



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

Facultad de Ciencias

**“ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD HERPETOFAUNÍSTICA EN LOS
REMANENTES DE SELVA Y ACAHUAL
DEL CERRO DEL BORREGO EN MONTEPIO, VERACRUZ”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

WENDY LILIANA MACHUCA BARBOSA



Director de Tesis: Dr. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno
Machuca
Barbosa
Wendy Liliana
57 58 10 97
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
096189074
2. Datos del tutor
Dr
Víctor Hugo
Reynoso
Rosales
3. Datos del sinodal 1
Dr
Eduardo
Morales Guillaumin
4. Datos del sinodal 2
M en C
Irene
Sánchez Gallén
5. Datos del sinodal 3
M en C
José Juan
Flores Martínez
6. Datos del sinodal 4
Ecol
José Nicolás
Urbina Cardona
7. Datos de la tesis.
Análisis de la comunidad herpetofaunística en los remanentes de selva y acahual del
Cerro del Borrego en Montepío, Veracruz.
98 p.
2007

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que me dio la oportunidad de formar parte de su gran comunidad científica, dándome una visión más extensa y clara sobre la problemática que concierne a la biodiversidad de mi país; además de crearme una conciencia social ante los acontecimientos que han afectado a la institución y permitirme desenvolverme en muchas actividades culturales y deportivas dentro de ésta.

A mi director de tesis, el Dr. Víctor Hugo Reynoso, que me permitió adentrarme en el conocimiento de las comunidades tropicales y colaborar en la generación de información sobre una zona de gran riqueza nacional.

A mis sinodales: Dr. Eduardo Morales Guillaumin, M. en C. Irene Sánchez Gallén, M. en C. José Juan Flores Martínez y Ecól. Nicolás Urbina Cardona, por sus apreciables comentarios y aportaciones a mi escrito, consolidando y enriqueciendo más su contenido.

A mis compañeros de campo: Oscar Salvatore, Ana Lilia Mena, Marcela Villar, Omar Hernández, Henry Carmona, Jorge Brambila, Jonathan León, Sergio Reynaud y Adriana Machuca, por la disposición y el esfuerzo que mostraron durante los muestreos, además de su grata amistad a lo largo del proyecto y la carrera.

A todos aquellos involucrados de alguna manera con el tema del estudio y me ayudaron a resolver las dudas formadas en torno al análisis de los datos obtenidos: Dr. Héctor Arita, Dr. Jaime Zúñiga, M. en C. Víctor Hugo Serrano, M. en C. José Juan Flores, Ecól. Nicolás Urbina; además de los que colaboraron en la determinación de las especies que habitan la zona de estudio: Adriana González y Marco Antonio Luna.

Al personal del Instituto de Biología: Andrés Nájera, Miguel Vilchis, Rocío González y Julio César Montero, y también a Eduardo Nava, por brindarme su ayuda en la obtención de información y material didáctico para la realización de este trabajo; así como a la jefatura de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” por proporcionarme la carta topográfica digital de la región a escala 1:50,000 del INEGI (2004).

A los pobladores de Montepío por su amabilidad durante mi estancia en el campo y su información sobre la zona de estudio, ayudando así a enriquecer dicha investigación, principalmente agradezco a Elisa Madero, Don Eduardo, Doña Reyna y Don Lino.

Especialmente agradezco y dedico este trabajo a mis padres Josefina y Jesús, a mis hermanos Adri, Chuy y Héctor, a mi Ángel y a aquellas personas que incondicionalmente han estado conmigo a lo largo de este proceso y me han aportado valiosas ideas para seguir adelante en el cumplimiento de mis metas profesionales y personales.

Finalmente doy gracias al Programa de Becas para Trabajos de Estudios de Licenciatura (PROBETEL) por haber aceptado el proyecto y otorgado el apoyo a través de la DGEE de la UNAM. Dicho proyecto fue financiado por PAPIIT, DGAPA, UNAM, convenio IN 222506.

*“El fracaso de la cosecha se debe a una falta de agua y lluvia;
porque antes de hacer la milpa dejaron algunos árboles
que pueden rápidamente convertirse en bosque y guardar el agua,
pero ahora no lo hacen. Todos los bosques se han cortado.
No hay sombra y la tierra está seca.
Ahora hay tanta tala que no hay agua ni bosques, sólo hambre.”*

Ucan Ek (descendiente maya)

*“... los animales no son, de ninguna manera, criaturas inferiores;
entienden la magia y están poseídos de gran conocimiento,
y pueden ayudar a que llueva. En primavera,
el canto de los pájaros, el arrullar de la paloma,
el croar de la rana, el chirriar de los grillos,
todos los sonidos que hacen los habitantes de la foresta,
son para los indígenas ruegos por lluvia a las deidades.”*

Pensamiento Tarahumara

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. MARCO TEÓRICO	5
2.1. Problemática actual de la biodiversidad en México	5
2.2. Fragmentación del paisaje	5
2.2.1. Efecto de borde	7
2.2.2. Efectos de la matriz en paisajes fragmentados	8
2.2.3. Consecuencias de la fragmentación del hábitat en la biodiversidad	9
2.3. Especies de interés para estrategias de conservación	10
2.4. Estudio de comunidades de anfibios y reptiles	10
2.4.1. Diversidad Alfa (α), Beta (β) y Gama (γ)	11
2.4.2. Evaluación de la diversidad de una comunidad	12
2.4.3. Estudios previos con comunidades herpetofaunísticas	12
3. VISUALIZACIÓN DEL PROYECTO	14
3.1. Justificación	14
3.2. Objetivos	14
3.3. Hipótesis	15
4. ÁREA DE ESTUDIO	16
4.1. La región de Los Tuxtlas	16
4.1.1. Herpetofauna encontrada en la región de Los Tuxtlas	18
4.2. Fragmento Montepío	19
4.2.1. Características biológicas	20
4.2.2. Características históricas	22
4.2.3. Características socioeconómicas	23
4.3. Fragmento Estación	23
4.3.1. Características biológicas	24
4.3.2. Características históricas	25
4.3.3. Características socioeconómicas	26
5. MÉTODO	27
5.1. Análisis de datos	28
5.2. Diversidad Alfa	28
5.2.1. Modelos de distribución de abundancias	29
5.2.2. Análisis SHE (Riqueza-Diversidad-Equitatividad)	30
5.3. Diversidad Beta	31

5.4. Dinámica temporal	31
6. RESULTADOS	33
6.1. Diversidad taxonómica	33
6.2. Análisis de la herpetofauna	35
6.3 Análisis de los Anfibios	36
6.3.1. Índices de diversidad alfa	36
6.3.2. Índices de diversidad beta	42
6.4. Análisis de los Reptiles	43
6.4.1. Índices de diversidad alfa	43
6.4.2. Índices de diversidad beta	49
6.5. Variación temporal	50
6.5.1. Variación temporal en anfibios	50
6.5.1.1. Variación temporal en anfibios dominantes	52
6.5.2. Variación temporal en reptiles	54
6.5.2.1. Variación temporal en reptiles dominantes	56
6.6. Importancia de las especies encontradas	58
7. DISCUSIÓN	59
7.1. Variación espacial en la composición de comunidades	59
7.2. Análisis de diversidad alfa	64
7.3. Variación espacial en la estructura de comunidades	66
7.4. Variación espacial de la diversidad entre hábitat	70
7.5. Análisis de diversidad beta	70
7.6. Variación temporal en la estructura de las comunidades	71
7.7. Variación temporal en la estructura de especies dominantes	73
7.8. Importancia de la composición original de la selva	75
8. CONCLUSIONES	78
9. BIBLIOGRAFÍA	79
Apéndice 1. Lista de imágenes de anfibios y reptiles de muy baja abundancia	88
Apéndice 2. Imágenes de anfibios y reptiles de extremada abundancia	91
Apéndice 3. Historia natural de las especies únicas de anfibios	92
Apéndice 4. Historia natural de las especies únicas de reptiles	94
Apéndice 5. Historia natural de los anfibios y reptiles con alta dominancia	97
Apéndice 6. Datos de colecta de las especies determinadas en la CNAR	98

RESUMEN

Con el fin de conocer el estado actual y el impacto ecológico de la fragmentación en las selvas sobre la comunidad de anfibios y reptiles se compara un remanente aislado (Fragmento Montepío), ubicado en el Cerro del Borrego con una zona bien conservada (Fragmento Estación), que se ubica en la Zona Núcleo de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas. El presente trabajo analiza y compara la estructura y composición de las comunidades herpetofaunísticas encontradas en zonas de selva y acahual.

Se realizaron cinco salidas distribuidas durante un año, a partir de un esfuerzo de muestreo de 9 horas por transecto, en los que se registraron las especies observadas en selva y acahual. Cada zona se muestreó por 15 días, cubriendo un esfuerzo de captura de 270 horas hombre por zona y un esfuerzo total de 540 horas hombre en el estudio.

Se efectuaron estimaciones basadas en el estudio de comunidades para establecer la estructura y composición de anfibios y reptiles, a partir de la diversidad α y β . Se determinó la variación temporal en su estructura a través de la abundancia de los individuos registrados y las oscilaciones climáticas y se consideraron las características biológicas y ecológicas de las especies más vulnerables para priorizar su conservación.

En el Fragmento Montepío la riqueza de herpetofauna fue mayor en selva (25 sp.) que en el acahual (23 sp.), de manera similar al Fragmento Estación (29 sp. en selva y 23 sp. en acahual); sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las zonas. La distribución de abundancias en la comunidad se ajustó al modelo de series logarítmicas ($p > 0.05$), manteniendo comunidades con pocas especies muy dominantes y muchas con abundancia reducida (principalmente en la selva), demostrando baja equitatividad entre especies. El índice de Jaccard indicó una similitud de anfibios del 50% (igual que la complementariedad) entre selva y acahual; para reptiles la similitud fue de 67%, con una complementariedad de 33%, indicando menor recambio de especies entre las zonas, debido a que las especies del Fragmento Montepío comparten el mismo espacio geográfico y pueden transitar libremente de un tipo de vegetación a otro. En la dinámica temporal, la abundancia de crías y adultos generalmente incrementa entre agosto y noviembre, debido a que en general el periodo reproductivo se asocia con la época de lluvias.

El índice de Shannon y el de Berger-Parker mostraron para el Fragmento Montepío una menor diversidad herpetofaunística (1.576) y mayor dominancia (0.452) en la selva que el acahual (1.771 y 0.435 respectivamente). Esto se debe principalmente a la presencia de especies muy abundantes (*Craugastor rhodopsis* y *Anolis uniformis*) que dominan la zona, y muchas especies con pocos individuos, como las salamandras pletodóntidas y las serpientes colúbridas. Esto resulta en una diversidad media debido a que a pesar de la regeneración del acahual, la selva del fragmento de Montepío está relativamente alterada y muy aislada de la Zona Núcleo, posee un área limitada y no contiene cuerpos de agua permanentes.

Las especies raras o poco abundantes son primordiales para establecer futuras estrategias de conservación para la región de Los Tuxtlas en general, ya que su baja densidad, endemismo, baja vagilidad, vulnerabilidad hacia la pérdida del hábitat y distribución geográfica limitada, las coloca en alguna categoría de riesgo. En este caso, la salamandra *Pseudoeurycea orchimelas* y la lagartija *Lepidophyma pajapanense* son de importancia ecológica para zonas de selva conservada, y las serpientes *Coniophanes imperialis*, *Clelia scytalina*, *Radhinaea decorata*, *Oxyrhopus petola* y *Leptodeira septentrionalis*, para zonas en regeneración como el Acahual Montepío.

En síntesis, la preservación de los remanentes y zonas de amortiguamiento, aunada al conocimiento de la historia natural y las interacciones de las especies que los conforman, garantizarán el mejoramiento ecológico, socioeconómico y cultural de los trópicos mexicanos.

Palabras clave: Fragmentación, anfibios y reptiles, estructura, composición, especies prioritarias.

1. INTRODUCCIÓN

La gran diversidad de especies que alberga el territorio mexicano se debe a su ubicación geográfica, así como a su heterogeneidad espacial, entre otros factores. Las formaciones montañosas traen como consecuencia una alta diversidad de hábitat y con ello el establecimiento de muchas especies de flora y fauna de origen templado y tropical (Dirzo y García, 1992). Esta heterogeneidad en el paisaje ha permitido la coexistencia entre especies, ya que influye por completo en la distribución de los recursos y afecta a la densidad y composición de las especies que lo conforman, determinando con ello la estructura de la comunidad (Galicia y Zarco, 2002).

No obstante, en la actualidad, la disminución de la diversidad biológica es un problema grave propiciado principalmente por la pérdida del hábitat natural, dada por la sustitución de la vegetación original por campos de cultivo o ganadería, lo que a una escala regional se percibe como un paisaje fragmentado (Fahrig, 2003). Este proceso genera cambios abióticos y bióticos en los remanentes (parches resultantes), tal que la temperatura, la humedad del suelo y la relativa, los ciclos de agua y viento, los nutrientes, la estructura trófica, la riqueza, la abundancia, la composición y la distribución de las comunidades que los conforman se ven afectadas (Laurance et al., 2002; Gutiérrez-Lamus et al., 2004; Mendoza et al., 2005).

Los efectos de la fragmentación en la biodiversidad son altamente selectivos y dependen en buena medida del tamaño, forma y posición de los remanentes (Saunders et al., 1991). Con base en ellos se puede estimar el nivel de perturbación en que se encuentran los parches. Por ejemplo, en un remanente con tamaño reducido y mayor aislamiento, se espera un menor número de especies (Andrén, 1994; De Lima y Gascon, 1999).

Uno de los problemas más agudos en torno a la fragmentación es la defaunación, en particular de vertebrados de talla intermedia a grande, lo que parece tener efectos sobre importantes procesos ecológicos, como la interacción herbívoro-planta, y que tienen el potencial de reducir la estructura y diversidad de la vegetación (Dirzo y Miranda, 1991). Así, una de las mejores estrategias para incrementar las poblaciones de fauna silvestre es el mejoramiento de la cantidad y calidad del hábitat (Owen, 1977).

La Sierra de Los Tuxtlas, ubicada al sur de Veracruz, es una región de alta diversidad muy importante para México, ya que presenta varios ecosistemas del trópico húmedo como la selva alta perennifolia (SAP). Dicha región se conformó como Reserva de la Biósfera en

1998 para su protección, conservación, restauración y desarrollo (Diario Oficial de la Federación, 1998), debido a que ha sufrido graves daños por las actividades humanas realizadas en las últimas décadas, dando lugar a la apertura de campos agrícolas y pastizales inducidos en más de un 90% de su territorio original (Dirzo y García, 1992; González-Soriano et al., 1997; Mendoza et al., 2005). Como consecuencia se manifiesta una baja en la biodiversidad existente, reduciendo su dispersión e inmigración, permitiendo invasiones por especies exóticas y perdiendo con ello especies nativas (Mendoza et al., 2005).

Para evitar la continua reducción de hábitat naturales y la extinción de especies, se requiere promover urgentemente distintas estrategias de conservación a partir del conocimiento de la estructura, composición, historias de vida e interacciones de las comunidades que sustentan cada ecosistema. El estudio de la diversidad local (alfa) y recambio de especies (beta), permite entender los cambios a lo largo de gradientes ambientales al comparar la riqueza de especies y la abundancia de individuos entre diferentes tipos de hábitat con el mismo esfuerzo de muestreo, y ayuda en cierta manera a medir y monitorear los efectos de las actividades humanas sobre la biodiversidad (Moreno y Halffter, 2001).

Se realizó el estudio de comunidades a partir del conocimiento de los anfibios y los reptiles, ya que son organismos ecológicamente esenciales en la dinámica y regulación de las selvas tropicales y otros ecosistemas. Forman parte de distintos niveles tróficos como depredadores y presas (Cloudsley-Thompson, 1999), ocupan diferentes nichos ecológicos y hábitos diurnos y nocturnos (Smith y Smith, 1998). Además, son especies particularmente sensibles ante las perturbaciones de su hábitat natural, como los cambios en la estructura vegetal, en las interacciones ecológicas y en las condiciones distintas de temperatura, humedad y viento, que alteran la calidad del hábitat de manera significativa (Crump, 2003). Dichos cambios obligan a las especies a responder fuertemente ante efectos de borde por sus necesidades fisiológicas (Lehtinen et al., 2003), llegando a considerarse como especies indicadoras al reflejar la calidad del ambiente a través de su composición (Entwistle y Dunstone, 2000).

Lo que pretende el presente trabajo es determinar el grado de perturbación que existe en zonas de selva conservada y de acahual, dentro de un fragmento aislado de vegetación relictual ubicado en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, el Cerro del Borrego (denominado como Fragmento Montepío), a partir de las comunidades de anfibios y reptiles. El

conocimiento de su estructura (abundancia y distribución de especies en espacio-tiempo) y su composición (especies que lo habitan) permitirá comparar los resultados con un fragmento de la Zona Núcleo (definido como Fragmento Estación), el cual se considera como el más conservado de la región (Hernández-Ordóñez, 2005; Salvatore, 2006).

Es difícil definir especies bioindicadoras para la región, ya que los efectos de fragmentación alteran a las especies de manera positiva o negativa; solo a partir de un monitoreo continuo, se podría establecer el patrón de fluctuación en el tamaño poblacional a lo largo del tiempo y la capacidad de recuperación de las especies ante el disturbio, para identificar especies indicadoras que sirvan al determinar el estado del bosque (Urbina y Londoño, 2003). Identificar especies con tales características, además de su importancia biológica, ecológica y socioeconómica, ayudará a promover estrategias de conservación y aprovechamiento sustentable de la herpetofauna regional, pues su alta diversidad y endemismo son de gran importancia taxonómica y zoogeográfica en México (Pérez-Higareda et al., 1987; Santos-Barrera et al., 2004).

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Problemática actual de la biodiversidad en México

Durante las últimas décadas, los sistemas ecológicos han sido destruidos masivamente en todo el mundo. Esto ha producido efectos negativos a la biodiversidad, como la consecuente pérdida de la variación genética, la extinción de especies y la alteración de los hábitat naturales (Hassan et al., 2005). Basta el ejemplo de los bosques tropicales que, a pesar de poseer la mayor diversidad, sufren un alto índice de deforestación, con una velocidad estimada entre 160 000 y 200 000 km² por año (Ortega, 2001), lo que se traduce en un 1.1% de pérdida de hábitat anual en los trópicos (Ceballos, 1993; Guevara et al., 2004).

En el caso de México, se considera mundialmente como uno de los cinco países con mayor diversidad de especies, albergando cerca del 60% de toda la biota (Ceballos, 1993; CONABIO, 2006). En particular, el grupo de los anfibios y reptiles cubre una vasta riqueza (Flores-Villela, 1991; 1993), alcanzando hasta 1164 especies: 360 de anfibios y 804 de reptiles (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004), de las cuáles aproximadamente el 22% se encuentra próximo a la extinción (Ceballos, 1993; Santos-Barrera et al., 2004).

La transformación de las selvas tropicales mexicanas por la actividad humana (como la ganadería extensiva, agricultura, extracción ilegal de madera, flora y fauna, cacería furtiva, construcción de caminos, industria y turismo), ha ido incrementándose en las últimas décadas, provocando la modificación, deterioro y desaparición de los ecosistemas terrestres que representan la mayor parte de esta diversidad (Guevara et al., 2004). Actualmente se ha ido eliminando del 60 al 80% de su extensión original que anteriormente abarcaba el 12% de la superficie nacional, creando la fragmentación y aislamiento de los remanentes selváticos, los cuales en la actualidad ocupan menos del 1% de nuestro territorio (Rzedowski, 1983).

2.2. Fragmentación del paisaje

Uno de los problemas actuales que conllevan a la declinación de la diversidad es la fragmentación del paisaje. En este proceso una gran extensión de vegetación nativa es transformada en un número de parches más pequeños con área total más reducida, aislados unos de otros por una matriz de hábitat diferente del original (como potreros o tierras agrícolas) y generalmente hostil (Andrén, 1994; Fahrig, 2003).

La fragmentación del hábitat altera dramáticamente tanto las dinámicas del ecosistema como las variables microclimáticas como luz, humedad y viento cerca de los bordes, alterando la distribución de plantas y animales (De Lima y Gascón, 1999). La influencia de estos cambios físicos y ecológicos depende del tamaño, forma y ubicación de los remanentes (parches de vegetación nativa alrededor de los cuales toda la vegetación original ha sido removida) (Saunders et al., 1991), además de su grado de aislamiento (que determina el nivel de perturbación en que se encuentran) y la severidad de los cambios en la composición de sus comunidades (Andrén, 1994; De Lima y Gascón, 1999).

Haciendo referencia a la Sierra de Los Tuxtlas en Veracruz, su paisaje ha sufrido dos serias transformaciones durante las últimas décadas (Figura 1): las primeras se debieron a la apertura de campos agrícolas, formándose así un conjunto de selva-acahual-cultivo. Las segundas se dieron al convertir los campos agrícolas en potreros, dando lugar a la desaparición de los acahuales y produciendo un mosaico actual de selva-potreros (Guevara, et al., 1997). Se estima que ha habido una pérdida mayor al 90% del área original, quedando en la actualidad un 8.7% de la selva en forma de archipiélagos (Dirzo y García, 1992; González-Soriano et al., 1997; Guevara et al., 2004; Mendoza et al., 2005).

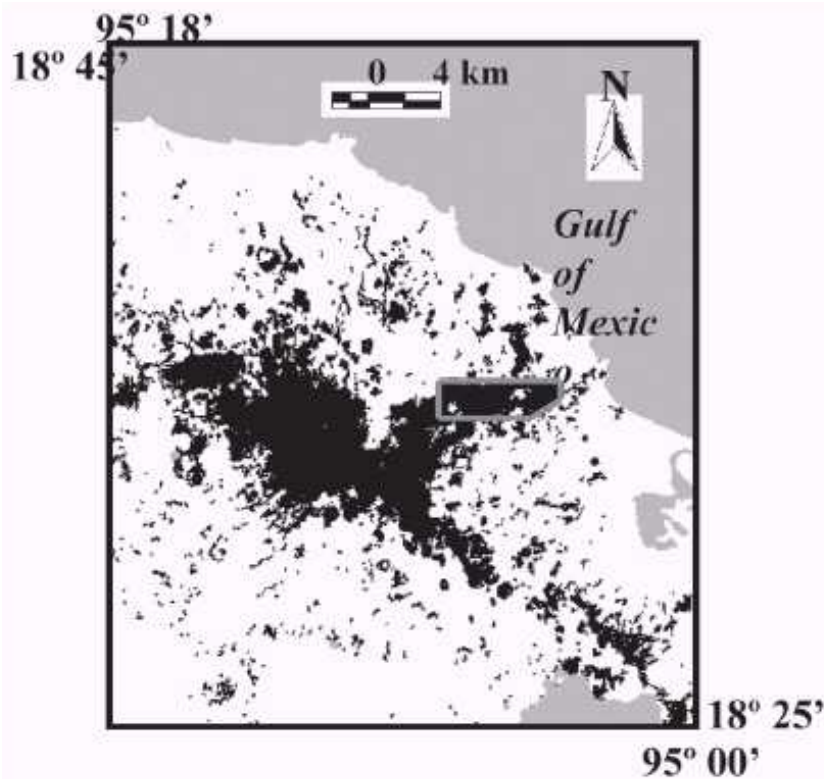


FIGURA 1. El intenso uso de la tierra y la dramática alteración de los ecosistemas naturales (zonas claras) ha dejado sólo algunos remanentes aislados (zonas oscuras) de lo que fue un continuo de selva tropical húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz. Tomado de Mendoza et al (2005).

En particular, la alteración de este ecosistema ha provocado la reducción, aislamiento y desaparición de los reductos selváticos, dando como resultado la desaparición local de muchas especies. Sin embargo, los diferentes efectos del proceso de fragmentación sobre el hábitat, afectan a la biodiversidad de manera distinta, lo que ha llevado a conclusiones contradictorias (Fahrig, 2003).

2.2.1. Efecto de borde

Una característica que resalta en los paisajes fragmentados es el incremento en la proporción del borde en los remanentes de vegetación original (Fahrig, 2003). Los efectos de borde son el resultado de la interacción entre dos ecosistemas adyacentes, que son separados por una zona de transición (borde), generando cambios bióticos y abióticos que surgen como consecuencia de la unión de características ambientales distintas entre hábitat (Murcia, 1995; Schlaepfer y Gavin, 2001). Existen tres tipos de efectos de borde: 1) efectos abióticos (cambios ambientales); 2) efectos biológicos directos (cambios en abundancia y distribución de especies por las condiciones abióticas cercanas al borde y determinadas por sus tolerancias fisiológicas) y 3) efectos biológicos indirectos (cambio en interacciones entre especies como depredación, parasitismo, competencia, herbivoría y dispersión de semillas) (Murcia, 1995).

