García-París, T. J. Papenfuss & D. B. Wake. 2005 (a). Systematics of the *Pseudoeurycea belli* (Caudata: Plethodontidae) Species Complex. *Herpetologica*, 61: 145-158

Parra-Olea, G. E. Martínez-Meyer & G. Pérez-Ponce de León. 2005 (b). Forecasting climate change effects on salamander distribution in the highlands of central Mexico. *Biotropica* 37(2); 202-208.

Parra-Olea, G., Wake, D., Lee, J., Acevedo, M., Cruz, G., Papenfuss, T., Rovito, S., Castañeda, F. & Vásquez, C. 2008 (a). *Bolitoglossa rufescens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T59202A11894912. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T59202A11894912.en>. Downloaded on 21 October 2016.

Parra-Olea, G., D. Wake, J. Raffaelli, J. Hanken & M. García-París. 2008 (b). *Pseudoeurycea lineola*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T59289A11899372. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T59289A11899372.en>. Downloaded on 22 October 2016.

Parra-Olea, G., D. Wake, J. Raffaelli, J. Hanken & M. García-París. 2008 (c). *Pseudoeurycea melanomolga*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T59386A11914004. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T59386A11914004.en>. Downloaded on 21 October 2016.

Parra-Olea, G., S. M. Rovito, L. Marquez-Valdelamar, G. Cruz, R. Murrieta-Galindo & D. B. Wake. 2010. A new species of *Pseudoeurycea* from the cloud forest in Veracruz, México. *Zootaxa* 2725: 57-68 (2010).

Parra-Olea, G., O. Flores-Villela & C. Mendoza-Almeralla. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85: S460-S466.

Peterson, A. T., M. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeier & D. R. B. Stockwell. 2002. Future Projections for Mexican Faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416: 626-629.

Piotrowski, J. S., Annis, S. L., Longcore, J. E. (2004): Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* 96: 9-15.

Pineda, E. 2014. Situación actual de ocho especies de anfibios en categoría de riesgo en Veracruz. Instituto de Ecología A. C. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. HK006. México, D.F.

Pounds, A., M. P. L. Fogden & J. H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398: 611-615.

Pounds, A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, E. La Marca, K. L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S. R. Ron, G. A. Sánchez-Azofeifa, C. J. Still & B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161-167.

Rabb. 1955. A new salamanders of the genus *Parvimolge* from Mexico. *Breviora*, Museum of Comparative Zoology, 42: 1-9.

Rachowicz, L. J., J. Hero, R. A. Alford, J. W. Taylor, J. A. T. Morgan & V. T. Vrendenburg, *et al.* 2005. The novel and endemic pathogen hypotheses: competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conservation Biology*, 19: 1441-1448.

Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18 (2): 200-205.

Ramírez Bautista, A. & M. C. Arizmendi. 2004 (a). *Chiropterotriton chiropterus*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D.F.

Ramírez Bautista, A. & M. C. Arizmendi. 2004 (b). *Lineatriton lineola*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D.F.

Ramírez Bautista, A. & M. C. Arizmendi. 2004 (c). *Pseudoeurycea cephalica*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D.F.

Ramírez Bautista, A. & M. C. Arizmendi. 2004 (d). *Pseudoeurycea leprosa*. Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México. D.F.

Rodríguez-Luna, E., A. Gómez-Pompa, J. C. López-Acosta, N. Velásquez-Rosas, Y. Aguilar-Domínguez & M. Vásquez-Torres. 2011. Atlas de los espacios naturales protegidos de Veracruz. Gobierno del Estado de Veracruz, Secretaría de Educación del Estado, Universidad Veracruzana, Centro de Investigaciones Tropicales. 352 pp.