Los efectos abióticos cerca del borde incluyen cambios en la humedad, temperatura, viento, vapor de agua y radiación solar, e influyen a las especies que habitan los fragmentos, modificando la distribución y abundancia de sus individuos (Laurance et al., 2002; Lehtinen et al., 2003; Urbina-Cardona et al., 2006).

Las especies responden a ciertos componentes de los efectos de borde en función de sus requerimientos biológicos particulares (Schlaepfer y Gavin, 2001). En este sentido, el efecto de borde en algunas áreas fragmentadas puede traer consecuencias positivas sobre la diversidad, ya que generan condiciones microclimáticas, productividad de suelos y etapas sucesionales diferentes (Law y Dickman, 1998). Estas condiciones son importantes para algunas especies que utilizan los bordes como refugios y permiten reducir el riesgo de depredación, y en otras aumenta su tasa de crecimiento poblacional o alimentación. Estas ventajas pueden considerarse en ciertas áreas con hábitat heterogéneos, aunque no todas las especies responden de la misma manera, ya que muchas son muy sensibles ante los

cambios climáticos creados por la alteración de su medio ambiente y tienden a perecer o a reducir su densidad poblacional de manera drástica. Uno de los más graves efectos de borde es el rápido incremento en los índices de mortalidad y daño de árboles, debido a los cambios abruptos en la luz, temperatura o humedad y excediendo su tolerancia fisiológica (Laurance et al., 2002).

La magnitud de los efectos bióticos como abióticos depende de la evolución del borde de un paisaje fragmentado (tiempo de regeneración), donde se identifican tres fases: 1) aislamiento inicial (<1 año), donde las condiciones ambientales cambian abruptamente y penetran en el remanente, permitiendo la declinación de especies muy sensibles y fluctuaciones grandes en la abundancia de otras; 2) cobertura del borde (1-5 años) donde prolifera la vegetación secundaria y los gradientes microclimáticos se tornan más complejos, desaparecen especies del fragmento y otras hiperabundan; 3) postcobertura (>5 años) donde los cambios relacionados al borde se estabilizan, incrementando el número de especies pioneras de vida corta (Laurance et al., 2002).

En general, los efectos de borde son importantes en las dinámicas de los fragmentos, ya que alteran los gradientes físicos como el microclima y la distribución de especies (Murcia, 1995).

2.2.2. Efectos de la matriz en paisajes fragmentados

La matriz consiste en un hábitat que es diferente del ecosistema original (potrero, tierras agrícolas o bosque en regeneración) que presenta una gran extensión en el paisaje y es importante en la evolución de la dinámica entre fragmentos (influyendo sobre su conectividad y funcionamiento). La matriz puede actuar como filtro selectivo (no como barrera absoluta) para las especies que se mueven a través del paisaje (Gascón et al., 1999), dependiendo del tipo de vegetación que la componga. En el caso de una matriz con vegetación secundaria (e.g. acahual), habrá un mayor movimiento de la fauna por su similitud estructural con la selva primaria, mientras que un pastizal impide mucho más su movimiento al presentar mayor temperatura y menos humedad, refugios y recursos alimenticios disponibles. Mientras más se acerque la estructura y microclima de la matriz a las condiciones originales de la vegetación nativa, es más probable que las especies sensibles a la fragmentación puedan usarla (Laurance et al., 2002).

El hábitat de la matriz circundante además influencia a los efectos de borde y a la ecología del fragmento. Por ejemplo, los fragmentos rodeados por vegetación secundaria de 5-10 m de alto, sufren menor alteración microclimática y menos mortalidad de árboles que un fragmento similar que colinda con hábitat perturbados por pastizales para ganado. Algunos hábitat de matriz pueden ser más adecuados para la fauna selvática que otros ya que puede ser una fuente de frutas, flores y otros recursos que ayudan a mantener poblaciones fragmentadas como ciertas aves, ranas y hormigas. De manera contraria, las especies que están asociadas a la matriz pueden invadir los remanentes de selva, alterando la composición de especies de algunos grupos taxonómicos (Laurance et al., 2002).

2.2.3. Consecuencias de la fragmentación del hábitat en la biodiversidad

La fragmentación del hábitat ha producido grandes efectos negativos a la biodiversidad, provocando la pérdida de muchas especies nativas, restricción del tamaño poblacional, reducción de dispersión e inmigración, además de posibles invasiones por especies exóticas (Turner, 1996). Generalmente la presencia de ciertas especies en un hábitat fragmentado se relaciona con el requerimiento de área de los individuos, los límites del ámbito hogareño y los patrones de movimiento de los individuos (Andrén, 1994). En este tipo de paisajes fragmentados, sólo ciertas especies (principalmente las de alto desplazamiento) pueden proveerse de recursos alimenticios y de resguardo necesarios para su mantenimiento, mientras que las especies de menor vagilidad (capacidad de los individuos para moverse entre hábitat aislados) tienden a ser mucho más vulnerables a los cambios en el paisaje, tales como alteraciones climáticas, barreras geográficas o una mayor depredación (Guevara et al., 1997).

Existen especies que pueden vivir en parches de un solo tipo de hábitat, mientras que otras utilizan diferentes hábitat que les proveen recursos más diversos a lo largo de su ciclo de vida (Guevara et al., 1997). La presencia de especies generalistas (aquellas que pueden moverse en distintos hábitat a buscar variadas fuentes de alimento, refugio o zonas de reproducción) en los remanentes de selva, puede afectar a aquellas especies nativas de la selva original, provocando cambios en las interacciones intraespecíficas como mayor competencia por el recurso o territorio, o también una mayor presión de depredación (Andrén, 1994; Guevara et al., 1997). Por ello, la capacidad que poseen las especies para usar los hábitat heterogéneos es importante para determinar su vulnerabilidad,

especialmente en ambientes modificados por el humano, donde sólo algunos hábitat son conservados y otros se pierden (Law y Dickman, 1998).

2.3. Especies de interés para estrategias de conservación

Detectar la presencia de ciertas especies en una región es importante, ya que en función de su conocimiento, se podrán plantear proyectos y acciones que se dirijan hacia la conservación de la zona. Existen características que son de especial interés para considerar a una especie prioritaria para su protección y conservación: la distribución restringida, baja plasticidad en el uso del hábitat y baja abundancia relativa (Ubeda y Grigera, 2003), además de baja tasa reproductiva, baja densidad poblacional, pequeños intervalos geográficos, endemismo e incluirse en un estatus de riesgo (Jones et al., 2003).

Para definir el estatus de una especie en calidad de su conservación ecológica existen varios términos, por ejemplo, el concepto de especie indicadora es una herramienta para apoyar un plan de conservación en ciertos hábitat, ya que dichas especies reflejan la calidad y los cambios ocurridos en el ambiente tan bien como los aspectos de su composición a lo largo del tiempo, al ser especies sensibles a la fragmentación de su hábitat, la contaminación (Entwistle y Dunstone, 2000) u otras presiones que degradan y repercuten en la estructura y funcionamiento de las comunidades con las que interactúa (Crump, 2003; Favila, 2004).

El distinguir adecuadamente especies con tales características, a partir de su importancia biológica, ecológica y socioeconómica, ayudará a promover estrategias que induzcan la conservación y el aprovechamiento sustentable de la biota en la región (Favila, 2004).

2.4. Estudio de comunidades de anfibios y reptiles

Los anfibios y reptiles son organismos importantes dentro de las selvas tropicales, ya que juegan papeles ecológicos fundamentales en la dinámica de estos ecosistemas (Russell et al., 2002); sus comunidades son amplias y diversas, representadas por organismos de hábitos diurnos y nocturnos que ocupan diversos nichos ecológicos (Cloudsley-Thompson, 1999). Su baja demanda de energía por ser poiquilotermos (animales que regulan su temperatura corporal a través de la temperatura ambiental), les facilita la colonización de áreas con bajos recursos alimenticios y a explotar otros recursos y hábitat (Smith y Smith,

1998). Forman parte de diferentes niveles tróficos (herbívoros, frugívoros, insectívoros y carnívoros), coexistiendo simultáneamente como predadores y presas (Cloudsley-Thompson, 1999). Colaboran en el reciclaje de nutrientes al ser utilizados sus cadáveres para la reproducción de ciertos escarabajos (Favila y Díaz, 1997), y en el transporte de nutrientes de cuerpos de agua a los ecosistemas terrestres (Vogt, 1997). Constituyen una gran parte de la biomasa entre los vertebrados (Russell et al., 2002), considerándose por ello fundamentales en los procesos de regulación de las selvas. Sin embargo, tienen la peculiaridad de ser muy sensibles ante las perturbaciones que sufren sus hábitat naturales por causas de origen antropogénico (Crump, 2003), porque habitan ambientes tanto acuáticos como terrestres (Alcalá et al., 2004), tienen alta permeabilidad por la piel, distintas formas de reproducción, requieren diferentes hábitat y comida y tienen menor vagilidad y alta filopatría (Pineda y Halfpeter, 2004).

Los rasgos propios de los anfibios y reptiles los hacen buenos bioindicadores de la calidad del hábitat para la realización de estudios que intenten diagnosticar el grado de perturbación ecológica de ciertas áreas naturales importantes para el hombre (Urbina y Londoño, 2003). Así, el conocimiento de la historia natural de dichas especies, ayuda a proponer programas de conservación en una región de manera más óptima (Favila, 2004).

2.4.1. Diversidad Alfa (α), Beta (β) y Gamma (γ)

Una manera de estudiar a las comunidades de cierta región, se hace de acuerdo a la comparación entre los valores de diversidad. La diversidad α se refiere a la riqueza y abundancia de especies de un hábitat particular que es considerado homogéneo, la diversidad β como el grado de reemplazamiento de especies entre diferentes hábitat y la diversidad γ es la riqueza y abundancia de especies de un paisaje completo (Whittaker, 1972; Magurran, 2004). Estos tres componentes de diversidad fueron propuestos para estudiar los cambios a lo largo de gradientes ambientales continuos y su estudio puede ser útil para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas sobre la biodiversidad (Moreno y Halfpeter, 2001).

En la actualidad, el análisis de la diversidad de especies a escalas locales (diversidad α) es la diversidad más estudiada en ecología de comunidades; no obstante, la diversidad β se ha utilizado más en la aplicación de estrategias de conservación de la biodiversidad (Magurran, 2004). La diversidad β se considera como el enlace entre la diversidad local y la

regional, donde se logra reconocer el grado de cambio en la composición de especies entre diferentes localidades de un paisaje (Moreno, 2001; Magurran, 2004). Está determinada por factores como la heterogeneidad ambiental a lo largo de la región y la distancia entre las localidades estudiadas, mientras que la diversidad α es afectada por factores ambientales locales y las interacciones bióticas dentro de la comunidad (Arita y Rodríguez, 2001). La influencia de las diversidades α y β sobre la γ se puede considerar importante a nivel local y de paisaje para crear estrategias de conservación (Moreno y Halffter, 2001).

2.4.2. Evaluación de la diversidad de una comunidad

Aunque los patrones en la diversidad α son importantes, se necesita medir ambas diversidades (α y β) en el paisaje para entender el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad biológica (Andrén, 1994). Así, la evaluación de la diversidad de múltiples lugares, grupos o tiempos nos puede ayudar a resolver cuestiones sobre el mantenimiento de las especies que la componen (Andy y Andy, 2000).

En este aspecto, la riqueza de especies y la abundancia de individuos son los dos componentes principales para medir la diversidad ecológica a través de ciertos índices y estimadores gráficos (rarefacción, curvas de acumulación de especies, métodos paramétricos y no paramétricos, índices de similitud, de reemplazo de especies y de complementariedad) los cuáles son comparables entre diferentes tipos de hábitat, siempre y cuando se inviertan los mismos esfuerzos de muestreo. Sin embargo, los estudios de diversidad no pueden fusionar dichos componentes (riqueza y abundancia) para obtener un solo resultado sin perder información valiosa, ante lo cual se hace necesario el uso de análisis múltiples y complementarios (Buzas y Hayek, 1996; Moreno, 2001).

2.4.3. Estudios previos con comunidades herpetofaunísticas

Han existido infinidad de estudios previos de comunidades después de la fragmentación del hábitat (Saunders et al., 1991; Andrén, 1994; Murcia, 1995; Chazdon et al., 1998; Law y Dickman, 1998; Boulinier et al., 2001; Moreno y Halffter, 2001; Laurance et al., 2002; Fahrig, 2003; Favila, 2004; Guevara et al., 2004; Mendoza et al., 2005); particularmente con anfibios y reptiles (Lazcano-Barrero et al., 1986; Gibbs, 1998; Hager, 1998; Kolozsvary y Swihart, 1999; De Lima y Gascón, 1999; Gascón et al., 1999; Díaz et al., 2000; Mac Nally y Brown, 2001; Schlaepfer y Gavin, 2001; Crump, 2003; Lehtinen et al., 2003; Urbina y Londoño, 2003;

Gutiérrez-Lamus et al., 2004; Herrera et al., 2004; Pineda y Halffter, 2004; Beebee y Griffiths, 2005).

En la Reserva de Los Tuxtlas se han realizado trabajos sobre historias de vida de reptiles y anuros, autoecología y ecología de comunidades de anfibios y reptiles, utilizando sistemas de captura y recaptura como las trampas de barrera (Vogt et al., 1997); no obstante, son pocas las publicaciones que sintetizan la información alrededor de la historia natural o ambiental y de paisaje (González-Soriano et al., 1997; Guevara et al., 2004). Algunos investigadores han dado a conocer la importancia de la coexistencia entre comunidades bióticas en la región, las características ambientales que condicionan a las especies, así como su explotación humana en zonas rurales, para entender la función y equilibrio del ecosistema (Morales-Mávila y Villa-Cañedo, 1998; Hernández-Ordóñez, 2005; Cabrera-Guzmán, 2005; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; Salvatore, 2006; Urbina-Cardona et al., 2006).

El estudio de comunidades es una importante herramienta que permite conocer y entender las interacciones entre las especies y entre el medio que las rodea, y así lograr estrategias de conservación más certeras y adecuadas a las necesidades reales que requiera la biota de la zona (Moreno y Halffter, 2001).

3. VISUALIZACIÓN DEL PROYECTO

3.1. Justificación

La conservación de la diversidad biológica en las selvas tropicales es un problema global que incluye al sector científico, social, económico y político. Debido a que la fragmentación del hábitat continúa reduciendo las áreas naturales, acelera la extinción de especies y reduce significativamente la capacidad de auto recuperación del ecosistema, se necesita promover urgentemente diversas estrategias de conservación de la zona valorada, las cuales sólo podrán funcionar a partir del conocimiento de la estructura, composición, historias de vida e interacciones de las comunidades que la forman.

Este trabajo intenta determinar el efecto de la perturbación existente en un fragmento aislado dentro de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, el Fragmento Montepío, a partir del análisis de la estructura y composición de las comunidades de anfibios y reptiles que lo forman. Los resultados se comparan con un fragmento que forma parte de la Zona Núcleo de San Martín Tuxtla, y por ende está más conservado.

El Fragmento Montepío pudo haber sufrido cambios en la composición y diversidad de sus especies al reducir su área de vegetación original y quedar aislado de la fuente de especies. El aislamiento limita su densidad poblacional y altera su dispersión e inmigración, principalmente por el borde que separa la vegetación primaria de la matriz.

Este estudio permitirá determinar posteriormente a las especies indicadoras de la calidad del hábitat, a partir de su importancia biológica (historia natural) y ecológica (interacciones con el ambiente y otras especies), con la finalidad de plantear estrategias de conservación que sean funcionales para la zona.

3.2. Objetivos

General:

Analizar el cambio de la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles de un fragmento de selva alterada con una zona conservada en la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz.

Particulares:

- a) Determinar y comparar la estructura y composición de los anfibios y reptiles encontrados en los remanentes de selva y acahual del Fragmento Montepío y el Fragmento Estación de la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz.

- b) Caracterizar las variaciones temporales en la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en diferentes estadios de vida y su relación con las variables ambientales de temperatura y precipitación a lo largo del año en los fragmentos de Montepío y la Estación.

3.3. Hipótesis

- a) Se espera que la fauna de anfibios y reptiles cambie en composición y estructura en sitios donde la fragmentación del hábitat ha separado a las especies del continuo de selva, de manera que los fragmentos más pequeños (Fragmento Montepío) posean una menor riqueza de especies y bajos índices de diversidad, en comparación a los más grandes (Fragmento Estación).

- b) Al comparar diferentes tipos de vegetación se espera que en zonas perturbadas, como el acahual, se encuentren pocas especies muy abundantes que dominen el hábitat, siendo menos diversa; mientras que en zonas de selva se localicen más especies de escasa abundancia y, por lo tanto, su diversidad sea mayor.

- c) Se espera que la distribución y abundancia de los estadios de las comunidades de anfibios y reptiles, se diferenciarán en función de las variaciones temporales de temperatura y precipitación a lo largo del año. Durante la época de lluvias incrementará el número de individuos (adultos y crías principalmente), mientras que en la época de secas decrecerá en todos los sitios (los juveniles en menor grado), existiendo una relación positiva entre las variables ambientales y las abundancias de anfibios y reptiles en el tiempo.

4. ÁREA DE ESTUDIO

4.1. La región de Los Tuxtlas

La Sierra de Los Tuxtlas es una de las regiones de selva húmeda y biodiversidad más importantes de México. Se ubica al sur de Veracruz (Figura 2) dentro de la planicie costera, sobre los $18^{\circ} 05'$ y $18^{\circ} 45'$ de latitud norte y $94^{\circ} 35'$ y $95^{\circ} 30'$ de longitud oeste (Guevara et al., 2004).

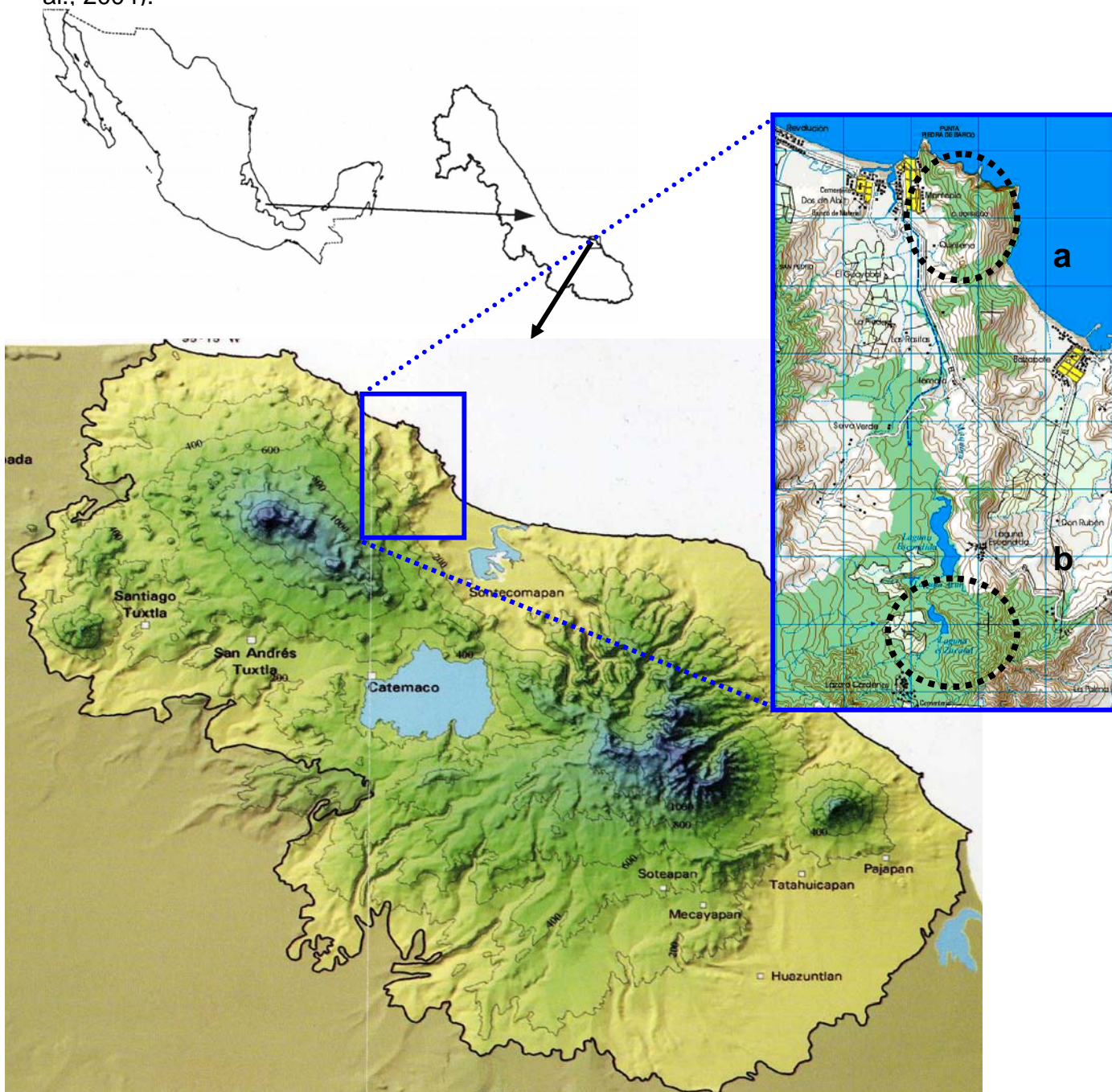


FIGURA 2. Ubicación de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz dentro del territorio mexicano, donde se muestran los Fragmentos Montepío (a) y Estación (b). Tomado del mapa topográfico a escala 1:5,000 de Guevara et al (2004) y la carta topográfica del INEGI (2004) a escala 1:50,000.

Dicha región abarca un área aproximada de 80 km de largo (dirección noroeste-sureste) y 50 km en su parte más ancha, comprendiendo una amplia extensión de tierras bajas cálidas de 329,941 hectáreas y alcanza una altitud de hasta 1680 m.s.n.m. en los volcanes de San Martín Tuxtla y Santa Martha, los cuales se encuentran aislados por planicies costeras, lo que provoca variantes ecológicas que afectan a las especies de la región (Guevara et al., 2004).

En cuanto a la temperatura se delimitan tres zonas: 1) cálida, con temperaturas anuales promedio superiores a 26 °C, al suroeste; 2) cálida, con una temperatura media anual entre 24 y 26 °C a menos de 200 m al noreste, y 3) templada, con temperaturas anuales promedio menores a 18 °C, en la parte alta de la Sierra, entre los 1600 y 1700 m.s.n.m. En general, la temperatura más alta del año (36 °C) se presenta en mayo y la más baja (<16 °C) en enero (Soto y Gama, 1997). La región es altamente húmeda, alcanza precipitaciones anuales de 3000 a 4500 mm, debido a la influencia de los vientos provenientes del norte que promueven la precipitación de noviembre a febrero y los vientos del noreste, generados el resto del año (CONABIO, 1998; Guevara et al., 2004).

La heterogeneidad en el clima y la orografía, además de la presencia de la costa, ríos y lagunas, ha producido diferentes tipos de vegetación, propiciando un mayor endemismo de flora tropical y una gran diversidad de hábitat (Ibarra-Manríquez et al., 1997): selva alta perennifolia (desde tierras bajas hasta los 700 m.s.n.m., bajo climas cálido-húmedos); bosques de pino-encino y caducifolios (altitudes mayores de los 600 m) y selva baja perennifolia (1550-1700 m, en climas semicálidos). Otros tipos de vegetación también presentes en Los Tuxtlas son: selva mediana perennifolia, bosque mesófilo de montaña, zonas inundables de sabana, pastizal (inducido y cultivado), selva baja perennifolia inundable, manglar, popal, tular y dunas costeras (Pérez-Higareda et al., 1987; Castillo-Campos y Laborde, 2004).

La región de Los Tuxtlas ha sufrido una grave fragmentación por el cambio de uso de suelo hacia campos agrícolas y asentamientos humanos, desde tiempos prehispánicos (1,400 a.C.), la colonización española e introducción de ganado en el s. XVI y la transformación económica y productiva desde el s. XIX hasta nuestros días. El resultado de tal fragmentación ha dejado una composición del paisaje completamente distinta (Cuadro 1), cambiando la extensión de su vegetación original de 250,000 ha entre 1930-1940, a solo 55,463 ha en la actualidad (Guevara et al., 2004).