- Rodríguez-Mendoza, C. & E. Pineda. 2010. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented forest. *Conservation biology*.
- Roelants, K., D. J. Gower, M. Wilkinson, S. P. Loader, S. D. Biju, K. Guillaume, L. Moriau & F. Bossuty. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *PNAS*, vol. 104 (3): 887– 892.
- Rojo-Torres, R. 2011. Análisis de la situación actual del sitio Ramsar “Cascadas de Texolo y su entorno”, municipio de Xico, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 101 pp.
- Rovito, S. M., G. Parra-Olea, C. R. Vasquez-Almanza, T. J. Papenfuss & D. B. Wake. 2009. Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibians crisis. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 106: 3231-3236.
- Rovito, S., G. Parra-Olea, E. Recuero & D.B. Wake. 2015. Diversification and biogeographical history of Neotropical plethodontid salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175: 167-188.
- Russildi, G. V. Arroyo-Rodríguez, O. Hernández-Ordóñez, E. Pineda & V. H. Reynoso. 2016. Species- and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodivers Conserv.*
- Ryan, M., M. M. Fuller, N. J. Scott, J. A. Cook, S. Poe, B. Willink, G. Chaves & F. Bolaños. 2014. Individualistic Population Responses of Five Frog Species in Two Changing Tropical Environments over Time. *PLoS ONE*, vol. 9 (5): 1-8.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- Sandoval-Comte, A., E. Pineda & J. L. Aguilar-López. 2012. In Search of Critically Endangered Species: The Current Situation of Two Tiny Salamander Species in the Neotropical Mountains of Mexico. *PLoS One*, Vol. 7 (4): 1-8.
- Sandoval-Comte, A. E. Pineda, S. M. Rovito & R. Luria-Manzano. 2017. A new species of *Isthmura* (Caudata: Plethodontidae) from the montane cloud forest of central Veracruz, Mexico.

- Santamarina, J. 1995. Distribución de algunas especies de vertebrados terrestres en la Cuenca del Río Ulla (Galicia) en relación con la calidad de las aguas. *Ecología*, 9: 353-365.
- Solano-Zavaleta, I., U. O. García-Vázquez & A. A. Mendoza-Hernández. 2009. Notas sobre la distribución geográfica de las salamandras *Pseudoeurycea gadovii* y *Pseudoeurycea melanomolga* (Caudata: Plethodontidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 80 (2).
- Soto-Pozos, A. F. 2015. Efecto de borde ocasionado por cafetales y potreros en las especies de anfibios y reptiles del bosque mesófilo de montaña en el municipio de Xico, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 76 pp.
- Stuart, S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, *et al.*, 2004. Status and trends of amphibians declines extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Suarez-Badillo, H. A. & M. P. Ramírez-Pinilla. 2004. Anuros del gradiente altitudinal de la estación experimental y demostrativa El Rasgón (Santander, Colombia). *Caldasia* 26(2): 395-416.
- Taylor, E.H. (1939) "1938". Concerning Mexican salamanders. *University of Kansas Science Bulletin*, 25, 259–313
- Tivo, Y.F. & L.G. Iglesias 2006. Rescatemos el Parque Nacional del Cofre de Perote. *Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Universidad Veracruzana*. XIX: 1.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez & 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.
- Vázquez, M. 2012. Diversidad vegetal y propuestas de aprovechamiento en el Parque Nacional Cofre de Perote. Jalapa, Ver.

- Wake, D. B. 1966. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. Mem. Southern California Acad. Sci. 4: 1-111.
- Wake, D. B. 1970. The abundance and diversity of the tropical salamanders. American Naturalist, Vol. 104 (936): 211-213.
- Wake, D. B. & Lynch, J. F. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. 25, 1-65.
- Wake, D.B. 1987. Adaptive Radiation of Salamanders in Middle American Cloud Forest. Annals of the Missouri Botanical Garden, 74:242-264.
- Wake, D. B. 1991. Declining Amphibian Populations. Science, New Series, 253(5022):860.
- Wake, D.B. T.J. Papenfus & J.F. Lynch. 1992. Distribution of salamanders along elevational transects in México and Guatemala. Biogeography of Mesoamerica, 1: 303-319.
- Wake, D. B. & V. T. Vredenburg. 2008. Colloquim paper: Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Science USA, 105(suppl 1): 11466-11473.
- Wiafe, E. D. & D. Agyei. 2013. Species Richness, Diversity and Distribution of Amphibians along Elevational Gradient on Mountain Afadjato, Ghana. Erasian Journal of Forest Science, 1(2): 68-76.
- Wiens, J. J., G. Parra-Olea, M. García-París & D. B. Wake. 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. Proceedings of the Royal Society of London B, 274, 919-928.
- Wilson, J. W. III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. Evolution resources. Chapman & Hall, London. 594 pp.
- Williams-Linera, G., I. Pérez-García & J. Tolome. 1996. EL bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el Centro de Veracruz, México. La Ciencia y el Hombre, 23:149-161.