CUADRO 1. Composición del paisaje de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas a partir del uso de suelo actual en la región. (Tomado de Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Uso de suelo	Superficie (ha)
Selva Alta Perennifolia	11,013
Acahuales de selva	17,071
Potreros	160,507
Cultivos	81,571
Poblados	4,441
Otros tipos de vegetación original	44,450
Cuerpos de agua	8,411
Territorio Total de la Reserva	329,941

Actualmente es una región protegida, decretada como Reserva de la Biósfera (Diario Oficial de la Federación, 1998), representada por varios ecosistemas del trópico húmedo de México (Castillo-Campos y Laborde, 2004), donde se apoya el planteamiento de estrategias de conservación efectivas, a través del conocimiento de los sistemas biológicos que albergan estos ecosistemas (Laborde, 2004b).

4.1.1. Herpetofauna encontrada en la región de Los Tuxtlas

La gran variedad de tipos de vegetación en la región de Los Tuxtlas, trajo como consecuencia, una amplia diversidad de especies de origen tropical, templado y endémico, por lo que es uno de los sitios neotropicales de selva mejor estudiados en cuanto a fauna se refiere (Dirzo y García, 1992). En general, las especies animales muestran una mayor influencia sudamericana, aunque también existe influencia de fauna neártica hacia tierras bajas. Específicamente, la fauna de anfibios y reptiles de la región de Los Tuxtlas está representada en su mayoría por géneros neotropicales y, debido a su diversidad de especies y formas endémicas, adquiere gran importancia tanto taxonómica como zoogeográfica (Pérez-Higareda et al., 1987; Santos-Barrera et al., 2004).

La herpetofauna de la región tuxtense empezó a estudiarse a principios del siglo XX y desde ese entonces han surgido trabajos relacionados con listados, historia natural y distribución de las poblaciones (Smith y Taylor, 1948; 1950; Ramírez-Bautista, 1977; Pérez-Higareda et al., 1987; Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997). Los más recientes estudios que se han realizado para el conocimiento de la diversidad herpetofaunística de la región de Los Tuxtlas reportan 162 especies (45 de anfibios y 117 de reptiles, de las cuales 4 anfibios y 11 reptiles son de origen endémico), lo cual la hace una de las zonas más ricas

(Santos-Barrera et al., 2004), albergando el 14.8% de anfibios y 16.5% de reptiles del total de la herpetofauna en México (Vogt et al., 1997; Guevara et al., 2004).

4.2. Fragmento Montepío

Se encuentra ubicado en el Cerro del Borrego, entre los 18° 37' 53" y 18° 38' 56" de latitud norte y los 95° 04' 52.5" y 95° 05' 47.5" en la longitud oeste, en el municipio de San Andrés Tuxtla, a 6.37 kilómetros al norte de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, UNAM. Tiene un área aproximada de 105 hectáreas, con una altura mínima de 63 m y la máxima no alcanza los 300 m.s.n.m. (Salvatore, 2006). Su orografía es sinuosa, siendo las partes norte y este las más escarpadas (> 40°), mientras que hacia el oeste y sur la pendiente varía entre 0 y 15 grados de inclinación. El clima que presenta es cálido-húmedo (Am(f)), con precipitaciones anuales de hasta 4,500 mm, por la influencia de los vientos alisios y los nortes generados. La temperatura media anual está entre 24 y 26 °C (Soto y Gama, 1997; Guevara et al., 2004).

El Fragmento Montepío está delimitado por el Golfo de México al norte y este, el río Máquina al oeste, el asentamiento humano de Montepío al noroeste y las zonas de potrero al suroeste. La peculiaridad de esta zona es que se encuentra aislada desde hace mucho tiempo de la Zona Núcleo de la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz (Figura 3) debido a las perturbaciones que ha sufrido la región en el s. XX (principalmente entre los años 60's a 80's) hasta nuestros días, con el cambio de uso de suelo hacia la agricultura, la ganadería y los asentamientos humanos (Laborde, 2004a). Otras actividades que afectan son la cacería, la tala ilegal y el turismo, las cuáles en los últimos años se han restringido por las autoridades ecológicas de la Reserva. En el Fragmento Montepío no se presentan cuerpos de agua permanentes, sólo en época de lluvias se llegan a formar arroyos que riegan algunas partes importantes de selvas y acahuales; sin embargo, sus caudales sólo duran un periodo restringido (Salvatore, 2006).

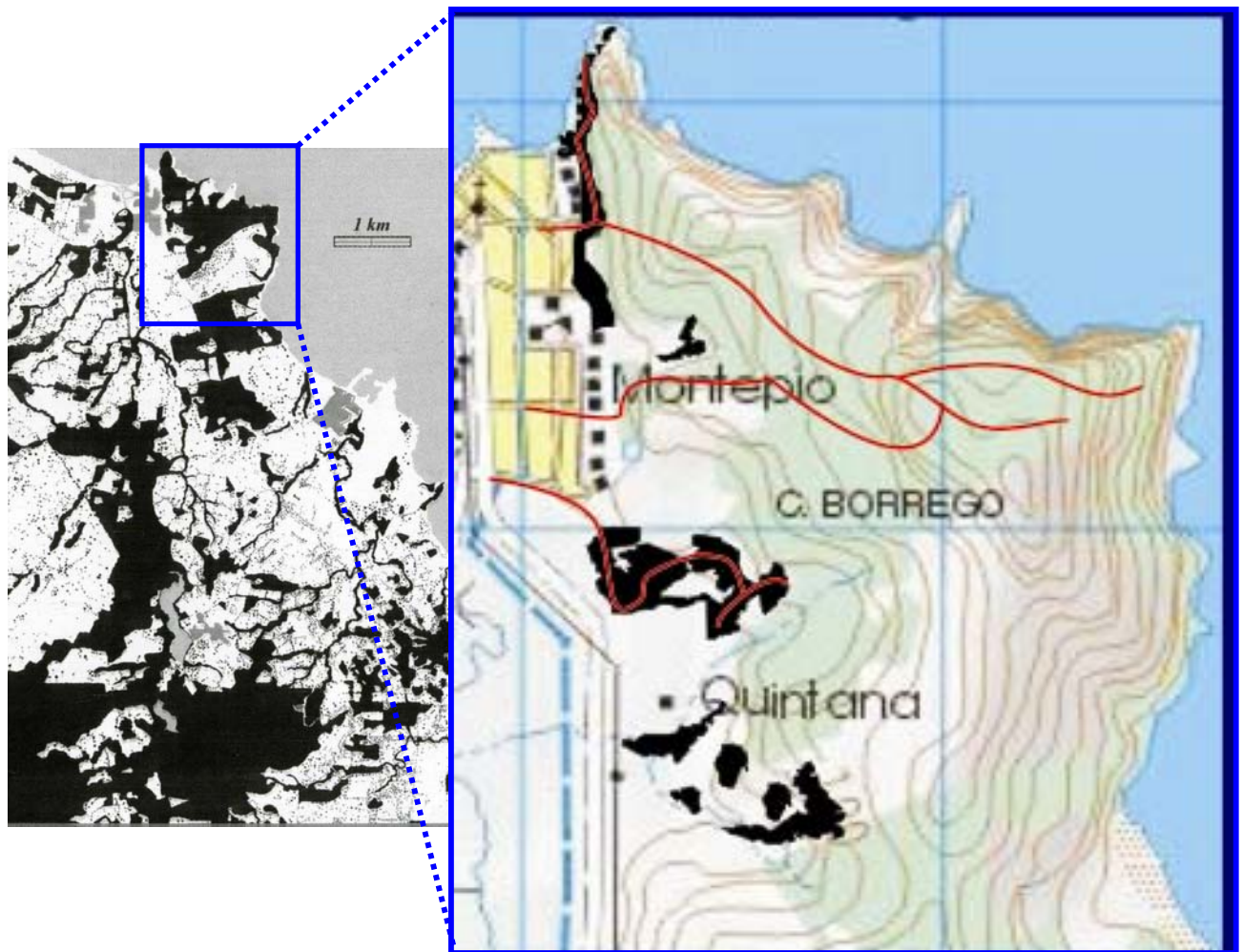


FIGURA 3. Remanente aislado en el Cerro del Borrego, (Fragmento Montepío), donde se pueden observar los parches de selva (en color verde) y acahual (en color negro). Las líneas rojas representan los transectos recorridos dentro de las zonas. Tomado de fotografías aéreas (1991) a escala 1:75,000 de Guevara et al (1998) y de la carta topográfica del INEGI (2004) a escala 1:50,000.

4.2.1. Características biológicas:

Selva Montepío: Las áreas de selva en las tierras bajas son pequeñas, dispersas y notoriamente perturbadas, generalmente rodeadas por una matriz de potreros y zonas agrícolas (Castillo-Campos y Laborde, 2004). La vegetación más conservada se localiza en las partes más altas del cerro y en las laderas con pendientes abruptas (Mendoza et al., 2005), infiriendo que la vegetación nativa corresponde a una Selva Alta Perennifolia (SAP), que en la región se extiende desde el nivel del mar hasta los 700 m.s.n.m. (Guevara et al., 2004).

No existen estudios florísticos de dicha localidad; por lo que se deduce que las especies vegetales de selva encontradas, son similares a las descritas en la Estación de Biología Tropical, las cuáles ocupan distintos sitios en la estructura vertical, con la presencia de bejucos, palmas, epífitas, herbáceas, árboles y arbustos (Ibarra-Manríquez et al., 1997). Además existen ciertas especies introducidas como el bambú, platanares y otros cultivos.

Aunque tampoco existen trabajos previos en el conocimiento completo de la fauna en el Fragmento Montepío, se sabe que la riqueza y diversidad en la región de Los Tuxtlas es grande, en particular el grupo de los vertebrados terrestres, con 851 especies (32% del total en México) (Guevara et al., 2004). Algunos pobladores de Montepío reportan registros históricos en la zona de ciertas especies como los mamíferos: tepezcuintles (*Agouti paca*), armadillos (*Dasypus novemcinctus*), zorrillos (*Mephitis macroura*, *Conepatus semistriatus*), tlacuaches (*Chironectes minimus*, *Didelphis marsupialis*), cuatro ojillos (*Phillander opossum*), martas (*Potos flavus*), ardillas (*Sciurus aureogaster* y *S. deppei*), monos aulladores (*Alouatta palliata*), mapaches (*Procyon lotor*), tejones (*Nasua narica*), onzas (*Herpailurus yagouondi*), seretes (*Dasyprocta mexicana*), coyotes (*Canis latrans*), jabalís (*Pecari tajacu*), puerco espines (*Coendou mexicanus*), osos hormigueros (*Tamandua mexicana*) y murciélagos (*Artibeus jamaicensis*, *Glossophaga soricina*, *Vampyroides major*, *Desmodus rotundus*) (Coates-Estrada y Estrada, 1986). Entre las aves: tucanes (*Ramphastos sulfuratus*), pericos (*Amazona autumnalis*, *A. oratrix*, *Aratinga astec*), bolseros (*Icterus prothemelas*, *I. spurius*, *I. chrysater*, *I. galbula*), sanjuaneras (*Psaracoliis montezuma*, *P. wagleri*), cardenales (*Saltator atriceps*, *S. maximus*, *Passerina ciris*), tecolotes (*Laphostrix cristata*), gavilanes (*Leptodon cayanensis*, *Harpagus bidentatus*, *Accipiter bicolor*), halcones (*Falco ruficularis*, *Micrastur ruficollis*), águilas (*Harpyhaliaetus solitarius*, *Spizaetus melanoleucus*, *S. ornatus*, *S. tyrannus*), zopilotes (*Catarthes aura*, *Sarcoramphus papa*), chachalacas (*Ortalis vetula*) y aves migratorias (como *Oporornis formosus*) (Estrada y Coates-Estrada, 1995; González-Soriano et al., 1997). Sin embargo, no se han reportado datos científicos de tales avistamientos exclusivos para selva o acahual en la zona de Montepío.

Acahual Montepío: La zona de acahual está conformada por manchones de vegetación secundaria abandonados o en periodo de descanso de diferente desarrollo sucesional (en su mayoría especies de crecimiento rápido) (Guevara et al., 1997). Fue originada por la perturbación de la selva desde hace unos 35 años (Salvatore, 2006). Dicha vegetación secundaria derivada de la SAP, comparte muchas especies con la selva y su composición

florística varía en función del tiempo de abandono, considerándosele como un acahual viejo con distintas formas de crecimiento: hierbas, trepadoras, arbustos y árboles (Guevara et al., 1997; Castillo-Campos y Laborde, 2004). Por ello, se infiere que en la zona se pueden encontrar especies de vegetación secundaria comparable a la descrita en el Acahual Estación.

La vegetación de acahual es muy variable y depende de la influencia de la vegetación circundante. Se distribuye en las partes más bajas del Cerro del Borrego (Salvatore, 2006), y es poco común debido a la ganaderización creciente (Guevara et al., 1997). Se encuentra inmersa en su mayoría en una matriz de pastizal, mientras algunas partes son adyacentes a la selva y en menor proporción a zonas de cultivo.

4.2.2. Características históricas: La colonia de Montepío se formó como consecuencia de la Revolución Mexicana, con la repartición de tierras como colonias militares asignadas por el Presidente Ávila Camacho a partir de 1940 a los oficiales de alto rango que habían sobrevivido a la guerra, o como pago a las viudas y familiares de aquellos que perecieron en ella. En ese entonces todo el lugar era un continuo de selva, hasta que en los 60's comenzaron las colonizaciones masivas y por ende un extenso desmonte para poder habitar la zona, aumentando el área total de las cosechas casi en un 60%. Se incorporó a la agricultura cerca de millón y medio de hectáreas de vegetación prístina, dejando en lo sucesivo solo algunos relictos de selva original (Lewis, 1961). La creación de cultivos y la producción extensiva de ganado en los 70's generaron una fuerte deforestación y deterioro del hábitat, modificando las zonas de selva a acahuales, potreros y campos agrícolas. Esto provocó en consecuencia una baja en la densidad de la biodiversidad existente (Guevara et al., 2004).

La continua preocupación de los pobladores de Montepío por la desaparición de sus recursos naturales hizo que integraran una sociedad cooperativa para conservar la biodiversidad local y así poder concientizar a la gente del pueblo y crear posteriores programas y actividades de ecoturismo, apoyadas por la dirección de la CONANP y PROFEPA para el manejo sustentable del lugar. Por ello, se buscaron estrategias para conservar los recursos que quedaban, logrando en 1998 la declaración del área del Cerro del Borrego como parte de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas (Diario Oficial de la Federación, 1998).

4.2.3. Características socioeconómicas: La población de Montepío consta de poco más de 200 habitantes, provenientes de 48 familias, donde la mayoría son personas adultas y ancianas oriundas del estado. La colonia de Montepío cuenta con 260 lotes urbanos, servicios de educación básica, servicios de salud, iglesias, vías de comunicación, redes de drenaje, luz eléctrica, fuentes de empleo y una buena extensión de recursos naturales disponibles. Las actividades básicas de la comunidad se ejercen en torno a la ganadería, agricultura, pesca, turismo o trabajos relacionados con el comercio en general (INEGI, 2000).

Debido a la transformación que ha sufrido la zona por el cambio de uso de suelo, principalmente a causa de la ganadería extensiva, se han dado colapsos ecológicos y socioeconómicos que hasta la fecha ha sido difícil de recuperar (Guevara et al., 2004).

4.3. Fragmento Estación

Dicho fragmento abarca dos zonas espacialmente cercanas, pero no inmediatas.

La Selva Estación se ubicó cerca de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la UNAM (lote 67), dentro de la Zona Núcleo de San Martín Tuxtla, en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Figura 4), con base en el trabajo de Hernández-Ordoñez (2005). Se localiza a 6.37 km al sur de Montepío, en la vertiente este del Volcán San Martín Tuxtla, entre los 95° 04' 21" y 95° 05' 8.8" de longitud oeste y entre los 18° 34' 31.5" y 18° 35' 23.6" de latitud norte (Salvatore, 2006). Tiene un terreno levemente inclinado (1-15 °), cuya altitud varía entre 60 y 350 m. Abarca un área de 1858 x 1227 m, alcanzando las 149.52 ha, limitada por la generación de potreros, zonas de cultivo y acahuals en varios ejidos colindantes. La temperatura media en esta zona llega a 24.3 °C y la precipitación promedio anual es de 4,725.2 mm (Soto y Gama, 1997; Hernández-Ordoñez, 2005).

El Acahual Estación se ubicó en el extremo colindante con el Ejido Lázaro Cárdenas, ubicado a 2 km al suroeste de la Estación Biológica, hacia la parte sur de la Laguna Zacatal, entre los 18° 34' 48.6" y 18° 35' 10.6" de latitud norte y entre los 95° 05' 27.4" y 95° 05' 51.4" de longitud oeste. Posee una altura aproximada de 180 a 209 m.s.n.m. y un área aproximada de 4 ha (Salvatore, 2006), con pendientes menores a los 15 ° de inclinación.

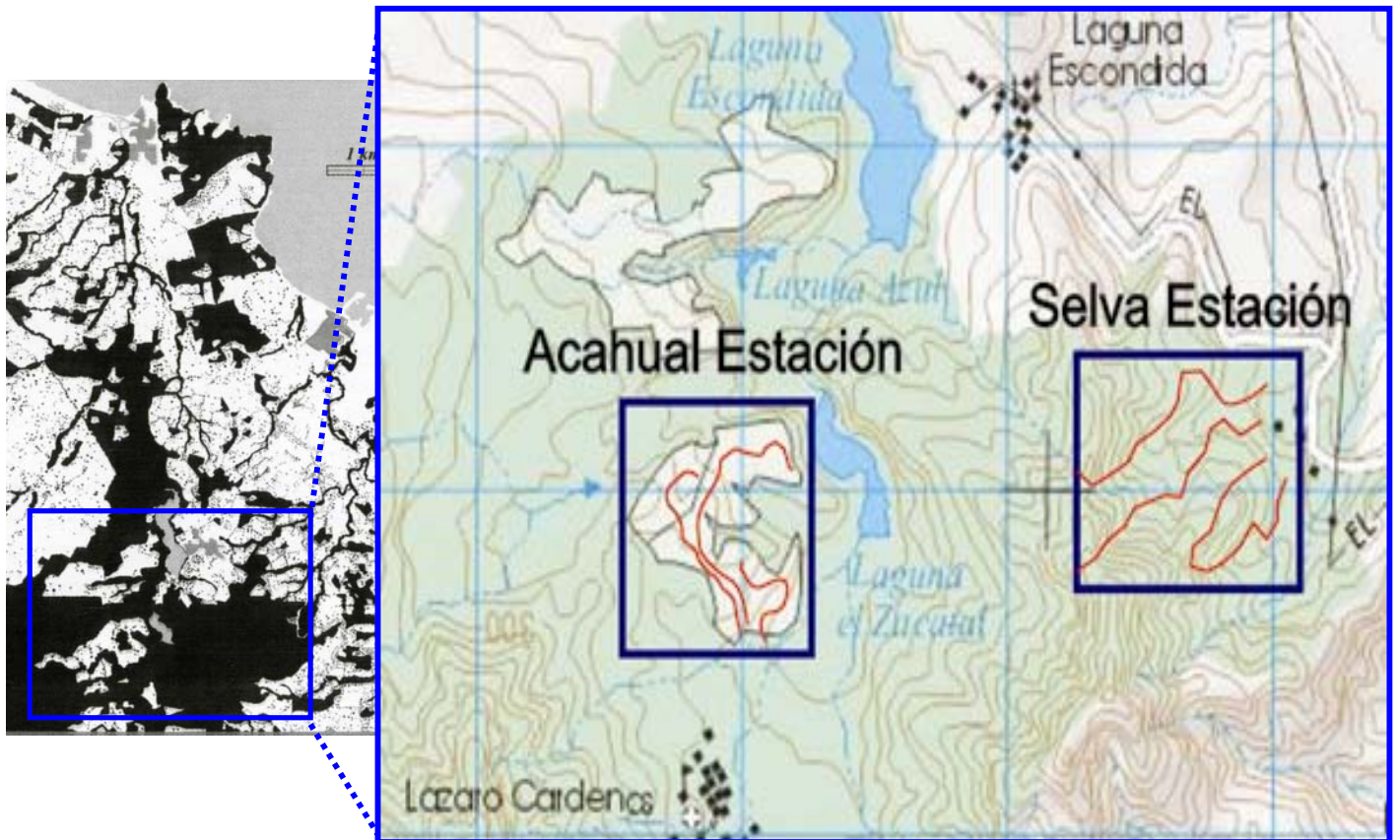


FIGURA 4. Ubicación de las zonas muestreadas dentro del Fragmento Estación: la Selva Estación, cercana a la Estación de Biología de la UNAM y el Acahual Estación, cercano al Ejido Lázaro Cárdenas. Las líneas rojas representan los transectos recorridos en las zonas. Tomado de fotografías aéreas (1991) a escala 1:75,000 en Guevara et al (1998) y la carta topográfica del INEGI (2004) a escala 1:50,000.

4.3.1. Características biológicas:

Selva Estación: La estructura vegetal es muy compleja, conteniendo árboles de diferentes tamaños, lianas, trepadoras, herbáceas, epífitas, palmas, arbustos y árboles estranguladores (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995; Guevara et al., 2004). La vegetación original es Selva Alta Perennifolia (SAP), por lo que en su composición destacan especies maduras de más de 30 m de altura: ceibas (*Ceiba pentandra*), amates (*Ficus yoconensis* y *F. tecolutensis*) y otras especies (*Nectandra ambigens*, *Mortoniendron guatemalense*, *Pterocarpus rohrii*, *Guarea grandifolia*, *Cordia megalantha*); árboles menores de 20 m como: *Bursera simaruba*, *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Guamia* spp. y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, además de palmas (*Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea pinnatifrons* y *C. alternans*), lianas y trepadoras (*Anthurium flexile*, *Aphelandra aurantiaca*, *Monstera acuminata*, *Syngonium podophyllum*, *Philodendron* spp.), helechos, epífitas (*Aechmea bracteata*,

Begonia glabra, *Columnea purpusii*) y herbáceas como las que pertenecen a las familias Acanthaceae, Araceae y Zingiberaceae (Ibarra-Manríquez, 1985; Ibarra-Manríquez et al., 1997). Los afluentes hidrológicos con que cuenta la zona son tres arroyos permanentes y la Laguna Escondida. En general se considera una zona de baja perturbación, siendo parte esencial de la Zona Núcleo de la Reserva (Hernández-Ordoñez, 2005).

Acahual Estación: La comunidad vegetal observada presenta especies de árboles pioneros de vida corta (<40 años) tales como: *Acacia cornigera*, *Bursera simaruba*, *Cordia alliodora*, *Ficus* spp., *Hampea nutricia*, *Heliocarpus* spp., *Rheedia edulis*, *Ochroma pyramidale*, *Trema micrantha* y *Urera caracasana*; herbáceas como *Calathea microcephala*, *Cyperus* spp., *Heliconia latisphata*, *Mimosa pudica*, *Panicum maximum* y *Rhynchosphora radicans*; y en algunos casos el crecimiento de algunos pastos como *Cynodon dactyliferum* (Ibarra-Manríquez et al., 1997; Castillo-Campos y Laborde, 2004). Se considera como acahual viejo o de monte alto (Guevara et al., 2004), ya que dicha zona tiene una edad sucesional de 25 a 30 años (Salvatore, 2006). Una de las grandes diferencias entre dicho acahual y el de Montepío es que la matriz en la que está inmerso es de selva alta perennifolia, ya que se encuentra dentro de la Zona Núcleo de la Reserva (Salvatore, 2006); además contiene cuerpos de agua extensos pero estacionales con los que colinda la Laguna Zacatal y el arroyo Lázaro Cárdenas (González-Soriano et al., 1997). Dicha zona está mínimamente perturbada por el libre tránsito de algunos pobladores, los cuales van a pescar caracoles a la Laguna en época de lluvias y pueden llegar a cazar algún otro animal o a sacar leña.

4.3.2. Características históricas: En el Fragmento Estación el cambio de uso de suelo se ha dado desde las civilizaciones prehispánicas (hace unos 1500 años) con la implementación de la agricultura y la introducción de ganado en el s. XVI y su expansión desde 1950 hasta las últimas tres décadas del s. XX (Dirzo y García, 1992; Guevara et al., 2004). En 1967, parte del área de la Estación de Biología Tropical de la UNAM, localizada en la vertiente este del Volcán San Martín, fue adquirida, comenzando a funcionar un año después como centro de investigación, enseñanza y difusión. Actualmente está dividida en varios lotes que abarcan 640 ha (Ibarra-Manríquez, 1985) donde se construyeron albergues e instalaciones para investigadores y estudiantes nacionales y extranjeros (González-Soriano et al., 1997). Fue hasta 1998 que se le incluyó dentro de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, conformada en ese año (Diario Oficial de la Federación, 1998).

No obstante, en los alrededores de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, los predios tienen de 1 a 40 años de haber sido clareados, destruyendo la selva original (Dirzo y García, 1992; Guevara et al., 1997). Cabe mencionar que su historia de transformación por actividades antropogénicas es menor y difiere del Fragmento Montepío, ya que no es un sitio accesible para el turismo. En cambio, la zona de Acahual Estación (cercana al Ejido Lázaro Cárdenas) tiene el mismo origen de reparto de las tierras y el mismo tiempo y forma de alteración de áreas prístinas hacia potreros y áreas agrícolas que en Montepío (Salvatore, 2006).

4.3.3. Características socioeconómicas: La base del desarrollo de la sociedad y la cultura en Los Tuxtlas, consistió principalmente de la producción de azúcar, algodón, tabaco, madera y las haciendas ganaderas (Dirzo y García, 1992; Guevara et al., 1997). En los alrededores se siguen realizando actividades del sector primario como la ganadería, agricultura y pesca. La urbanización en la zona ha sido mínima, reduciéndose a la construcción de la Estación de Biología Tropical en el kilómetro 29.5 de la carretera Catemaco-Sontecomapan, incluyendo los servicios de drenaje, luz eléctrica y vías de comunicación (Guevara et al., 2004).

A diferencia, la comunidad de Lázaro Cárdenas es muy pequeña, habitada por no más de 100 personas ubicadas en 20 lotes urbanos. Cuenta con una capilla, una escuela primaria y luz eléctrica, pero carece de vías de comunicación, comercios, servicios de salud y drenaje, por lo que sus habitantes cubren sus necesidades en el pueblo más cercano, La Palma. Las actividades básicas en que trabajan son la agricultura, ganadería y cría de animales de corral (INEGI, 2000).

5. MÉTODO

Para conocer el listado potencial de la herpetofauna existente en Los Tuxtlas, se realizó una revisión bibliográfica de las especies de anfibios y reptiles registradas (Pérez-Higareda et al., 1987; González-Soriano et al., 1997; Pérez-Higareda *com pers.* 2002). Durante la fase inicial de este proyecto se identificaron ejemplares de las especies que se encuentran más frecuentemente en la región, de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR), Instituto de Biología, UNAM, para familiarizarse con sus características principales.

En cada zona se realizaron cinco salidas durante los meses de marzo, junio, agosto, noviembre de 2002 y enero del 2003, registrando las especies de anfibios y reptiles observadas y la abundancia de cada especie. Cada zona fue muestreada tres veces en cada salida entre dos personas, usando transectos diferentes a lo largo de nueve horas (de 9:30 a 14 horas y de 18 a 22:30 horas, cubriendo los horarios que permiten contemplar los hábitos tanto diurnos como nocturnos de las especies); para un total de 15 muestreos equivalentes a un esfuerzo de captura de 270 horas/hombre por cada zona evaluada, y un esfuerzo total de 540 horas/hombre en el estudio. En dichas zonas se realizaron las observaciones y colectas de los organismos por captura directa o indirecta (Crump y Scott, 1994).

Los ejemplares que no se pudieron determinar directamente en el campo fueron colectados y trasladados en sacos de manta para su determinación taxonómica en la Estación, y fueron liberados en el lugar de captura inicial al otro día. Algunos ejemplares fueron sacrificados (ver Apéndice 6), se fijaron en formol buffer al 10% inyectado en diversas partes del cuerpo y se dejaron reposar de 24 a 48 horas entre algodones humedecidos con formol, para posteriormente ser lavados y ya fijados se conservaron en alcohol al 70% (Scrocchi y Kretzscmar, 1996). A cada ejemplar colectado se le agregó una etiqueta con los datos de colecta para finalmente introducirlos a la CNAR en el Instituto de Biología, UNAM.

Los cambios taxonómicos para ciertas especies se hicieron de acuerdo al trabajo de Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004). Recientes cambios nomenclaturales se consideraron a partir de los trabajos publicados por Parra-Olea et al (2004), Frost (2006) y Frost et al (2006a,b).

Para determinar si en la herpetofauna observada existen especies endémicas o con algún estatus de riesgo, se consultó el listado de especies en riesgo según la NOM-059-ECOL-2001 (Norma Oficial Mexicana, 2002) y la lista roja de la IUCN (IUCN, 2006).

Para considerar si existen especies indicadoras de la calidad del medio ambiente y especies de interés ecológico y socioeconómico, se obtuvo información básica sobre la historia natural de las especies de baja abundancia con 1 a 10 individuos o que se encuentran solo en una o dos zonas y especies dominantes de las zonas. La presencia de dichas especies puede determinar ciertas características ecológicas en las zonas donde se localizaron, pudiendo definir con ello el grado de perturbación que han sufrido por los efectos de la fragmentación del hábitat original. En este sentido, se recopilaron los datos biológicos disponibles de distribución, hábitos, hábitat, dieta, modo reproductivo y categoría de riesgo (Apéndices 1 a 4) en los Fragmentos de Montepío y la Estación.

5.1. Análisis de datos

Para establecer la estructura y composición de anfibios y reptiles se realizaron diferentes estimaciones basadas en el estudio de comunidades, a través de los índices de diversidad α y β de las especies encontradas tanto en el Fragmento Montepío como en el Fragmento Estación.

Se definió el número de las especies únicas, compartidas y totales entre los dos fragmentos y entre los tipos de vegetación (Acahual y Selva) de cada zona. Para saber si la abundancia de la herpetofauna es igual entre los sitios, se aplicó un ANOVA no paramétrica de Kruskal-Wallis (Mendenhall et al., 1994; Weimer, 1999), con la hipótesis de que no existen diferencias significativas en la composición de los anfibios y reptiles entre áreas de Acahual y Selva.

5.2. Diversidad Alfa

Para comparar la riqueza de especies encontradas en las zonas se utilizó el análisis de rarefacción basado en muestreos y con rescalamiento al número de individuos a partir de la función Mao Tao mediante el programa EstimateS 7.0 (Colwell, 2004). Este método compara diferentes conjuntos a un esfuerzo de muestreo específico y tomando un número de individuos estandarizado para todas las muestras, con el fin de proporcionar el número de especies que se pueden encontrar en una zona específica. Cuando dos comunidades o más difieren en la riqueza de especies observada, las diferencias entre las zonas serán significativas si los intervalos de confianza del 95% no se traslapan (Colwell et al., 2004); de lo contrario, los sitios se consideran iguales.

Se realizaron curvas de acumulación de especies, graficando el número total de las especies nuevas observadas en función del esfuerzo de muestreo (Colwell et al., 2004) a partir de estimadores no paramétricos, que calculan la riqueza esperada de cada localidad (Colwell y Coddington, 1994) y el número de especies raras (encontradas en sólo uno y dos muestreos) en el conjunto (Gotelli y Colwell, 2001). Un estimador recomendado es Chao 2 que por estar basado en datos de incidencias para especies únicas y duplicadas es insensible al tamaño de muestra (Chazdon et al., 1998) y asume homogeneidad entre muestras. Provee estimaciones más reales en caso de submuestreo, aun cuando la rareza de las especies es un factor que causa anomalías al estimador por falta de datos (Magurran, 2004).

A partir de dicho análisis, se calculó el índice de totalidad (*completeness*), el cual supone que a partir de las especies estimadas por Chao 2 (riqueza máxima = 100%), se puede inferir el porcentaje de muestreo alcanzado en el estudio a partir de las especies observadas. Si éste es mayor o igual a 80%, se considera que la mayoría de las especies que existen ya fue vista en la zona y por ende no se requiere de mayor esfuerzo de muestreo (Soberón y Llorente, 1993).

5.2.1. Modelos de distribución de abundancias

Para evaluar la distribución en las abundancias de especies en las zonas, se realizaron modelos de abundancia de especies usando el programa Bio-Diversity Pro (MacAleece, 1997). Estos modelos determinan la distribución y equitatividad al ajustarse los datos observados a los esperados. Mientras que los modelos biológicos (como el de vara quebrada) se basan en que el nicho espacial de una comunidad ecológica se divide uniformemente entre las especies que viven en él, los modelos estadísticos (como el de series logarítmicas) explican las abundancias relativas de especies en un conjunto.

El modelo de series logarítmicas es el más fácil de ajustar y el más simple de aplicar; sin embargo, como predice que el conjunto de especies más grande será aquel representado por un solo individuo, la estimación de la riqueza específica no es de tipo asintótica (Magurran, 2004) y la distribución de las especies tendrá un límite (Colwell y Coddington, 1994). Al predecir un número pequeño de especies abundantes y una gran proporción de especies de baja abundancia, el modelo de series logarítmicas se torna aplicable. La relación entre el número de especies y el número de individuos de dichas especies se define

a través de la prueba de bondad de ajuste Chi-cuadrada, que evalúa la relación entre las frecuencias de especies observadas y esperadas en cada clase de abundancia (Magurran, 2004).

Otro método para representar la distribución de las abundancias de especies es la curva de dominancia/diversidad obtenida usando Bio-Diversity Pro (MacAleece, 1997). Esta curva destaca las diferencias en la equitatividad entre conjuntos, contrasta la riqueza de especies e ilustra los cambios durante un impacto ambiental. Las pendientes más elevadas de la gráfica significan conjuntos con alta dominancia, tal como debe encontrarse en una distribución de series logarítmicas; mientras que las pendientes poco pronunciadas implican una alta equitatividad, consistente con modelos log normal o de vara quebrada (Magurran, 2004).

5.2.2. Análisis SHE (Riqueza-Diversidad-Equitatividad)

Para evaluar la diversidad con base en la abundancia proporcional de las especies, se tomó como referencia el índice de diversidad de Shannon y el de dominancia de Berger-Parker del programa Bio-Diversity Pro (MacAleece, 1997). Es importante recalcar que ningún índice de diversidad describe exactamente la estructura de una comunidad en todas las situaciones, debido a que su interpretación biológica es difícil y la transformación logarítmica de los datos representa limitaciones matemáticas (Moreno, 2001). El índice de diversidad de Shannon (H') junta dos aspectos de diversidad: riqueza (S) y equitatividad (E), lo cual es una desventaja, ya que un incremento en el índice puede ser resultado de una variación en la riqueza, la equitatividad o ambas (Magurran, 2004). Un método novedoso que separa la contribución de la riqueza específica y la estructura de la comunidad en la diversidad alfa es el análisis SHE, que descompone dicho índice para obtener el número de especies y la equidad de la comunidad, de forma que $H' = \ln(S) + \ln(E)$ (Moreno, 2001). Con él es posible reconocer la distribución de las especies y sus patrones. En una distribución de series logarítmicas, se espera que al acumularse el número de individuos, la diversidad permanezca constante, mientras la riqueza sigue incrementando y la equitatividad decrezca por la proporción de especies de baja abundancia (Hayek y Buzas, 1997). Se aplicó el análisis SHE usando el programa Bio-Diversity Pro (MacAleece, 1997) para deducir la distribución fundamental de las especies de anfibios y reptiles de acuerdo a sus abundancias (Magurran, 2004). Este

análisis puede detectar y revelar nuevos patrones de biodiversidad y sus valores, al examinar y utilizar el número de especies y sus abundancias (Buzas y Hayek, 1996), ya que presenta un patrón lineal si las muestras son de la misma distribución estadística. Pero una variación en la inclinación, indica que hay un cambio estadístico en la estructura y/o en la composición de la comunidad (Osterman et al., 2002).

5.3. Diversidad Beta

A través del programa Bio-Diversity Pro (MacAleece, 1997), se realizaron dendogramas utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard con agrupamiento promedio para establecer el grado de similitud entre la composición de las comunidades entre las zonas de muestreo. Cuando el índice de similitud de Jaccard se acerca a cero significa que no hay especies compartidas entre ambos sitios y cuando es uno, la composición de especies en los dos sitios es la misma (Moreno, 2001). En el análisis de agrupamiento, los sitios más similares se unen primero, y la distancia entre los nodos del dendograma representa la diversidad beta (Magurran, 2004).

Se realizaron análisis de complementariedad para describir la diferencia entre sitios en términos de las especies que soportan (Magurran, 2004). El análisis de complementariedad distingue la composición de especies a diferentes escalas ecológicas (hábitat o paisaje) a lo largo de gradientes ambientales. Su valor es menor cuando los sitios son idénticos en composición de especies, y mayor cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas (Moreno, 2001). La complementariedad además favorece la selección de un conjunto de reservas que juntas preserven el máximo número de especies (Magurran, 2004).

5.4. Dinámica temporal

Para determinar la variación temporal en la estructura de la comunidad herpetofaunística, se tomaron los datos de abundancias registradas por estadio de vida de las especies y las oscilaciones climáticas promedio ocurridas a lo largo del año por la temperatura y la precipitación (registradas por la Estación Climática de Los Tuxtles). Para definir si los patrones de abundancia se presentan en toda la comunidad o sólo es el resultado de la dominancia de algunas de ellas, se graficaron las abundancias de las especies con mayor número de individuos registrados (3 anfibios y 4 reptiles) a lo largo de las cinco salidas. Posteriormente, con ayuda del programa Statistica 6.0 se aplicó el análisis de correlación de

Spearman ($-1 \geq R \leq 1$, no hay correlación si $R=0$), entre los datos de precipitación y temperatura promedio correspondientes a los días de muestreo, con la abundancia de especies por clase (anfibios y reptiles), por orden (caudados, anuros, saurios y serpientes) y por especies dominantes (e.g. *C. rhodopis*, *A. uniformis*). Para demostrar si realmente existe una relación significativa entre la variación ambiental y la distribución de abundancias de dichos grupos a lo largo del año, éste coeficiente no asume una distribución normal en los datos y mide que tan intensa es la asociación entre dos variables, ayudando a estimar un parámetro de la población (por medio del valor de $p \leq 0.05$) a partir de dos variables que están relacionadas entre sí pero no implican dependencia (Zar, 1996).

Finalmente, para poder plantear estrategias de manejo a largo plazo de ciertas especies locales prioritarias, se determinaron las especies de zonas perturbadas y no tan perturbadas del Fragmento Montepío a partir de la recopilación de resultados tanto espaciales como temporales y de las características más sobresalientes de las especies en términos biológicos y ecológicos como: su historia de vida, el rango de distribución geográfica, la densidad poblacional, el uso del hábitat, nivel trófico, especificidad de hábitat, conducta y tasa reproductiva, grado de dispersión y endemismo (Crump, 2003; Jones et al., 2003; Mendoza et al., 2005).

6. RESULTADOS

6.1. Diversidad taxonómica

Las 42 especies presentes en las cuatro zonas (Cuadro 2) están representadas en 15 familias y 28 géneros, con un total de 2307 individuos, de las cuáles sólo 8 de ellas son endémicas (4 anfibios y 4 reptiles), y 14 especies (8 anfibios y 6 reptiles) se encuentran en alguna categoría de riesgo según la NOM-059-ECOL-2001, mientras la IUCN cataloga dentro de la lista roja a todos los anfibios observados.

CUADRO 2. Listado y abundancia de anfibios y reptiles encontrados en las cuatro zonas de estudio. Abreviaturas: Zonas: AM = Acahual Montepío, SM = Selva Montepío, AE = Acahual Estación, SE = Selva Estación; Categoría de riesgo: Pr = especie sujeta a Protección especial (NOM-059-ECOL-2001); EN = en peligro, VU = vulnerable, NT = casi amenazada, LC = preocupación menor (IUCN, 2006); E = endémica.

ESPECIES	AM	SM	AE	SE	Total	Especies endémicas	Categoría de riesgo
AMPHIBIA							
CAUDATA							
PLETHODONTIDAE							
<i>Bolitoglossa alberchi</i>	2	4		8	14		Pr/LC
<i>Bolitoglossa platydactyla</i>				1	1	E	Pr/NT
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	2	2	1	4	9		Pr/LC
<i>Pseudoeurycea orchimelas</i>		1		1	2	E	Pr/EN
ANURA							
BUFONIDAE							
<i>Ollotis cavifrons</i>				1	1		Pr/EN
<i>Chaunus marinus</i>	2	2	4		8		LC
<i>Ollotis valliceps</i>	1		16	19	36		LC
HYLIDAE							
<i>Tlalocohyla picta</i>	1				1		LC
<i>Smilisca baudini</i>	12	9	51	18	90		LC
<i>Smilisca cyanosticta</i>	3	2		6	11		NT
BRACHYCEPHALIDAE							
<i>Craugastor alfredi</i>				1	1		VU
<i>C. berkenbuschi</i>				114	114	E	Pr/NT
<i>C. rhodopis</i>	190	361	69	180	800		VU
<i>C. vulcani</i>		1	1	6	8	E	EN

Cuadro 2 (continuación)

ESPECIES	AM	SM	AE	SE	Total	Especies endémicas	Categoría de riesgo
ANURA							
MICROHYLIDAE							
<i>Gastrophryne elegans</i>	1		1	1	3		Pr/LC
RANIDAE							
<i>Lithobates berlandieri</i>	2		13		15		Pr/LC
<i>Lithobates vaillanti</i>				1	1		LC
REPTILIA							
SQUAMATA							
“Sauria”							
CORYTOPHANIDAE							
<i>Basiliscus vittatus</i>	1			3	4		
<i>Corytophanes hernandezi</i>	15	16	15	4	50		Pr
PHRYNOSOMATIDAE							
<i>Sceloporus variabilis</i>	7	6	26	7	46		
POLYCHROTIDAE							
<i>Anolis barkeri</i>				6	6	E	Pr
<i>Anolis rodriguezi</i>				2	2		
<i>Anolis sericeus</i>	3	3	10	1	17		
<i>Anolis uniformis</i>	125	258	195	149	727		
SCINCIDAE							
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	2	6	8	2	18		
<i>Scincella cherriei</i>	33	68	20	17	138		
TEIIDAE							
<i>Ameiva undulata</i>	7	6	17	8	38		
XANTUSIIDAE							
<i>Lepydophyma pajapanense</i>				3	3	E	Pr
<i>Lepydophyma tuxtlae</i>	1	9	2	12	24	E	Pr

Cuadro 2 (continuación)

ESPECIES	AM	SM	AE	SE	Total	Especies endémicas	Categoría de riesgo
Serpentes							
COLUBRIDAE							
<i>Clelia scytalina</i>		1			1		
<i>Coniophanes fissidens</i>	5	1			6		
<i>Coniophanes imperialis</i>		1			1		
<i>Drymarchon melanurus</i>			1		1		
<i>Ficimia publia</i>			1		1		
<i>Imantodes cenchoa</i>	14	24	20	8	66		Pr
<i>Leptodeira septentrionalis</i>		1			1		
<i>Ninia sebae</i>		1		1	2		
<i>Oxyrhopus petola</i>			1		1		
<i>Rhadinaea decorata</i>	4	7			11		
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>			1		1		
ELAPIDAE							
<i>Micrurus limbatus</i>		1	1		2	E	Pr
VIPERIDAE							
<i>Bothrops asper</i>	4	8	2	11	25		

6.2. Análisis de la herpetofauna

De acuerdo a la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, no hubo diferencias significativas con respecto a la distribución de abundancias entre los Fragmentos Montepío y Estación ($H = 1.978$; $p = 0.58$).

Con respecto a la riqueza, el Fragmento Estación posee la mayor parte de las especies observadas, las cuáles se concentran principalmente en la zona de selva; mientras los dos acahuales (zonas con mayor perturbación) son menos ricas. La diversidad de la herpetofauna según el índice de Shannon y el de Berger-Parker, muestra una vez más que el Fragmento Estación es más diverso y posee menor dominancia, comparado al Fragmento Montepío (Cuadro 3).

CUADRO 3. Riqueza y abundancia de especies herpetofaunísticas entre zonas y su comparación con índices comunes de diversidad y dominancia. (Los números resaltados indican los valores más altos de riqueza, diversidad y dominancia).

Herpetofauna observada	Acahual Montepío	Selva Montepío	Acahual Estación	Selva Estación
Riqueza específica por zona	23	25	23	29
Número total de individuos por zona	437	799	476	595
Especies únicas por zona	1	3	4	8
Índice de diversidad: Shannon-Wiener	1.771	1.576	2.09	2.105
Índice de dominancia: Berger-Parker	0.435	0.452	0.41	0.303

La composición herpetofaunística está integrada por pocas especies que son muy abundantes y dominan las zonas, como es el caso de la rana *Craugastor rhodopsis* y la lagartija *Anolis uniformis*; mientras que en menor escala abundan también las lagartijas *Scincella cherriei*, *Corytophanes hernandezi*, la culebra nocturna *Imantodes cenchoa* y la rana *Smilisca baudini* (ver figuras 22 y 24). De manera contraria, existen muchas especies que se consideran raras por haberse observado pocos individuos (≤ 10) en todo el muestreo, como en el caso de los anfibios de la familia Plethodontidae (salamandras) y en reptiles de la familia Colubridae (culebras).

6.3. Análisis de los Anfibios

Se identificaron 6 familias de anfibios divididas en 11 géneros y 17 especies en las cuatro zonas de estudio, mostrándose un total de 1115 individuos. La riqueza específica de anfibios para cada sitio fue: 10 especies para Acahual Montepío, 8 para Selva Montepío, 8 para Acahual Estación y 14 especies para la Selva Estación. En general, de las 17 especies encontradas en total, el Fragmento Montepío posee 12 anfibios, mientras que el Fragmento Estación tiene 16 especies.

6.3.1. Índices de diversidad alfa. A un número estandarizado de 156 individuos (Figura 5), la Selva Montepío presentó menos especies y registró más individuos; en Acahual Montepío y Estación la riqueza fue mayor que la zona anterior, y en la Selva Estación el registro de los anfibios observados fue el más alto. El traslape entre los intervalos de confianza del 95%

obtenidos de la función Mao Tao, indica que no hay diferencias significativas entre la riqueza de la comunidad de anfibios para las cuatro zonas.

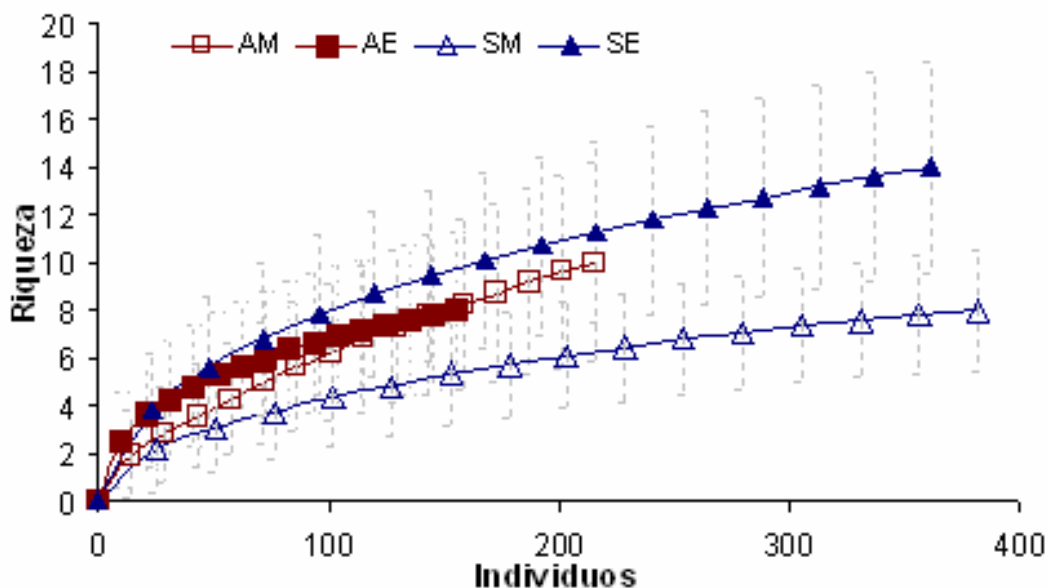


FIGURA 5. Curvas de rarefacción basadas en muestreos que, en función del número de individuos, determinan el número de especies de anfibios para cada zona: Acahual Montepío (AM=cuadros claros), Acahual Estación (AE=cuadros oscuros), Selva Montepío (SM=triángulos claros), Selva Estación (SE=triángulos oscuros).