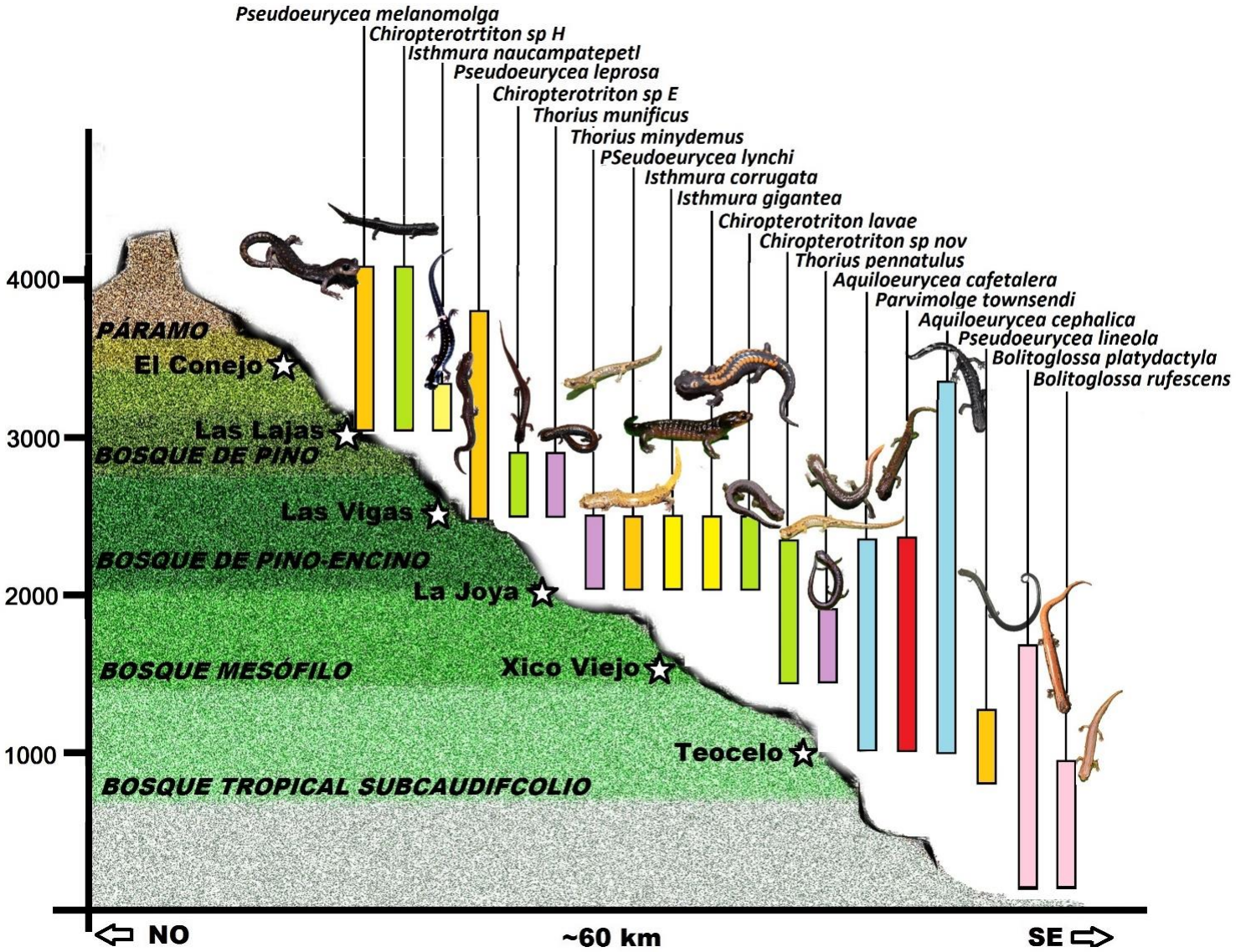
Williams-Linera G. 2007. El Bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO-Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México. 208 pp.

Young, B.E., K.R. Lips, J.K. Reaser, R. Ibáñez, A.W. Salas, J.R. Cedeño, L.A. Coloma, S. Ron, E. La Marca, J.R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves & D. Romo. 2001. Population declines and priorities for amphibians conservation in Latin América. *Conservation Biology*, 15: 1213-1223.

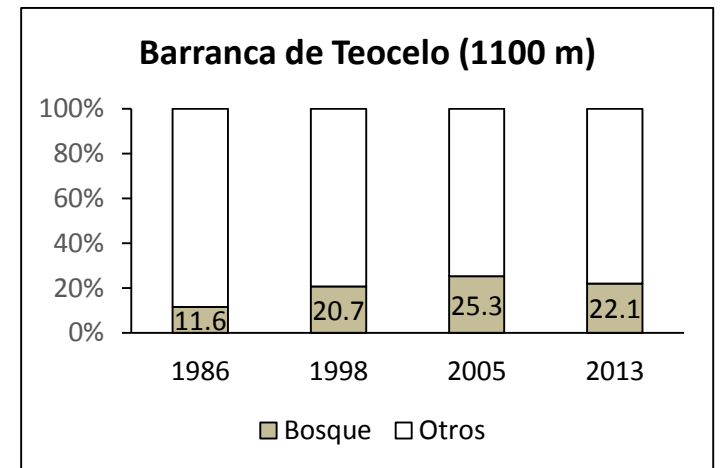
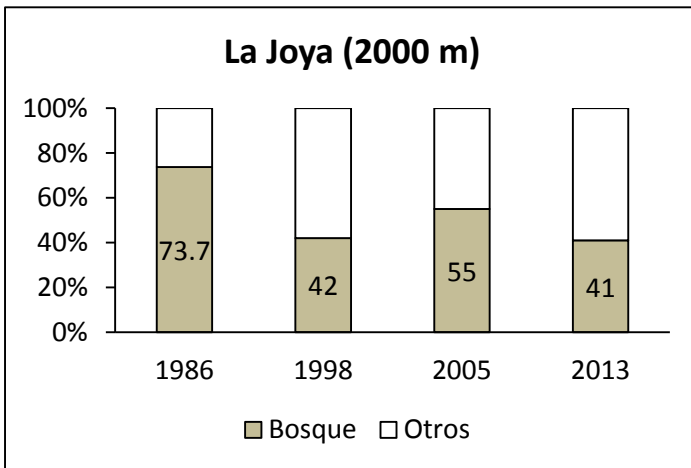
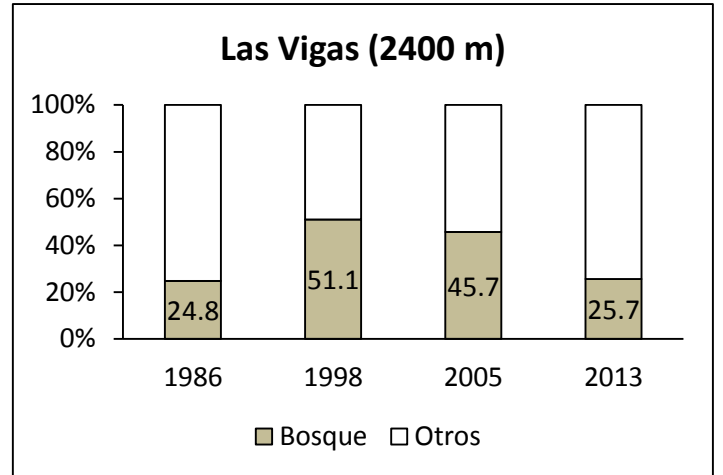
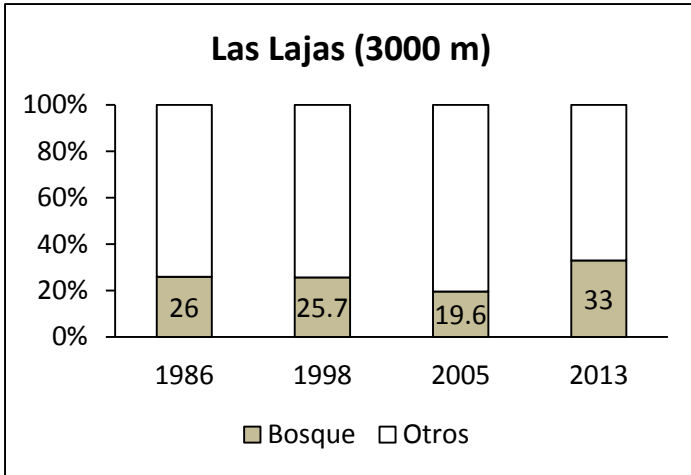
Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ª edición. Prentice Hall, Englenwood Cliffs, Nueva Jersey. 741 pp.

ANEXO I. Esquema de la distribución altitudinal de las especies de salamandras pletodóntidas en el volcán Nauhcampatépetl.

VOLCÁN
NAUHCAMPATÉPETL



ANEXO II. Porcentaje bosque por localidad en distintos años. Entre paréntesis se muestra la altitud sobre el nivel del mar de la localidad.