Las curvas de acumulación de especies (Figura 6) de las zonas Acahual Montepío y Selva Estación muestran una lejanía a la asíntota, por lo cual se demuestra que los muestreos con anfibios no fueron completamente suficientes para encontrar todas las especies esperadas. El estimador Chao 2 determinó un 65% de especies encontradas en Acahual Montepío y un 72% en Selva Estación (Cuadro 4), mientras que para Acahual Estación se considera un 81% de anfibios encontrados y la Selva Montepío fue la zona mejor muestreada con 87% de especies encontradas, pues los datos observados no difieren mucho de la riqueza máxima estimada y las especies únicas tienden a disminuir mientras los muestreos se acumulan.

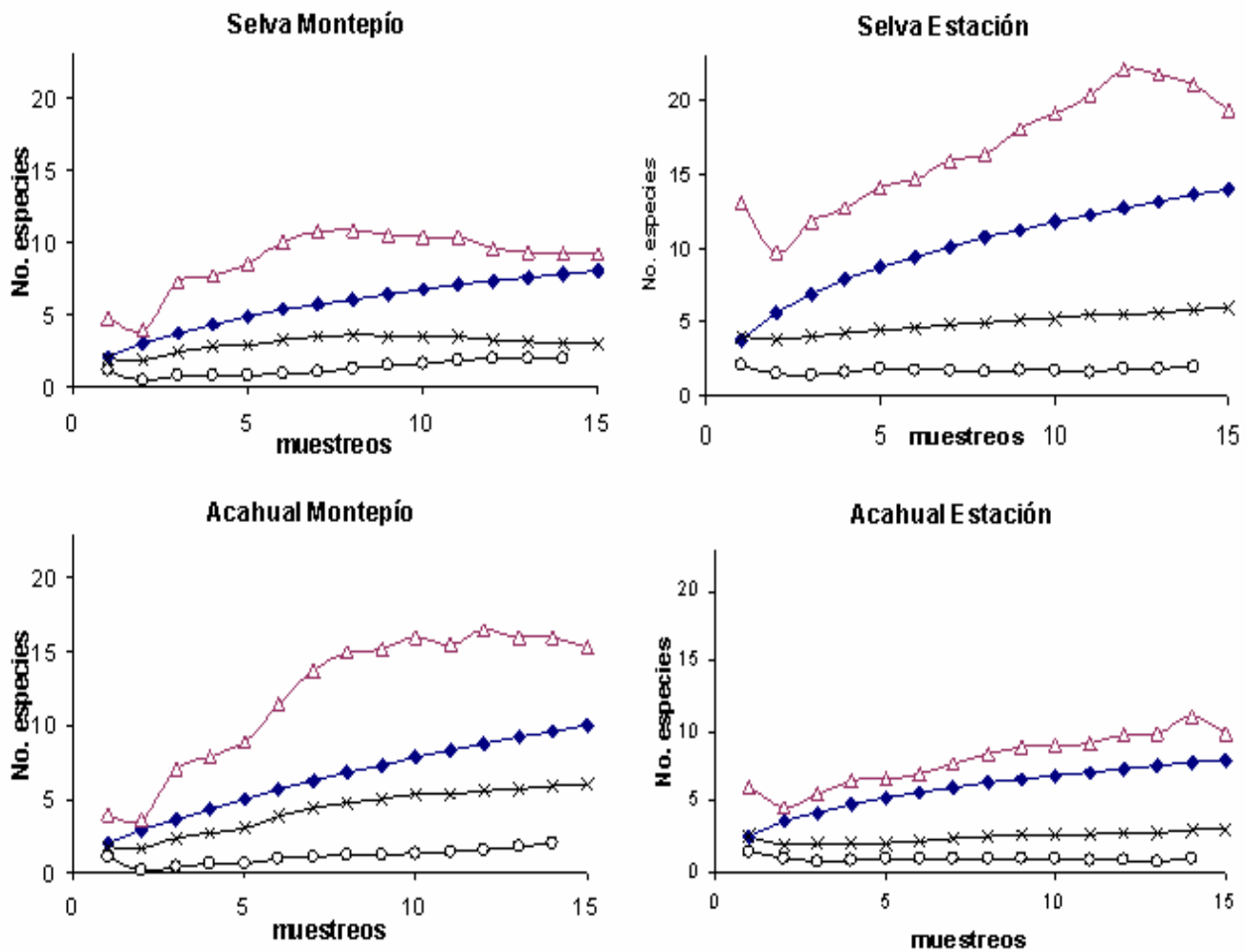


FIGURA 6. Curvas de acumulación de especies de anfibios para las cuatro zonas: especies observadas (rombos oscuros), estimador de riqueza Chao 2 (triángulos), especies únicas (cruces) y especies duplicadas (círculos).

CUADRO 4. Número total de especies de anfibios observados y esperados y porcentaje de muestreo alcanzado (índice de totalidad ó completeness) obtenidos a partir del estimador Chao 2 para las cuatro zonas: Acahual Montepío (AM), Acahual Estación (AE), Selva Montepío (SM) y Selva Estación (SE).

Especies de Anfibios	AM	SM	AE	SE
Observadas	10	8	8	14
Estimadas por Chao 2	15.33	9.17	9.88	19.33
Índice de totalidad (<i>completeness</i>)	65.23	87.24	80.97	72.43

Al analizar la distribución de abundancias en las cuatro zonas, el modelo de vara quebrada no se ajustó a la distribución de anfibios en ninguna de las zonas, lo que significa

que la comunidad de anfibios no se distribuye de manera equitativa espacialmente. En cambio, para el modelo de series logarítmicas (Figura 7), las abundancias observadas de las zonas de Selva y Acahual Estación se ajustaron a dicha distribución ($p > 0.05$), con respecto al modelo a partir de la prueba de bondad de ajuste Chi-cuadrada con 2 y 4 g.l. Esto indica que la comunidad de anfibios se distribuye de forma poco equitativa, encontrando pocas especies muy abundantes y la mayoría son poco comunes. En el caso particular de las zonas que conforman al Fragmento Montepío, el ajuste es mínimo entre dicho modelo y los datos observados, principalmente en la Selva Montepío, la cual no muestra especies de baja abundancia.

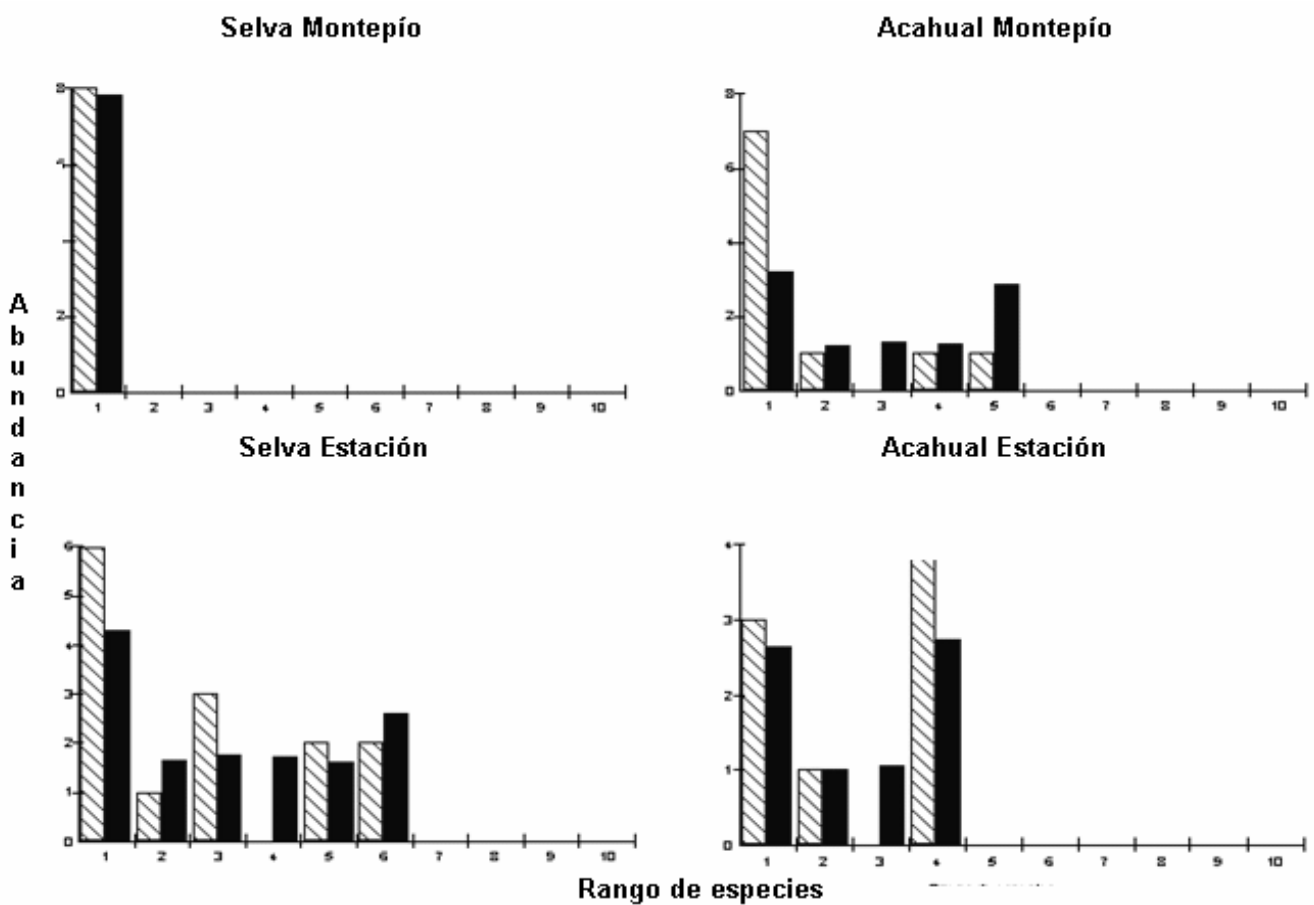


FIGURA 7. Modelo de abundancia de especies de tipo series logarítmicas para las zonas del Fragmento Montepío y Estación. Datos observados (barras rayadas), distribución esperada por el modelo series logarítmicas (barras oscuras).

La gráfica de abundancias por rangos transformados a logaritmo de la abundancia observada (Figura 8) muestra una mayor dominancia de anfibios en la Selva Montepío, siendo la zona menos diversa por su alta abundancia de especies dominantes

(principalmente por *C. rhodopis*). La zona Acahual Estación tiene menor dominancia y refleja más equitatividad en la abundancia de sus individuos. El Fragmento Montepío se ve dominado por ciertos anuros y la distribución de sus individuos es desigual. El Fragmento Estación muestra mayor equitatividad y menor dominancia de sus especies.

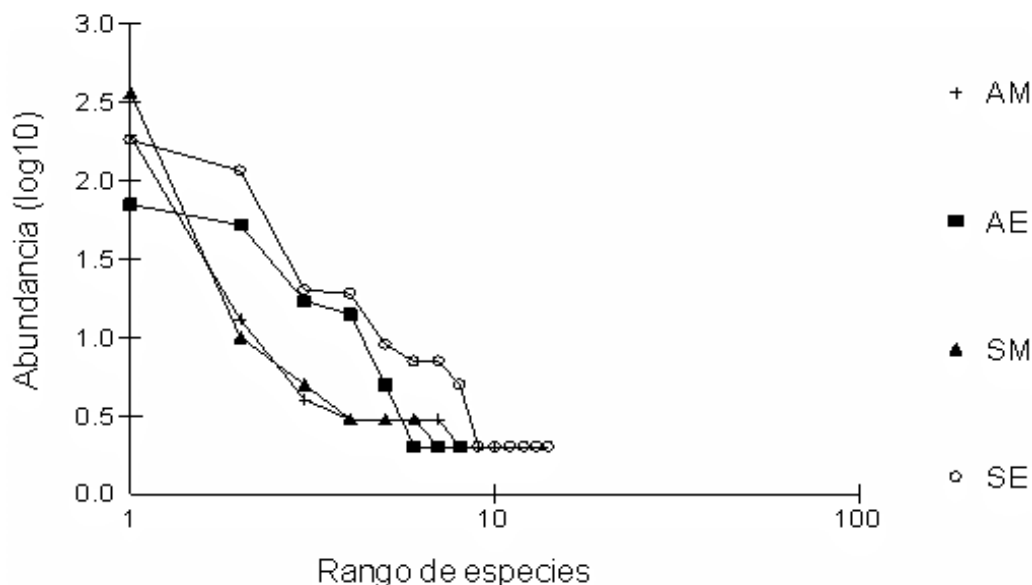


FIGURA 8. Gráfica de abundancia proporcional de especies de anfibios en las cuatro zonas: Selva Montepío (triángulos), Acahual Montepío (cruces), Acahual Estación (cuadros) y Selva Estación (círculos).

Considerando los índices de diversidad de Shannon, el Acahual Estación se presenta como el más diverso ($H' = 0.59$) en su composición de anfibios, mientras que la Selva Montepío está dominada hasta en un 95% por una sola especie (*C. rhodopis*). Comparativamente, las gráficas del análisis SHE (Figura 9), muestran que para los Acahuales Montepío y Estación, cuando la equitatividad decrece, la diversidad tiende a reducir su valor y la riqueza se estabiliza. La diferencia entre estas dos zonas es que en Acahual Montepío difieren los valores observados (0.58) de los esperados (1.05), mientras que en Acahual Estación, de manera contraria a las demás zonas, los valores observados (1.36) son mayores que los esperados (1.1), mostrando menor dominancia de especies. En Selva Montepío la diversidad permanece constante, mientras la riqueza incrementa y la equitatividad decrece, presentando un patrón de tipo series logarítmicas (donde la comunidad se encuentra más dominada por una o más especies), además que los datos observados (0.3) distan de los esperados (0.91). Esto difiere en la Selva Estación en que aparte de seguir la tendencia del modelo series log, los valores observados y esperados son casi iguales (con una diferencia de 0.05).

En general, las zonas de Selva muestran un patrón similar de diversidad, equidad y riqueza, mientras que las zonas de Acahual son más variables al acumularse los muestreos; sin embargo, en el Acahual Estación disminuye muy poco la equitatividad, teniendo una mayor diversidad que el Acahual Montepío.

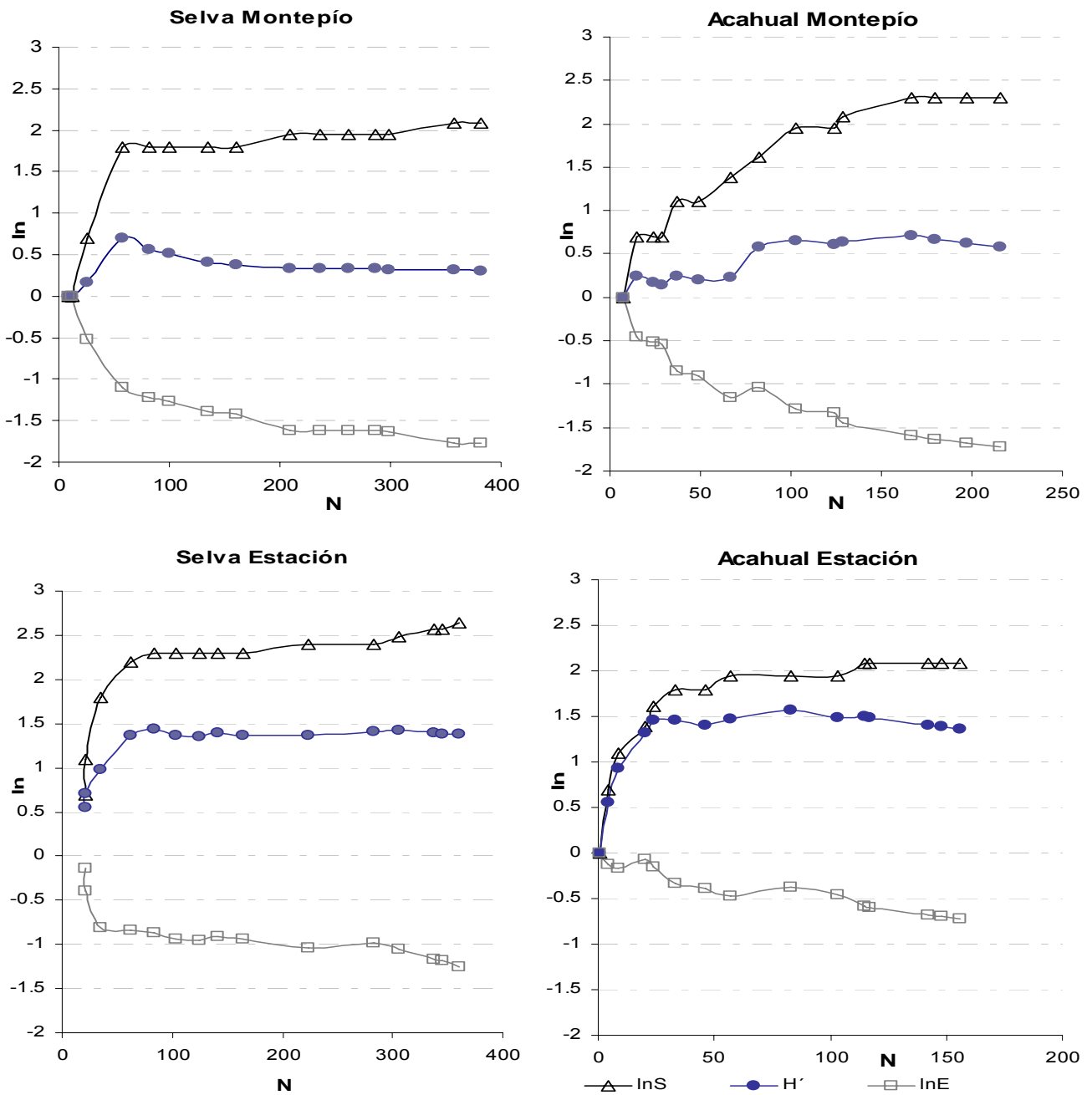


FIGURA 9. Análisis SHE de diversidad para anfibios en las cuatro zonas, ajustado según el patrón de distribución de series logarítmicas: riqueza (triángulos), diversidad (círculos oscuros) y equitatividad (cuadros).

6.3.2. Índices de diversidad beta. El análisis de agrupamiento por similitud de Jaccard con ligamiento promedio (Figura 10), indica que las zonas más similares en cuanto a su comunidad de anfibios fueron los dos acahuales con un 63.64% y las zonas Selva Montepío y Selva Estación sólo alcanzaron un 47.73% y 43%, respectivamente. La comunidad de anfibios es más similar en el Fragmento Montepío (50%) y menos parecida en el Fragmento Estación (38%).

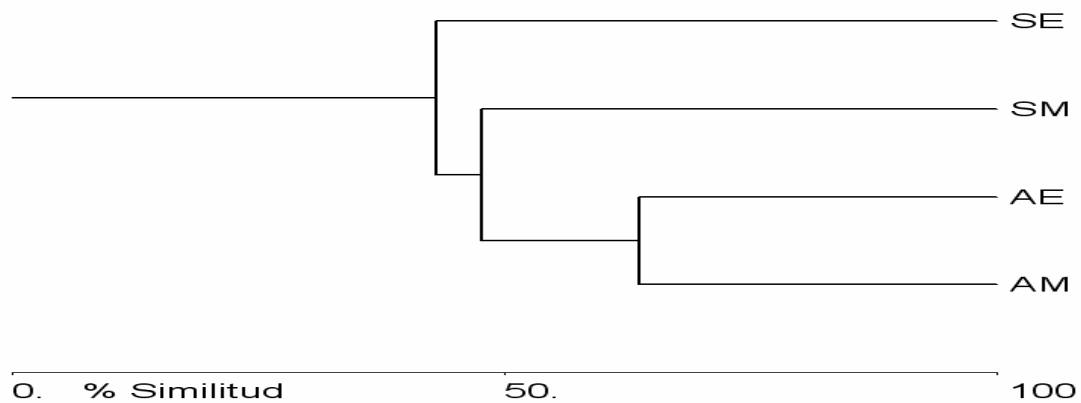


FIGURA 10. Análisis de agrupamiento de Jaccard con ligamiento promedio para la comunidad de anfibios. SE=Selva Estación, SM=Selva Montepío, AE=Acahual Estación y AM=Acahual Montepío.

Con los resultados de complementariedad (Cuadro 5) se observa que las zonas del Fragmento Estación son diferentes en composición de anfibios, por lo cual se consideran las más complementarias (62.5%); mientras que los dos Acahuales tienden a una composición muy similar, siendo menos complementarios entre sí (36.4%). El Fragmento Montepío tiene un 50% de complementariedad de anfibios, considerándolo con una menor diversidad beta que el Fragmento Estación.

CUADRO 5. Complementariedad entre las zonas de Montepío y la Estación para la comunidad de anfibios.

zonas	AM	SM	AE	SE
AM	*	0.5	0.364	0.588
SM	*	*	0.545	0.533
AE	*	*	*	0.625
SE	*	*	*	*

6.4. Análisis de los Reptiles

Se encontró una diversidad taxonómica de 9 familias de reptiles, representadas en 20 géneros y 25 especies, con una abundancia total de 1192 individuos. La riqueza específica de reptiles en las zonas de estudio fueron las siguientes: 13 especies para Acahual Montepío, 15 especies para la Selva y el Acahual Estación, y 17 para Selva Montepío. El Fragmento Montepío está representado por 18 especies de reptiles, mientras el Fragmento Estación posee 20 especies, considerándose con mayor riqueza de reptiles.

6.4.1. Índices de diversidad alfa. La rarefacción basada en muestreos y rescalada al número de individuos, demuestra que a un número estandarizado de 221 individuos, la riqueza observada de reptiles (Figura 11) es prácticamente la misma para los acahuales (cuadros) y la Selva Montepío (triángulos claros), conteniendo el menor número de especies. La Selva Estación (triángulos oscuros) en este caso, posee una mayor riqueza; no obstante, el traslapamiento de los intervalos de confianza del 95% indica que la riqueza de las comunidades de reptiles es igual entre las zonas consideradas, aún si se siguieran realizando más muestreos.

Considerando los Fragmentos, el de la Estación tiene una riqueza de reptiles ligeramente mayor que Montepío, pues a pesar de que la Selva Montepío es la más rica en reptiles registrados en total, el Acahual Montepío provoca una disminución en la riqueza del Fragmento, pues es la zona más pobre en reptiles y además no se espera encontrar más especies nuevas.

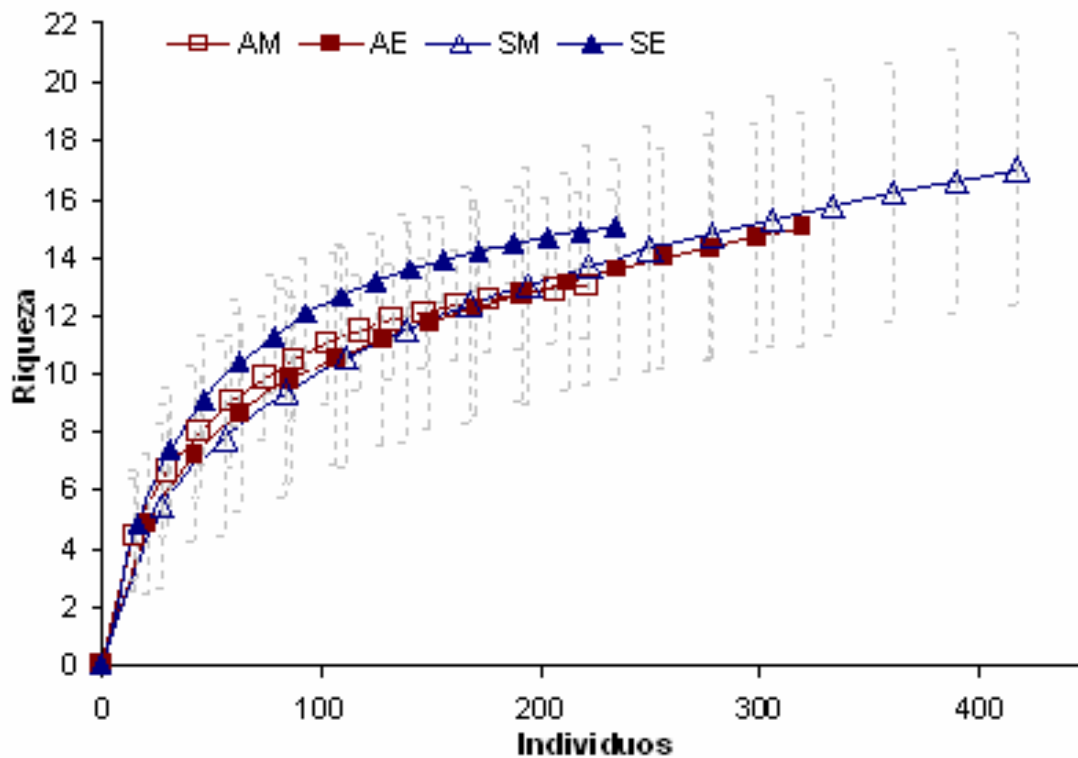


FIGURA 11. Curvas de rarefacción basadas en muestreos que, en función del número de individuos, determinan el número de especies de reptiles para cada zona: Acahual Montepío (cuadros claros), Acahual Estación (cuadros oscuros), Selva Montepío (triángulos claros), Selva Estación (triángulos oscuros).

En la curva de acumulación de especies de reptiles (Figura 12), se ve claramente que tanto la Selva Estación como el Acahual Montepío alcanzan casi completamente la asíntota, además de que el estimador Chao 2 prácticamente considera el mismo valor de riqueza máxima. Estos resultados también se pueden comprobar al observar las especies únicas, las cuales disminuyen a lo largo de los muestreos. Asimismo, a las curvas de las zonas Selva Montepío y Acahual Estación les falta más muestreos para llegar a estabilizarse, lo cual se refuerza con las especies únicas, que incrementan su número. En general, como se ve en el Cuadro 6, el porcentaje de muestreo alcanzado fue muy bueno según el estimador Chao 2, obteniendo el 76% como el más bajo para Selva Montepío y el 98% como el máximo para Selva Estación.

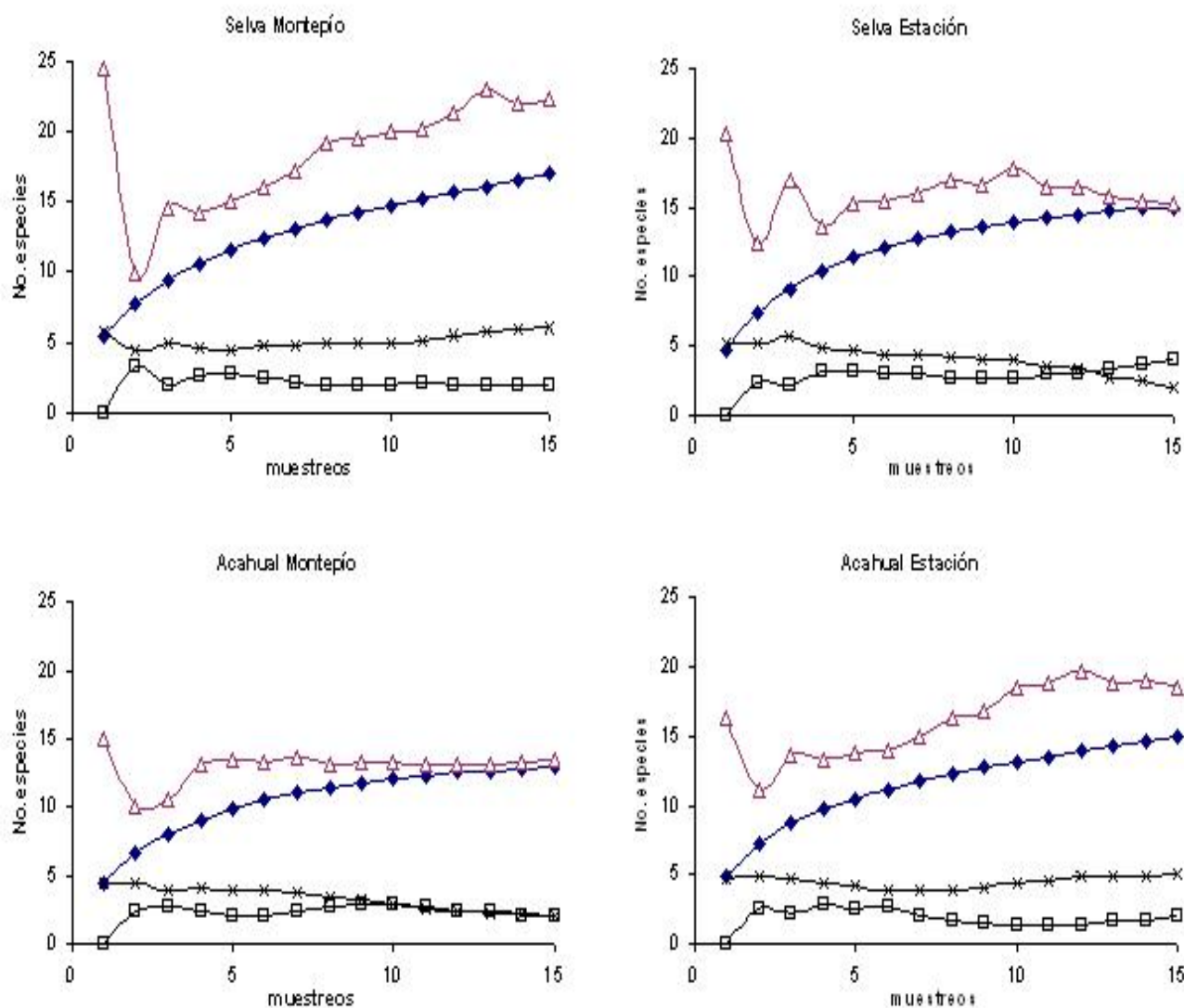


FIGURA 12. Curvas de acumulación de especies de Reptiles para las cuatro zonas: especies observadas (rombos oscuros), estimador de riqueza Chao 2 (triángulos), especies únicas (cruces) y especies duplicadas (cuadros).

CUADRO 6. Riqueza total de especies de reptiles observada y esperada y porcentaje de muestreo alcanzado (índice de totalidad ó completeness), obtenidos por medio del estimador Chao 2 para las zonas: Acahual Montepío (AM), Acahual Estación (AE), Selva Montepío (SM) y Selva Estación (SE).

Especies	AM	SM	AE	SE
Observadas	13	17	15	15
Estimadas por Chao 2	13.44	22.33	18.61	15.24
Índice de totalidad (completeness)	96.73	76.13	80.60	98.43

En la gráfica de abundancias por rangos transformados (Figura 13) se observa que la Selva Estación se encuentra muy dominada por una sola especie (*A. uniformis*) del total de reptiles encontrados, considerándose menos equitativa la distribución de sus especies. Las zonas del Fragmento Montepío también están fuertemente dominadas por dos especies principalmente (*A. uniformis* y *S. cherriei*), a pesar de que la riqueza observada en Selva Montepío sea mayor. Contrariamente, el Acahual Estación es menos dominado, porque la estructura de su comunidad es más uniforme al tener una pendiente menos inclinada.

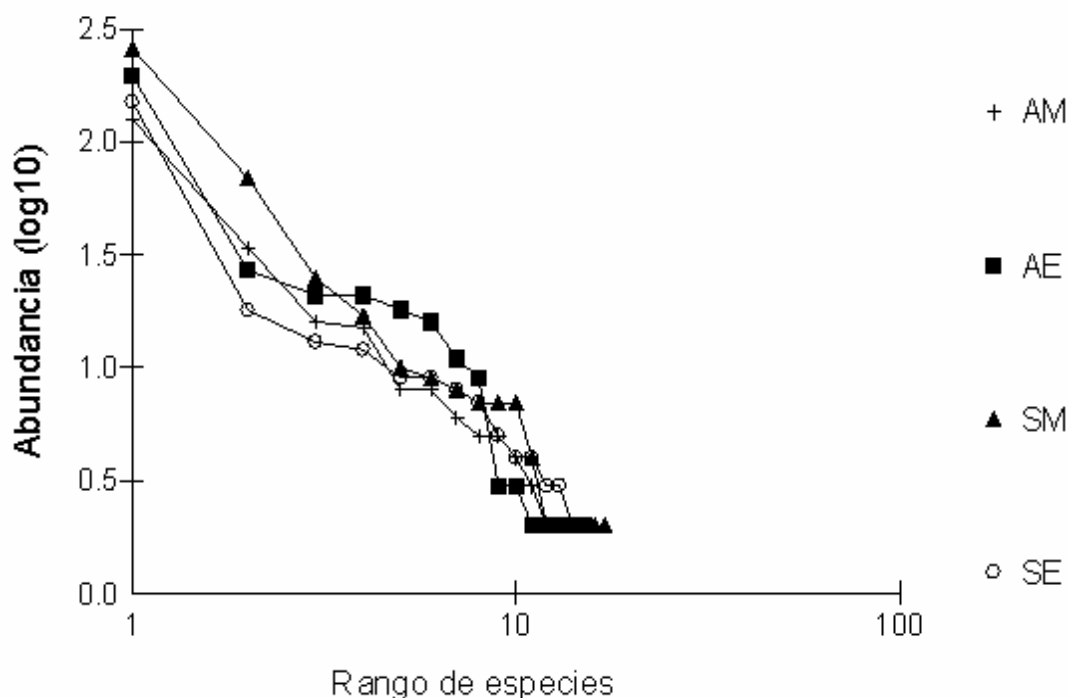


FIGURA 13. Gráfica de abundancia proporcional de especies de reptiles en las cuatro zonas: Selva Montepío (triángulos), Acahual Montepío (cruces), Acahual Estación (cuadros) y Selva Estación (círculos).

Se analizaron las cuatro zonas de estudio para determinar su distribución de abundancias con reptiles a través del modelo de series logarítmicas (Figura 14), al cual todas ajustaron sus datos (con $p > 0.05$), demostrando que tales comunidades tienden a mantener algunas especies muy dominantes y muchas otras con reducida abundancia (baja equitatividad entre especies).

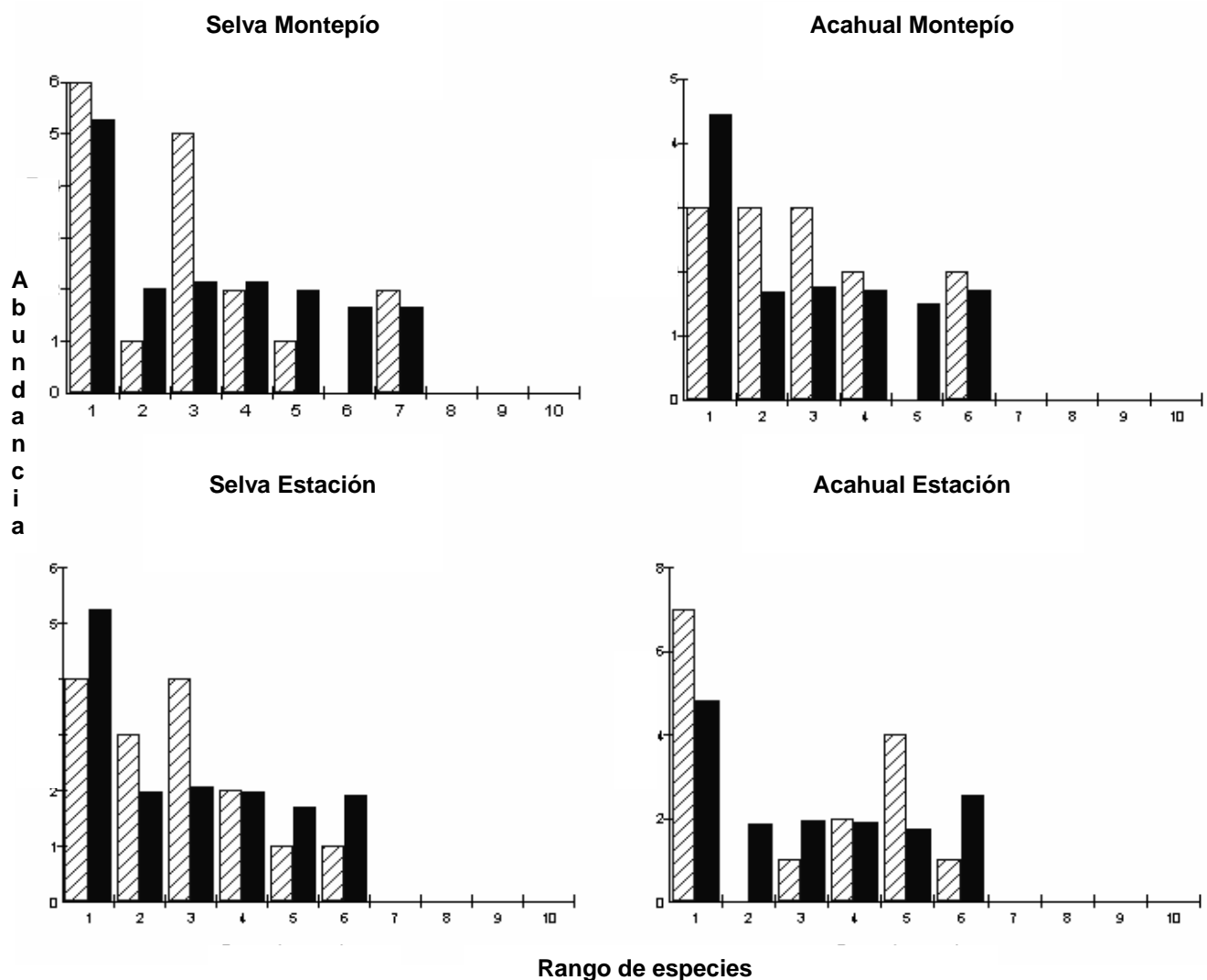


FIGURA 14. Modelo de abundancia de especies de tipo series logarítmicas para los reptiles de las cuatro zonas: Selva Montepío, Acahual Montepío, Selva Estación y Acahual Estación; datos observados (barras rayadas), distribución esperada por el modelo series log (barras oscuras).

El índice de diversidad de Shannon indica que el Acahual Montepío es la zona más diversa y equitativa en su composición de reptiles; mientras que la Selva Estación se encuentra un 63% dominada por una especie (*A. uniformis*). Comparando con los análisis SHE, éstos indican ligeras diferencias en la tendencia de las variables según el modelo de distribución de especies de reptiles (Figura 15). Para la Selva Estación la diversidad, al igual que la riqueza y la equitatividad permanecen estables. En Selva Montepío la diversidad se estabiliza, al mismo tiempo que el número de especies incrementa y la equitatividad decrece, considerando una estructura dominada en la comunidad de sus reptiles (similar al patrón de distribución de series log). La diversidad en Acahual Montepío tiende a estabilizarse, lo

mismo que pasa con la riqueza, mientras que la equitatividad decrece. En Acahual Estación la diversidad incrementa ligeramente, mientras que en los últimos muestreos la equitatividad y riqueza parecen estabilizarse. En todos los casos, los datos observados difieren de los esperados (principalmente en Selva Estación, con 1.51 y 2.03 respectivamente), considerando en todas las zonas una fuerte dominancia, aunque es menor en Acahual Montepío (1.56 y 1.81).

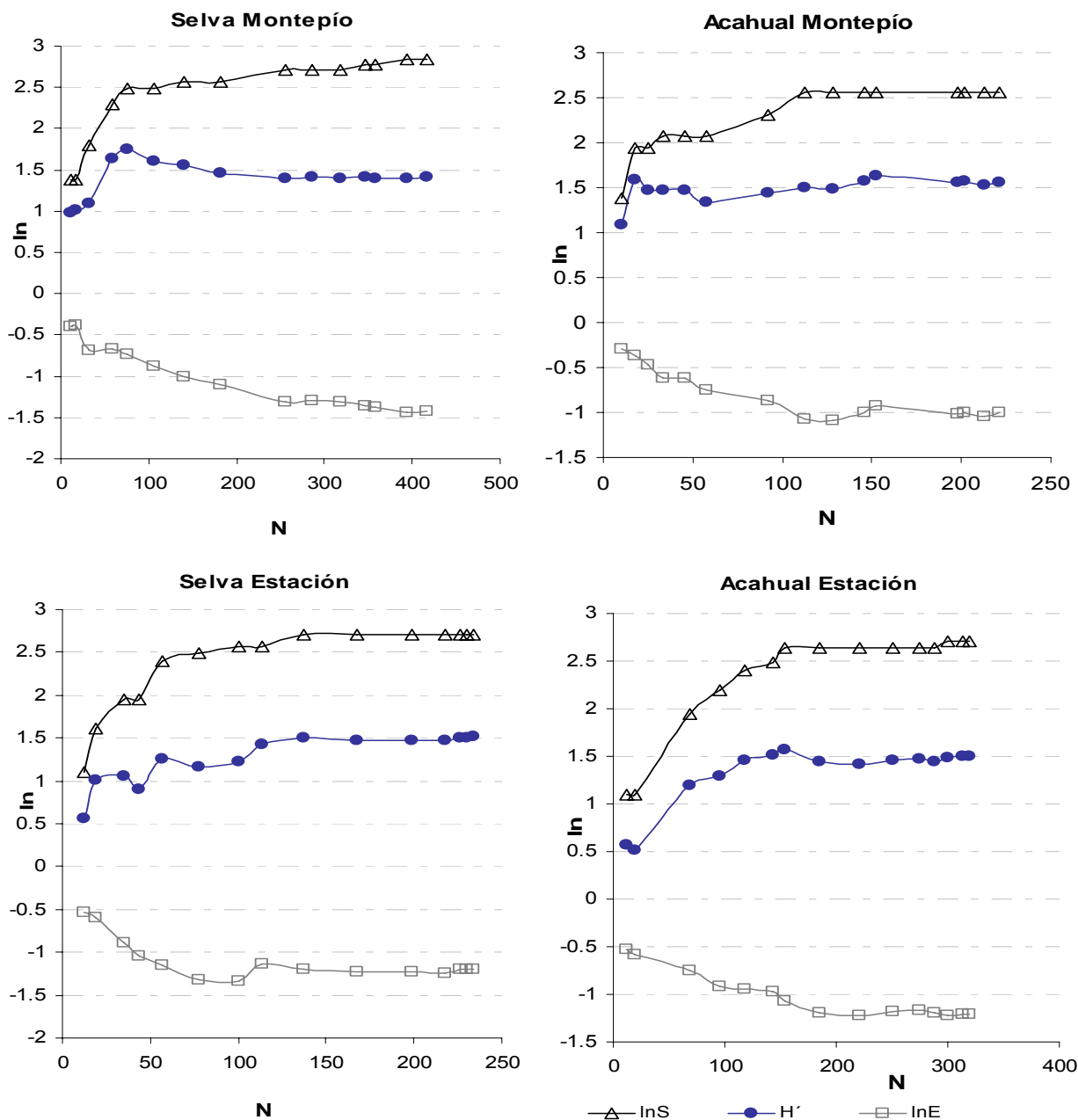


FIGURA 15. Análisis SHE de diversidad para reptiles en las cuatro zonas, ajustado según el patrón de distribución de series logarítmicas: riqueza (triángulos), diversidad (círculos oscuros) y equitatividad (cuadros).

6.4.2. Índices de diversidad beta. El análisis de agrupamiento por similitud de Jaccard con ligamiento promedio (Figura 16), determina a las zonas del Fragmento Montepío como las más parecidas, con un 66.67% de similitud en la comunidad de reptiles encontrados; mientras que la Selva Estación posee una similitud de 58.54% y el Acahual Estación un 51.98% con respecto a la comunidad de reptiles que las componen. En este sentido, al ser menos parecidas entre sí las zonas del Fragmento Estación, se considera que la diversidad beta entre estos sitios puede incrementar, mientras que las comunidades observadas del Fragmento Montepío al parecerse más, tienden a aminorar de alguna manera su recambio de especies.

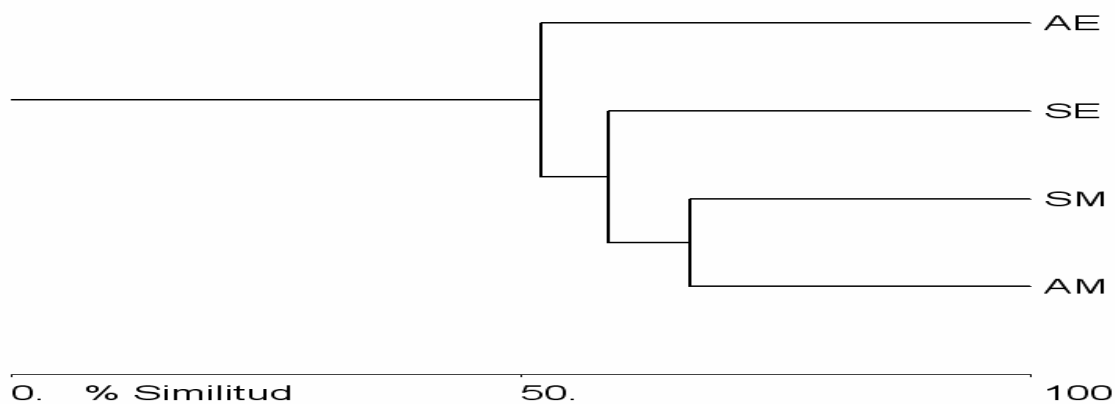


FIGURA 16. Análisis de agrupamiento de Jaccard con ligamiento promedio para la comunidad de reptiles. SE=Selva Estación, SM=Selva Montepío, AE=Acahual Estación y AM=Acahual Montepío

En el análisis de complementariedad (Cuadro 7) se vuelve a comprobar que las zonas de Acahual y Selva Estación tienen una composición de reptiles diferente, por lo que se consideran zonas más complementarias. Las dos zonas del Fragmento Montepío tienden a una composición muy similar, siendo menos complementarias entre sí.

CUADRO 7. Complementariedad entre las zonas de Montepío y la Estación para la comunidad de reptiles.

zonas	AM	SM	AE	SE
AM	*	0.333	0.444	0.353
SM	*	*	0.476	0.476
AE	*	*	*	0.5

6.5. Variación temporal

A partir del análisis del recambio del número de crías, juveniles y adultos a lo largo del año muestreado, se encontraron diferencias en la estructura de la herpetofauna entre las cuatro zonas contempladas. Los resultados muestran que hay un incremento en las abundancias de individuos adultos y crías en la temporada más alta de lluvias (entre agosto y noviembre), ya que en general la época reproductiva de estos grupos se relaciona mucho con el máximo índice de precipitación presentado en el verano y parte del otoño. Las abundancias más bajas se advierten en las salidas de enero y marzo (invierno y primavera).

6.5.1. Variación temporal en anfibios. En las cuatro zonas existe una similitud en la distribución de abundancias a lo largo del año (Figura 17), donde la mayor abundancia de individuos adultos tiende a incrementar en los meses de agosto y noviembre (verano-otoño). En las dos zonas del Fragmento Montepío las crías también se observan en las salidas de agosto y noviembre; no obstante, en el Fragmento Estación el mayor número de crías se encontró en temporada de secas (para Selva Estación en junio y para Acahual Estación en enero). Para las cuatro zonas el número de individuos juveniles son más abundantes al final de las lluvias y comienzo de los nortes (de noviembre a enero).

En general, el patrón de abundancias de anfibios en Selva Montepío tiende a que el número de individuos en los tres estadios incremente en los meses de mayor humedad y precipitación, entre agosto y noviembre, y decrezca en temporada de nortes y secas, entre enero y marzo; sin embargo, se nota un incremento alto de juveniles en enero. En Acahual Montepío la mayor abundancia se da a finales de lluvias, en noviembre, lo mismo que para Selva Estación. En la zona Acahual Estación no se define un patrón similar al observado en Selva Montepío, existiendo mayor número de crías en enero, de juveniles en noviembre y de adultos en agosto.