ANEXO III: CATÁLOGO DE LAS ESPECIES DE TLACONETES (Caudata: Plethodontidae) DEL VOLCÁN NAUHCAMPATÉPETL, VERACRUZ, MÉXICO

Aquiloerycea cafetalera

Se distribuye únicamente en la región central de Veracruz, entre los 1000 y 2100 msnm. Longitud total de hasta 11 cm, cabeza ancha y cuerpo robusto, sus dedos poseen una membrana. El color del cuerpo es café oscuro, con la cola generalmente rojiza. Principalmente se desplazan al nivel del suelo y viven entre la hojarasca, dentro de troncos o sitios muy húmedos como el interior de bromelias.



Aquiloerycea cephalica

Se distribuye a lo largo de la Faja Volcánica Mexicana entre los 1000 y 3000 msnm. Longitud total de unos 11 cm, es muy similar a *A. cafetalera*. La coloración es muy variable, el cuerpo generalmente es café grisáceo y en la cola presenta manchas irregulares color crema. Se desplazan al nivel del suelo y rara vez trepan en árboles, viven en sitios de alta humedad como la hojarasca, troncos podridos y debajo de rocas.



Bolitoglossa platydactyla

Se distribuye en el sureste del país, desde los 1750 msnm pudiendo llegar al nivel del mar. Longitud total de hasta 18 cm, cuerpo robusto y patas pequeñas, sus dedos están completamente unidos por una membrana. Cuerpo de color negro con una banda café claro o naranja en el dorso. Es una especie adaptable al ambiente humano, pudiéndose encontrar en jardines y todo tipo de sitios de humedad elevada.



Bolitoglossa rufescens

Se distribuye en tierras bajas desde San Luís Potosí y hasta Guatemala. Longitud total de unos 6 cm, cuerpo robusto, los dedos están completamente unidos por una membrana. La coloración es café claro con algunas marcas más oscuras principalmente en el rostro. Habita en climas tropicales, desplazándose en hábitats arbóreos, se encuentran en bromelias y axilas de hojas de plátanos. Se alimentan sobre todo de hormigas.



Chiropterotriton lavae

Se distribuye únicamente en la región central de Veracruz, entre los 1200 y 2000 msnm. Longitud total de 8.5 cm, cuerpo muy esbelto, patas largas, cola larga y ojos muy prominentes. El color del dorso es marrón oscuro con una banda color crema en medio, el vientre es blancuzco. Solamente se encuentran en bosques con alta densidad de bromelias, las crías parecen desarrollarse en el musgo al nivel del suelo.



Chiropterotriton sp E

Esta especie únicamente existe en el volcán Nauhcampatépetl, en los 2400 msnm. Longitud total de 9 cm, cuerpo esbelto y cola larga, los ojos son prominentes. El color del dorso es ocre, con los costados negros. Habita en bosques de pino bien conservados, dentro de troncos podridos, rocas y bromelias. Esta especie se consideraba extinta, sin embargo, fue redescubierta en este estudio.



Chiropterotriton sp H

Se encuentra únicamente en el volcán Nauhcampatépetl, desde los 4000 hasta los 3000 msnm. Longitud total de 8.5 cm, los machos poseen un cuerpo esbelto, mientras que las hembras son más robustas con patas muy pequeñas. La coloración es muy variable, en general el fondo es negro y los juveniles pueden tener una banda café, rojiza o amarilla. Se localiza en climas fríos, encontrándose siempre a nivel del suelo, entre troncos o rocas.



Chiropterotriton sp nov.

Esta especie fue descubierta recientemente, se distribuye únicamente en el volcán Nauhcampatépetl, a una altitud entre 1500 y 2000 msnm. Muy similar a *C. lavae* en estilo de vida y apariencia física, sin embargo, esta especie alcanza una talla mayor. Los adultos poseen el dorso color rojizo intenso y el vientre es color negro. Requiere de bosques conservados para sobrevivir con alta densidad de bromelias.



Isthmura corrugata

Se encuentra tan sólo en el volcán Nauhcampatépetl, a los 2000 msnm. Tienen un cuerpo robusto, de unos 15 cm de longitud total, hocico redondeado, ojos saltones. Surcos del cuerpo muy marcados y cabeza con prominencias que le dan un aspecto corrugado. La coloración general es café con manchas color crema sobre los ojos. Se trata de una especie descubierta recientemente y de la que se sabe muy poco.



Isthmura gigantea

Se distribuye en la Sierra Madre Oriental, entre los 1000 y 2000 msnm. Es una de las especies de tlaconetes más grandes, con una longitud total de más de 25 cm. El hocico es achatado, los ojos saltones. La coloración es un fondo negro con pares de manchas naranja intenso dorsalmente. Son animales muy lentos e inofensivos que habitan generalmente en medios subterráneos, debajo de grandes rocas o troncos.



Isthmura naucampatepetl

Oficialmente sólo se conoce en el volcán Nauhcampatépetl, a los 3000 msnm. Longitud total de unos 15 cm, cuerpo un poco robusto, hocico grande y redondeado, ojos saltones y grandes. De color completamente negro, excepto por dos grandes manchas triangulares amarillentos sobre los hombros y pares de puntos color crema dorsalmente. Esta especie se considera virtualmente extinta al no haberse encontrado desde 1981.



Parvimolge townsendi

Se distribuye en la región central de Veracruz, entre los 1000 y 2000 msnm. Longitud total de unos 7 cm, con el cuerpo robusto, patas cortas con manos y pies pequeños. Coloración general marrón con marcas más claras en el dorso, costados y vientre con finos puntos blancos. Habita en sitios conservados de alta humedad, encontrándose tanto en árboles como al nivel del suelo.



Pseudoeurycea leprosa

Se distribuye en el centro-este de la Faja Volcánica Mexicana, entre los 2400 y 3600 msnm. Longitud total de hasta 11 cm, cabeza estrecha, ojos pequeños, cola y cuerpo alargados. La coloración del dorso es rojiza, con un fondo oscuro. Habita en el bosque de pino, entre las acículas y debajo de troncos, al parecer son abundantes en algunas secciones del bosque.



Pseudoeurycea lineola

Se distribuye en la región central de Veracruz, en altitudes entre 650 y 1350 msnm. Son salamandras extremadamente alargadas, de hasta 17 cm de longitud, la cola es de mayor longitud que el resto del cuerpo, cabeza pequeña no diferenciada del cuerpo y patas muy pequeñas. La coloración es negro uniforme con el vientre moteado. Se encuentran en bosques tropicales viviendo en troncos caídos y en bromelias. Especie muy rara en el volcán Nahcampaatépetl.



Pseudoeurycea lynchi

Se distribuye en la región central de Veracruz, entre los 1200 y 2000 msnm. Especie de talla media, longitud total de unos 12 cm, el cuerpo es robusto, la cabeza ancha con el hocico redondeado, patas largas. El color de fondo es negro, con el dorso verdoso o amarillento. Esta especie es cada vez más rara de encontrar en el volcán debido a la pérdida del hábitat de bosque mesófilo de montaña y bosque de pino.



Pseudoeurycea melanomolga

Se encuentra únicamente en el volcán Nahcampaatépetl, en altitudes superiores a 3000 msnm. Longitud total de hasta 14 cm, cabeza ancha, con ojos muy grandes, patas largas con los dedos sin membranas. Coloración dorsal negra púrpura con manchas amarillas pálidas redondeadas, vientre color claro. Se desplazan únicamente por el suelo y viven en cuevas entre las rocas generalmente.



Thorius minydemus

Se distribuye únicamente en el volcán Nauhcampatépetl, a los 2000 msnm. Longitud total de 3.5 cm, cuerpo regordete, hocico achatado y patas muy pequeñas. La coloración es marrón con patrones más oscuros en el dorso y el vientre negro. Se desplazan al nivel del suelo, entre el musgo y rocas volcánicas que conserven la humedad. Se trata de uno de los vertebrados más pequeños del mundo.



Thorius munificus

Se encuentra únicamente en el volcán Nauhcampatépetl, a una altitud de 2400 a 2600 msnm. Longitud total de hasta 6 cm por la larga cola, cuerpo robusto, alargado, cola de mayor longitud que el cuerpo, cabeza ancha. Coloración negro con una banda dorsal ancha color café y una línea paravertebral. Habitan en bosques de pino, entre las acículas y entre madera podrida. La deforestación afecta a sus poblaciones gravemente.



Thorius pennatulus

Se distribuye en la región central de Veracruz, en altitudes de los 1000 a 1500 msnm. Longitud total de unos 3.5 cm, cuerpo esbelto y cabeza relativamente ancha. La coloración de fondo es negra con una banda dorsal café claro, vientre con pequeños puntos blancos. Habita en el bosque mesófilo de montaña, por lo que se encuentra en riesgo de desaparición junto con este hábitat. Es una especie de abundancia baja y muy rara de encontrar.