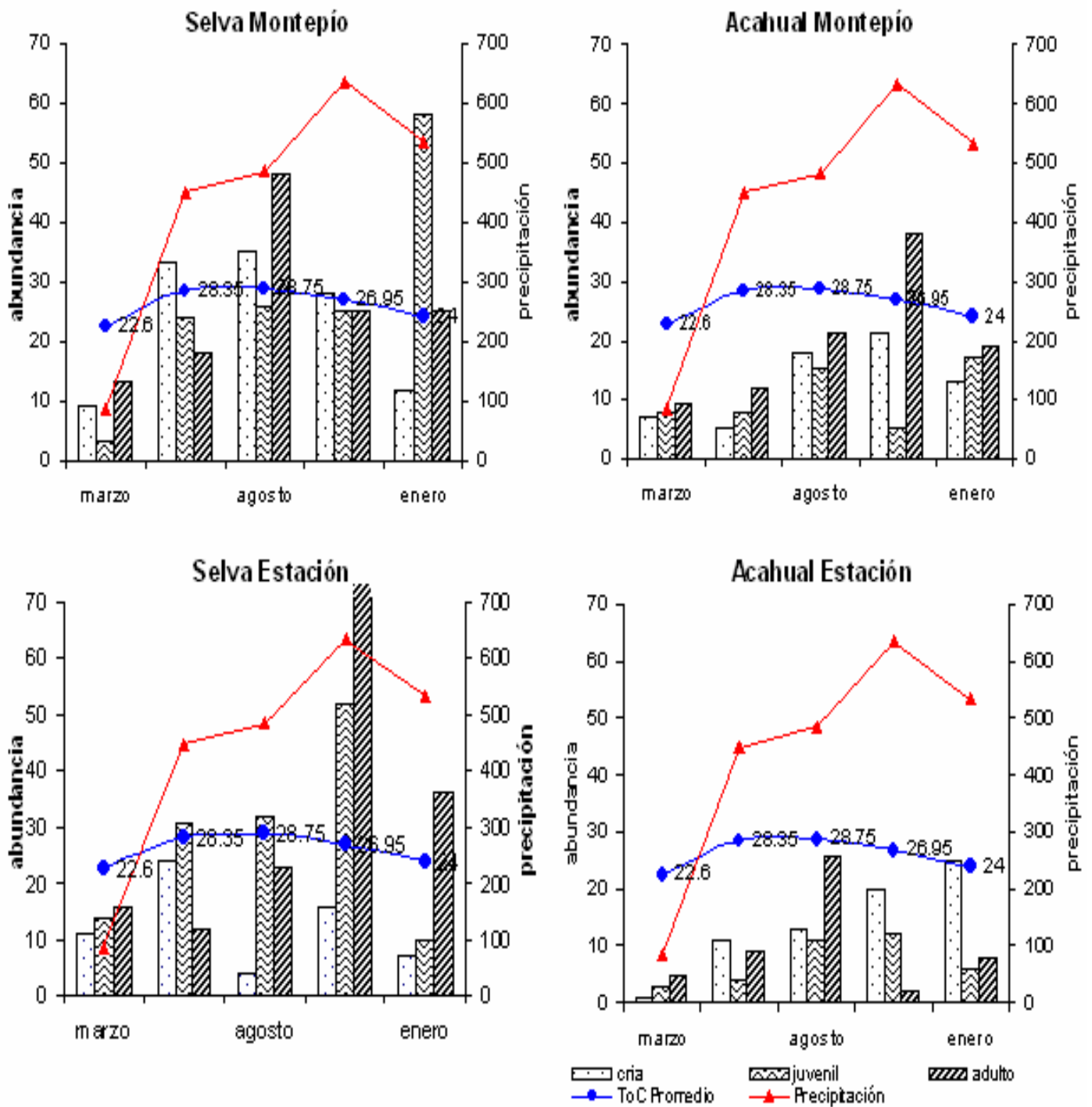


FIGURA 17. Variación de la abundancia de anfibios para las cuatro zonas, a partir de los estadios de vida: cría (barras punteadas), juvenil (barras ondeadas) y adulto (barras rayadas), tomando en cuenta la temperatura promedio (rombos) y precipitación promedio (triángulos) a lo largo del año.

Se obtuvieron los coeficientes de correlación de Spearman (R) y el valor de p, a partir del análisis de correlación (Cuadro 8), para determinar si las variables ambientales (precipitación y temperatura) tienen una relación estadísticamente significativa con la abundancia de anfibios (agrupados en anuros y caudados) en el tiempo, encontrando únicamente una relación positiva entre la temperatura (y en el límite de significancia con la precipitación) con la abundancia de todos los anfibios observados en la Selva Montepío.

CUADRO 8. Análisis de correlación de Spearman (R) y el valor de p entre dos variables ambientales y la abundancia de anfibios agrupados por orden para las cuatro zonas.

TEMPERATURA		AM	AE	SM	SE
Anfibios	R	-0.190	0.193	0.763	0.388
	p	0.498	0.490	0.001	0.152
Anuros	R	-0.213	0.195	0.079	0.254
	p	0.446	0.487	0.780	0.360
Caudados	R	0.295	0.249	0.095	0.140
	p	0.285	0.371	0.736	0.618
PRECIPITACIÓN					
Anfibios	R	0.310	-0.103	0.503	-0.016
	p	0.260	0.715	0.056	0.954
Anuros	R	0.322	-0.089	0.345	0.190
	p	0.241	0.753	0.208	0.499
Caudados	R	0.077	-0.209	-0.047	-0.202
	p	0.786	0.454	0.869	0.470

6.5.1.1. Variación temporal en anfibios dominantes. La dominancia de ciertas especies (*Craugastor rhodopis*, *Ollotis valliceps* y *Smilisca baudini*) en las cuatro zonas (Figura 18), demuestra el mismo patrón en la abundancia de los anfibios en su conjunto, habiendo más individuos en agosto y noviembre (época de lluvias). En Acahual Estación, a excepción de *C. rhodopis* que abunda más en enero, las dos especies restantes se distribuyen más equitativamente a lo largo del año y muestran levemente el mismo patrón de abundancia esperado, donde se relacionan el incremento en el número de individuos encontrados y la variación en la precipitación.

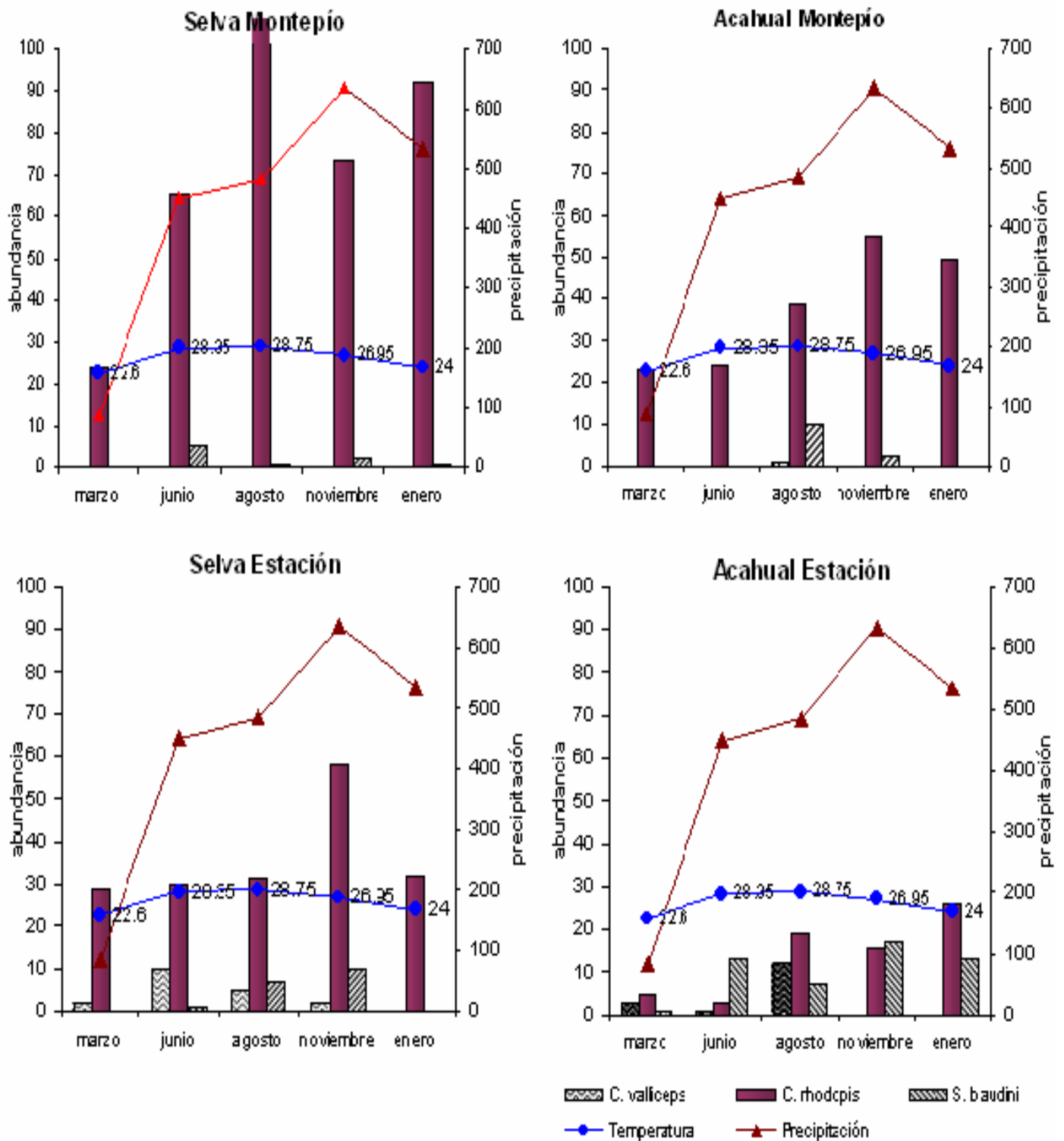


FIGURA 18. Abundancia de anfibios dominantes para las cuatro zonas: *Ollotis valliceps* (barras onduladas), *Craugastor rhodopis* (barras oscuras) y *Smilisca baudini* (barras rayadas), tomando en cuenta la temperatura promedio (rombos) y precipitación promedio (triángulos) a lo largo del año.

De la misma manera, el análisis estadístico de correlación (Cuadro 9) determinó que solamente la temperatura se relaciona significativamente de manera positiva con la abundancia de los anfibios dominantes en la zona de Selva Montepío.

CUADRO 9. Análisis de correlación de Spearman (R) y el valor de p entre variables ambientales y la abundancia de anfibios dominantes para las cuatro zonas.

Anfibios Dominantes		AM	AE	SM	SE
Temperatura	R	-0.247	0.061	0.633	0.201
	p	0.375	0.828	0.011	0.474
Precipitación	R	0.331	-0.079	0.312	0.145
	p	0.228	0.780	0.257	0.605

6.5.2. Variación temporal en reptiles. La variación temporal de reptiles sigue el mismo patrón de abundancia en las cuatro zonas (Figura 19). Se presenta un aumento considerable de individuos en la temporada de lluvias, entre agosto y noviembre, donde el periodo reproductivo de esta comunidad se ve favorecido por las condiciones ambientales. La única variante se da con los adultos de Acahual Estación, que presentan mayor cantidad de individuos en marzo. También se puede contemplar una notable abundancia de organismos en Selva Montepío en todas las salidas y principalmente para el mes de agosto, debido quizá a la dominancia de ciertas especies en la zona como *Anolis uniformis*; mientras que Acahual Montepío, comparándolo con las demás zonas, presenta el menor número de individuos observados.

En el Fragmento Montepío se define claramente un pico de abundancias al comienzo de lluvias (agosto) para los tres estadios de vida, mientras que para el Fragmento Estación las abundancias se observan a lo largo de toda la temporada de lluvias (principalmente en noviembre), habiendo un incremento de adultos al final de la temporada y a comienzos de la época de secas (marzo).

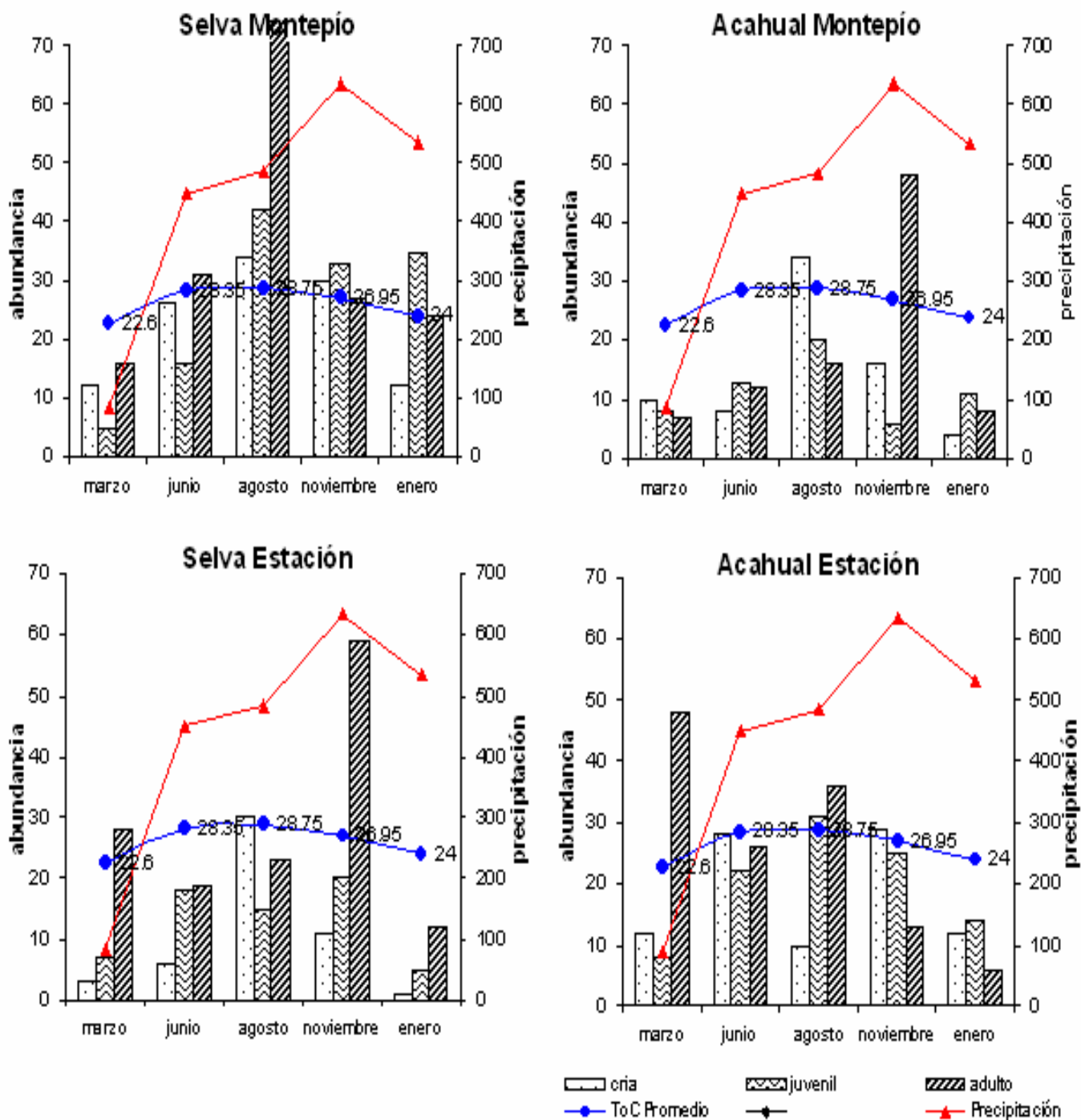


FIGURA 19. Variación de la abundancia de reptiles para las cuatro zonas, a partir de los estadios de vida: cría (barras punteadas), juvenil (barras ondeadas) y adulto (barras rayadas), tomando en cuenta la temperatura promedio (rombos) y la precipitación promedio (triángulos) a lo largo del año.

Al realizar el análisis de correlación de Spearman entre las variables ambientales de precipitación y temperatura con la abundancia de reptiles (agrupados en saurios y serpientes) en el tiempo (Cuadro 10), se obtuvo una relación estadísticamente significativa y

positiva entre la temperatura y la abundancia de todos los reptiles observados en el Fragmento Estación y la Selva Montepío. En el caso del Acahual Estación, dicha relación se manifiesta principalmente por la abundancia de saurios en la zona a lo largo del tiempo. No se encontraron relaciones significativas entre la precipitación y la abundancia de reptiles.

CUADRO 10. Análisis de correlación de Spearman (R) y el valor de p entre variables ambientales y la abundancia de reptiles agrupados por orden para las cuatro zonas.

TEMPERATURA		AM	AE	SM	SE
Reptiles	R	0.371	0.563	0.636	0.571
	p	0.174	0.029	0.011	0.026
Saurios	R	0.358	0.610	0.234	0.345
	p	0.190	0.016	0.402	0.207
Serpientes	R	0.009	0.203	0.014	0.186
	p	0.974	0.468	0.962	0.507
PRECIPITACIÓN					
Reptiles	R	0.164	-0.323	-0.037	-0.222
	p	0.559	0.241	0.896	0.426
Saurios	R	0.245	-0.272	-0.070	0.079
	p	0.379	0.326	0.805	0.780
Serpientes	R	-0.233	-0.314	0.068	0.238
	p	0.404	0.254	0.810	0.393

6.5.2.1. Variación temporal en reptiles dominantes. Al tomar las abundancias, solo de los reptiles más abundantes (*Anolis uniformis*, *Corytophanes hernandesi*, *Imantodes cenchoa* y *Scincella cherriei*), nuevamente se nota una gran dominancia de una especie en particular (*A. uniformis*), la cual presenta el mismo patrón de máxima abundancia para la temporada de lluvias (agosto-noviembre) en todos los sitios (predominantemente en Selva Montepío). De manera similar pero con una proporción mucho menor de individuos registrados, *Scincella cherriei* y *Corytophanes hernandesi* varían en el tiempo, teniendo su mayor crecimiento poblacional en agosto (Figura 20).

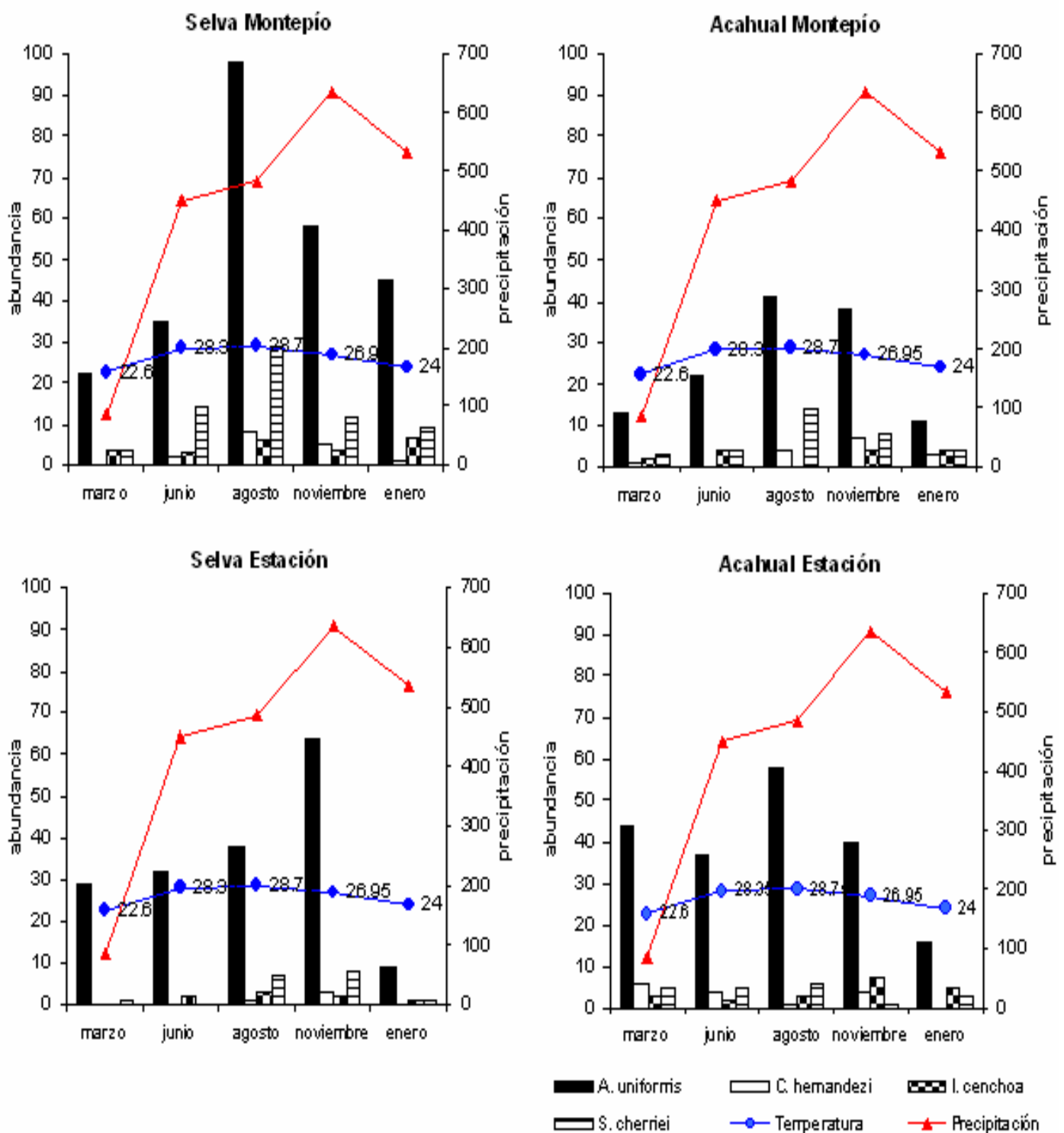


FIGURA 20. Abundancia de reptiles dominantes para las cuatro zonas: *Anolis uniformis* (barras oscuras), *Corytophanes hernandezii* (barras claras), *Imantodes cenchoa* (barras cuadrículadas) y *Scincella cherriei* (barras rayadas), tomando en cuenta la temperatura promedio (rombos) y precipitación promedio (triángulos) a lo largo del año.

De la misma manera, el análisis estadístico de correlación (Cuadro 11) determinó que la temperatura es la variable que se relaciona significativamente con la abundancia de los reptiles dominantes en las zonas Selva Montepío y Acahual Estación, mientras que la precipitación no parece afectar la distribución de abundancias de las especies dominantes en ninguna zona.

CUADRO 11. Análisis de correlación de Spearman (R) y el valor de p entre variables ambientales y la abundancia de reptiles dominantes para las cuatro zonas.

Reptiles Dominantes		AM	AE	SM	SE
Temperatura	R	0.374	0.565	0.642	0.447
	p	0.170	0.028	0.010	0.095
Precipitación	R	0.047	-0.408	-0.046	0.026
	p	0.869	0.131	0.872	0.926

6.6. Importancia de las especies encontradas. Para un mejor conocimiento de las especies, el Apéndice 1 y 2 recopila las imágenes de los anfibios y reptiles que tuvieron menos registros en el estudio. Además se presentan los datos biológicos de distribución, hábitos, hábitat observado y esperado de cada especie, dieta y categoría de riesgo (según la NOM-059-ECOL-2001 y la IUCN, 2006) de 9 anfibios y 13 reptiles únicos (Apéndices 3 y 4 respectivamente) en el Fragmento Montepío y el Fragmento Estación.

De la misma manera, el Apéndice 5 recopila las características ecológicas de las especies dominantes de un anfibio y dos reptiles en las zonas estudiadas (principalmente en el Fragmento Montepío, donde la estructura de la comunidad está influenciada completamente por dichas especies).

7. DISCUSIÓN

7.1. Variación espacial en la composición de las comunidades

Al evaluar la riqueza y diversidad de la comunidad herpetofaunística que compone a las cuatro zonas, se encontraron ciertos patrones que concuerdan con lo que hipotéticamente se esperaba. Haciendo referencia al número de especies de anfibios y de reptiles, la mayor riqueza específica observada y abundancia de individuos, además de especies únicas, se encontró en las Selvas. Éstas al encontrarse menos perturbadas por actividades antropogénicas, permiten el establecimiento, mantenimiento y coexistencia de las especies. Proveen recursos alimenticios y microhábitat de resguardo necesarios a las poblaciones (Law y Dickman, 1998), principalmente de aquellas que tienen especializaciones de hábitat. Las especies del interior de selva pueden llegar a ser raras o poco comunes en estos ecosistemas y prácticamente nulas en ambientes perturbados (como los Acahuales) debido a su alta vulnerabilidad ante los cambios de su entorno (Urbina-Cardona et al. 2006). Esto repercute en la estructura de la comunidad (Crump, 2003). Los remanentes de selva son ecosistemas que poseen un alto valor de conservación (en especial para algunos vertebrados pequeños) en paisajes deforestados, ya que son necesarios para facilitar la dispersión y reproducción de algunas especies (De Lima y Gascón, 1999), conservan ambientes húmedos por la cobertura del dosel de los árboles grandes que a su vez producen mayor cobertura de hojarasca y humus, permitiendo el crecimiento de plantas en el sotobosque que sirven de microhábitat a ranas y lagartijas (Alcalá et al., 2004).

Taxonómicamente, la comunidad del Acahual Estación es más diversa, tomando en cuenta que la compone un mayor número de familias y géneros, pero no de especies. Si estos hábitat alterados por el hombre llegan a tener características estructurales y ambientales similares a las originales, pueden llegar a soportar el mismo número de especies o quizá más que los fragmentos pequeños de selva (Gascón et al., 1999; Pineda y Halffter, 2004), lo que aumenta su diversidad (Gutiérrez-Lamus et al., 2004; Loehle et al., 2005); aunque la composición de especies cambie como resultado de la fragmentación.

La importancia de los acahuales radica en que, al ser hábitat heterogéneos como la vegetación de ecotono, promueve la dispersión de flora y fauna, el flujo genético, las áreas de forrajeo y los refugios temporales (Saunders et al., 1991), además de que se reduce el riesgo de depredación y se da mayor abundancia de insectos, ayudando así a las especies

insectívoras a establecerse (Law y Dickman, 1998). Por ejemplo, algunas especies del Amazonas (primates, aves de sotobosque y abejas euglossinas) que desaparecieron al inicio de la fragmentación de la selva, lograron recolonizar los remanentes aislados al regenerarse la vegetación secundaria contigua (Laurance et al., 2002). Los acahuales también amortiguan o impiden el paso a ciertas especies invasoras de potrero hacia el interior de selva, permitiendo la permanencia de especies exclusivas de interior (Urbina-Cardona et al., 2006), adquiriendo con ello mayor relevancia en el aspecto ecológico para utilizar los hábitat de vegetación secundaria como parte de la estructura funcional de una Reserva Biológica para conservar una diversidad máxima. Con base en lo anterior, Crump (2003) propone el establecimiento de zonas de amortiguamiento alrededor de las áreas protegidas. Así, la persistencia de hábitat ricos en especies y corredores biológicos en un paisaje pueden contribuir a la conservación de la biodiversidad a una mesoescala (Moreno y Halffter, 2001), influyendo de manera importante sobre las dinámicas del paisaje y sobre la conectividad entre fragmentos al reducir su aislamiento (Pineda y Halffter, 2004).

Considerando a los anfibios, la mayor riqueza específica se presentó en la Selva Estación, que es la zona más conservada de las cuatro y en la cual dichos organismos son menos afectados por el deterioro de su hábitat, considerando que tienen un área de distribución más amplia que en un fragmento limitado como Montepío. La conectividad entre remanentes de selva aminora los efectos de la fragmentación, como las variaciones microclimáticas en la humedad y temperatura en esa zona, permitiendo el intercambio de individuos y el flujo entre los elementos del paisaje, manteniendo con ello a la biodiversidad local y los procesos ecológicos que dan resiliencia al ecosistema (Guevara et al., 2004). Por ejemplo, la riqueza de ranas en el Amazonas incrementó por una recuperación aparente de las especies de selva hacia los efectos de borde, y un flujo de especies provenientes de la matriz circundante (Laurance et al., 2002).

En general, la selva conservada contiene más especies por unidad de área que los fragmentos y poseen más diversidad de microhábitat para especies comunes, poco comunes y de borde (Gutiérrez-Lamus et al., 2004); pero la mayor parte son localmente raras en su rango geográfico, como los anfibios exclusivos de interior de selva en Los Tuxtlas: *Ollotis valliceps*, *Craugastor vulcani* y *Pseudoeurycea orchimelas*, y los reptiles *Scincella cherriei*, *Plestiodon sumichrasti* e *Imantodes cenchoa* (Urbina-Cardona, et al., 2006).

Para muchas especies exclusivas de selva, dicho hábitat es de importancia crítica para su supervivencia a largo plazo, ya que generalmente evitan los ambientes modificados,

teniendo intervalos de distribución tan pequeños como una montaña, un cuerpo de agua o a lo largo de un río, siendo endémicas y probablemente más propensas a la extinción. Algunos ejemplos de extinciones locales para anfibios han sido provocadas por la introducción de peces, langostinos y otros anuros como la rana toro *Rana catesbeiana* y el sapo *Chaunus marinus*, además de la competencia y depredación interespecífica, alterando el uso del hábitat y reduciendo el crecimiento poblacional (Crump, 2003). Como ejemplo, se han hallado especies de grandes mamíferos, primates, aves y ciertos insectos que de manera similar a los anfibios, son muy sensibles al efecto de borde, por lo que cerca del borde declina su abundancia (Laurance et al., 2002).

De manera contraria, la Selva Montepío alberga menos riqueza de anfibios y no cuenta con especies únicas, reduciendo además su diversidad taxonómica al tener menos número de familias, géneros y especies. Esta baja en la diversidad de anfibios puede ser el resultado de ciertas condiciones ambientales que se generan por la ubicación y área del Fragmento Montepío. Al colindar dicho remanente con el Golfo de México, los vientos provenientes del norte penetran con mayor fuerza en la selva, alterando su humedad y temperatura, y por consiguiente, afectando a las especies adaptadas al interior de la selva que presentan una menor tolerancia fisiológica ante la perturbación (Laurance et al., 2002). Además, el lugar no posee cuerpos de agua permanentes, esenciales para las especies de reproducción acuática (como los anuros *Tlalocohyla picta*, *Lithobates berlandieri* y *L. vaillanti*), por lo que dichas especies no podrían permanecer allí, al no haber las condiciones ambientales que permitan completar su ciclo de vida (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005). Para tales especies, la presencia de un cuerpo de agua sugiere un efecto positivo más fuerte que los efectos negativos de la remoción de la cobertura vegetal o la reducción en el tamaño del parche (Pineda y Halffter, 2004). No obstante, los organismos en los que una vida bifásica es obligatoria tienen la desventaja de requerir la continua disponibilidad de dos ambientes radicalmente distintos. Así, la necesidad de hábitat acuáticos disponibles es un factor limitante, mientras los sitios estén sujetos a continua desecación y llenado en escalas de tiempo muy cortas (Hanken, 1999).

El haber encontrado menos especies de anfibios en un hábitat medianamente conservado, sugiere diferencias en la composición de la comunidad. Por ejemplo, Pineda y Halffter (2004) encontraron cambios en la composición de ranas entre varios fragmentos de bosque en Xalapa, Veracruz, cuando la cobertura del dosel llega a divergir más entre los sitios.

Existen algunas especies que ocupan un solo tipo de hábitat para efectuar su ciclo de vida y son abundantes en ese nicho, pero cuando éste es alterado por la pérdida de cobertura vegetal y reducción del área, provoca ciertas limitaciones como cambios en las interacciones intraespecíficas o mayor presión de depredación, haciéndolas utilizar necesariamente los mosaicos de hábitat, ocupando lugares subóptimos del nicho (Law y Dickman, 1998). Sin embargo, como los anfibios son un grupo de baja movilidad, su vulnerabilidad se incrementa pudiendo llevar a la población a una extinción local. Son incapaces de recolonizar remanentes aislados (Mac Nally y Brown, 2001) por lo que su diversidad decrece. Por ejemplo, los anfibios arborícolas tienden a aumentar al interior de la selva y son afectados por el borde, al igual que las especies depredadoras y de gran tamaño, mientras que los de hábitos terrestres aumentan su proporción en ambientes perturbados (Laurance et al., 2002; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

De manera contraria, la riqueza específica y la diversidad taxonómica de reptiles, son mayores en Selva Montepío, conteniendo algunas especies de abundancia única. Se observa que en su composición presenta más especies de hábitos especialistas como las serpientes de la familia Colubridae y solo algunos reptiles muy dominantes como las lagartijas generalistas de la familia Polychrotidae, conformándose así una diversidad mayor. El Acahual Montepío, en cambio, no posee reptiles únicos y su riqueza y diversidad es menor.

El Fragmento Montepío en sí mostró una baja diversidad y alta dominancia de especies, comparándose con el Fragmento Estación, debido a que al ser un sitio mucho menos conservado, más aislado y fragmentado, con menor área y sin cuerpos de agua permanentes, puede mantener un número menor de especies, generalmente de baja abundancia (≤ 10 individuos) y sólo algunas abundantes. Lo anterior puede deberse al tamaño y aislamiento entre parches, que llega a influenciar al tamaño poblacional y la riqueza de ciertas especies (Mac Nally y Brown, 2001), ya que decrece la heterogeneidad ambiental, microhábitat, sitios de reproducción y territorio para varias de ellas (Andrén, 1994). Así, la actual contracción del área de distribución de poblaciones únicas (como los anfibios endémicos de las regiones tropicales de México), provoca una tendencia decreciente definitiva en su tamaño, la cual excede la capacidad de carga y el aglutinamiento de las poblaciones, habiendo declinación. Esta disminución del hábitat original dificulta el movimiento de individuos, afectando a ciertas especies de amplia dispersión y de interacciones ecológicas complejas (Green et al., 2001).

La fragmentación también modifica el sistema de agua local alterando varios componentes del ciclo hidrológico. Cuando se remueve la vegetación nativa, los índices de captación de lluvia y evapotranspiración cambian, alterando los niveles de humedad en el suelo y permitiendo la erosión y pérdida de nutrientes (Saunders et al., 1991). De aquí que, la falta de reservorios de agua y la reducción de humedad ambiental son causas directas de la disminución de densidad poblacional o extinción. Otro factor importante es la ubicación del remanente en el paisaje, la cual puede influir en la geomorfología, suelo, hidrología, disponibilidad de nutrientes y estructura y composición de la vegetación del área y por ende, puede afectar los patrones de distribución y estructura de las comunidades. En este caso, el número de especies que puede soportar un remanente depende del tamaño del organismo y los requerimientos de su historia de vida y crecimiento poblacional, así las especies que necesitan de distintos hábitat pueden sobrevivir solo en áreas relativamente grandes, mientras que los organismos con poblaciones pequeñas, requerimientos de hábitat simples, plasticidad en sus tolerancias ecofisiológicas y con baja especificidad de microhábitat, pueden sobrevivir en remanentes más reducidos (Saunders et al., 1991).

El Fragmento Montepío es un ejemplo de remanente rodeado por condiciones antropogénicas hostiles para muchas especies de dispersión amplia, lo que las ha llevado a la declinación. Las áreas de potrero y agricultura por un lado y el mar del Golfo de México por el otro, forman una barrera geográfica que impide su paso hacia remanentes más grandes y conservados como la Estación, para cumplir con sus requerimientos de alimentación y reproducción. Sin embargo, una gran cantidad de especies que habitan el fragmento en la actualidad son menos vulnerables al deterioro de su hábitat, tolerando el efecto de borde y la matriz (Salvatore, 2006). Esto hace suponer que los efectos de la fragmentación *per se* son tanto negativos como positivos para la biodiversidad (Laurance et al., 2002, Fahrig 2003). Trabajos previos sobre fragmentación han considerado efectos negativos sobre muchos grandes mamíferos, primates, aves, escarabajos, mariposas, abejas, termitas y hormigas en el bosque Amazónico; mientras que en el caso de algunos pequeños mamíferos, anfibios e insectos juveniles, el efecto positivo de la fragmentación les ayuda a usar diferentes tipos de hábitat de los que utilizan los individuos adultos. Con ello reducen la competencia intraespecífica colonizando nuevos territorios (De Lima y Gascón, 1999; Gascón et al., 1999; Fahrig, 2003).

7.2. Análisis de diversidad alfa

El análisis de rarefacción no mostró diferencias significativas entre la riqueza de reptiles para las cuatro zonas. No obstante, se considera que en cuestión de anfibios sí podría alcanzarse una diferencia significativa entre las Selvas al aumentar los muestreos, al ser zonas con mayor distinción en los intervalos de confianza. Mientras la Selva Estación puede llegar a tener un mayor número de anfibios de los ya observados, la Selva Montepío casi iguala las especies observadas con la riqueza máxima predicha por el análisis. Se podría predecir una mayor riqueza para el Fragmento Montepío si se aumentara el esfuerzo de captura, pues los anfibios observados en el Acahual distan mucho de la asíntota, por lo que aún se esperan nuevos registros. Las condiciones del Fragmento Montepío impiden la permanencia de ciertos anfibios que dependen de la estabilidad ambiental y ciertos requerimientos de su hábitat para sobrevivir. Dicho fragmento está aislado por la matriz (de potrero-cultivos) y el efecto de borde promueve cambios ambientales que afectan directamente a las especies más vulnerables (Laurance et al., 2002).

La diversidad de anfibios y reptiles se ve afectada por factores tales como la destrucción y deterioro del hábitat que amenazan la supervivencia de estos organismos. Tal destrucción está caracterizada por la disminución de cobertura vegetal, temperaturas más altas, suelos más bajos, velocidad del viento incrementada, humedad atmosférica menor y contaminación química (Saunders et al. 1991, Murcia 1995). La simple deforestación provoca disturbios consecuentes como incendios, creación de aserraderos, cacería furtiva y cambio de uso de suelo para la ganadería extensiva, que irremediamente penetra en los remanentes de selva y provoca cambios ecológicos a su diversidad. Desestabiliza a las comunidades naturales por el flujo de animales y propágulos de plantas que vienen de la matriz circundante (Laurance et al., 2002).

La alteración ambiental reduce el número de organismos especialistas y especies de talla grande principalmente, afectando su reproducción, dispersión y etología (Fahrig, 2003). Además facilita la introducción de fauna exótica y depredadores potenciales y con ello, las enfermedades infecciosas (Crump, 2003; Beebee y Griffiths, 2005). Esto promueve la eliminación de recursos por competencia y disminución de la variabilidad genética (especialmente en remanentes pequeños que poseen poblaciones reducidas y aisladas por la matriz; Saunders et al., 1991), alcanzando así la declinación actual de las poblaciones (Green et al., 2001).

El estimador de riqueza Chao 2 mostró el mayor porcentaje de especies de anfibios en la Selva Montepío (87%), siendo la zona mejor muestreada y representada (aunque no por ello más rica). Mientras el Acahual Montepío obtuvo un porcentaje deficiente y poco representativo (65%), prediciendo la existencia de más especies únicas en esta zona. Esto sugiere que el Fragmento Montepío podría llegar a tener un mayor número de anfibios con características generalistas y poco susceptibles ante el deterioro del hábitat (como *C. rhodopis*, *T. picta*, *L. berlandieri*, *C. marinus* y *S. baudini*). Estas especies persisten en ambientes de selva hostiles, donde la competencia por los recursos podría ser menor al igual que la presión de depredadores para las crías.

De manera contraria, se observó un buen porcentaje de muestreo alcanzado (80-98%) para los reptiles del Fragmento Estación, aproximándose bastante al número esperado de especies. Mientras que en el Fragmento Montepío el porcentaje de muestreo alcanzado resultó de regular en la Selva (con 76% de representatividad de especies encontradas) a muy bueno en el Acahual (comunidad observada >96% muy bien representada en la zona) (Soberón y Llorente, 1993), se espera encontrar aún más especies propias de interior de selva, de hábitos especializados (fosoriales o arborícolas principalmente) ya que son más difíciles de observar.

En general, el método de muestreo utilizado no fue suficiente para el avistamiento de toda la comunidad de reptiles; sin embargo, es una buena estrategia para detectar una mayor riqueza y abundancia relativa de las especies, evitando dejar fuera del muestreo a las especies raras (Gutiérrez-Lamus et al., 2004). Este método de muestreo de búsqueda visual por transectos replicados se ocupa para evaluar grandes áreas de selva, en especial para hábitat uniformes donde la observación de individuos es buena. No obstante, los hábitat disimilares tienen diferencias de visibilidad, por lo que el método sería más exitoso para zonas abiertas que para localidades con vegetación densa. Por ejemplo, es útil para evaluar la diversidad del sotobosque, como los anuros que están activos en zonas abiertas o en estanques temporales y las salamandras que viven en la hojarasca y salen a la superficie o trepan a las plantas cuando llueve. En el caso de los reptiles se requiere un mayor esfuerzo de captura que permita detectar a las especies raras para que el muestreo sea representativo; además que algunos autores proponen otros métodos para observar la mayoría de la comunidad, como las barreras de desvío y muestreos en sitios de reproducción y en microhábitat de dosel y ambientes subterráneos (Crump y Scott, 1994; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

Es importante considerar la flexibilidad del uso de hábitat, que incrementa la oportunidad de persistencia en ambientes perturbados o fragmentados (Law y Dickman, 1998). Aquellas especies de vertebrados tropicales que toleran o usan la matriz, tienden a ser menos vulnerables a la fragmentación que aquellas que la evitan (Gascón et al., 1999). Por ejemplo, Urbina-Cardona y colaboradores (2006), observaron que los anfibios *S. baudini*, *T. loquax*, *T. picta*, *L. berlandieri* y *S. leprus* vocalizan en cercas vivas y pequeños arbustos durante el año, considerándose como especies que utilizan los bordes de selva para realizar su reproducción, al ser tolerantes al disturbio; mientras que algunos reptiles prefieren los claros de selva y zonas abiertas (*A. undulata* y *S. variabilis*) los cuales pueden afectar a las especies de interior al ser eficientes competidoras y depredadoras activas.

Mientras más se aproxime la matriz a la estructura y microclima de la selva nativa, es más probable que las especies sensibles a la fragmentación puedan utilizarla como fuente de recursos que ayudan a mantener a las poblaciones del fragmento (Laurance et al., 2002). Como ejemplo, un proyecto a largo plazo mostró que la riqueza de especies de pequeños mamíferos y ranas incrementó después de la fragmentación de la selva Amazonia central, prácticamente sin perder especies originales. Esto fue debido a que algunas de ellas se asociaron con hábitat de matriz y fragmentos invadidos para realizar su reproducción, y al establecimiento de especies oportunistas asociadas a potreros y vegetación secundaria (De Lima y Gascón, 1999; Gascón et al., 1999).

7.3. Variación espacial en la estructura de las comunidades

La abundancia de los individuos de las comunidades de anfibios y reptiles no tiende a una distribución normal, se ajusta mejor al modelo de distribución de series logarítmicas. La rareza es una característica intrínseca y crítica de las comunidades tropicales. La mayoría de las especies son localmente raras o de baja abundancia en su rango geográfico, debido a la pobreza de nutrientes del suelo, que conlleva a una producción limitada de frutos y flores, y la disminución del follaje, haciendo que tanto vertebrados como invertebrados reduzcan su abundancia en los fragmentos (Laurance et al., 2002). Tal abundancia de especies en los fragmentos difiere de la de selvas prístinas. Algunas de ellas disminuyen su densidad y otras llegan a la hiperabundancia, convirtiendo a las comunidades fragmentadas en sitios dominados por especies generalistas que toleran la matriz, especies oportunistas adaptadas al disturbio y con requerimientos de área poco específicos (Laurance et al., 2002; Pineda y

Halffter, 2004). Debe considerarse además que la rareza de las especies puede variar en el tiempo, por ejemplo, ciertas especies dominantes se encuentran en alta densidad por la época reproductiva, y cuando no es época de apareamiento, disminuye su abundancia. Así, la abundancia va cambiando a lo largo del año (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

En el caso de los anfibios, el Fragmento Montepío no se ajusta al modelo de series logarítmicas ya que no muestra especies raras en la distribución de las abundancias, determinando así una mayor cantidad de especies comunes y una extrema dominancia que se refleja de la misma manera en el análisis de abundancia proporcional de especies para el complejo Montepío. Dicho resultado podría deberse a la vasta abundancia de las especies dominantes (*C. rhodopsis* y *A. uniformis*), las cuales pueden influir en la estabilidad y resiliencia de las comunidades nativas, y limitar de forma negativa su abundancia y distribución al competir potencialmente por los recursos disponibles de la zona (Saunders et al., 1991; Oyama, 2002).

Para los reptiles, la distribución de las cuatro zonas sí se ajustó al modelo de series log, tal como se esperaba ($\approx 75\%$ para el Acahual Montepío y la Selva Estación), presentando un patrón constante, donde la mayoría de las lagartijas son abundantes y las serpientes son raras (con excepción de *B. asper* e *I. cenchoa*). Sin embargo, debido a la fragmentación actual, han ocurrido cambios en la estructura de varias poblaciones, como *C. hernandesi*, que mostraba una baja abundancia en la selva y ahora es un reptil muy abundante en los fragmentos (Ramírez-Bautista, 1977). Contrariamente, *A. sericeus* y *S. glaucus* son lagartijas que ahora han disminuido sus poblaciones, posiblemente por la introducción de *Hemidactylus* y el incremento de su competidora *A. uniformis* en la región (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

La diversidad de anfibios (según el índice de Shannon) es mayor en el Acahual Estación, siendo más dominada la zona de Selva Montepío; mientras que para los reptiles, la mayor diversidad se observa en el Acahual Montepío, y la Selva Estación parece más dominada según el índice de Berger-Parker. Como tales índices no son muy fiables en términos de su interpretación biológica (Magurran, 2004), se tomó en cuenta el análisis SHE de diversidad, el cual reflejó para el Fragmento Montepío una mayor dominancia de anfibios dada por la reducción de la equitatividad y la creciente acumulación de riqueza, haciendo que la diversidad disminuya al aumentar la muestra de individuos, probablemente por las condiciones ambientales que condicionan al remanente y en consecuencia a las especies

que lo habitan. En cambio en el Fragmento Estación los valores logarítmicos de la equitatividad disminuyen en menor proporción al acumularse más individuos, considerando a la comunidad de anfibios más diversa.

En el análisis también se puede apreciar un cambio en los patrones estructurales de los anfibios de acuerdo al tipo de vegetación. En las Selvas se observa un patrón más estable para las variables que determinan una distribución de tipo series log en el que la riqueza aumenta, la equitatividad decrece y la diversidad se mantiene estable a lo largo de los muestreos. En los Acahuals, en cambio, la comunidad de anfibios posee menos individuos y expresa una fluctuación en las variables mencionadas al incrementar la muestra, alterando de manera negativa la diversidad en las zonas. Esto puede entenderse como una comunidad muy cambiante en su estructura, ya que las especies que usan este tipo de vegetación secundaria (como los anfibios arborícolas y de reproducción indirecta), suelen ser más tolerantes a los cambios ambientales. Tales hábitat de acahual garantizan una mejor supervivencia, probablemente por la disponibilidad de recursos, la heterogeneidad del hábitat y menor competencia y depredación que presentan especialmente en época de lluvias (Laurance et al., 2002). La dependencia al cambio en la precipitación que abunda principalmente en la época reproductiva (verano), promueve variabilidad en la riqueza y densidad a lo largo del año. En este caso, la zona que presenta una comunidad de anfibios más estable en cuanto a su estructura es la Selva Estación y contrariamente el Acahual Montepío.

Cabe destacar que Urbina-Cardona y Reynoso (2005) encontraron de manera contrastante que las especies como pequeños anfibios y reptiles arborícolas tienden a aumentar al interior de la selva y son más afectados por el borde. Los anfibios terrestres y reptiles fosoriales son menos vulnerables a alteraciones del hábitat, (especialmente si su desarrollo es directo), tolerando más la desecación.

Para los reptiles el patrón de series logarítmicas es mucho más claro, principalmente en las selvas donde la diversidad se estabiliza al acumularse los individuos, pues la riqueza aumenta y la equitatividad decrece. En los acahuals también se presenta una ligera fluctuación al contar con menor acumulación de individuos; sin embargo, al aumentar éstos, las variables tienden a ajustarse a la distribución de series log, nivelando su diversidad. Si las comunidades exhiben características de distribución del tipo series log, se entiende que la

comunidad está estructurada por un número reducido de especies abundantes y una proporción relativamente grande de especies raras (Magurran, 2004).

Lo que se espera encontrar es que la fluctuación en los patrones de acumulación de diversidad y equitatividad, lleguen a identificar ciertos cambios estructurales o de composición de la comunidad (Osterman et al., 2002) y ciertos límites de hábitat para las comunidades de anfibios y reptiles. En este caso, los cambios en la equitatividad pueden reflejar mejor los cambios reales en la diversidad de especies y sus patrones de abundancia. Por ejemplo, si la equitatividad decrece, sugiere que las especies muestreadas tienden a ser relativamente raras o no frecuentes en la comunidad, como sucede en la comunidad de anfibios en el Fragmento Montepío; y si el incremento en la riqueza fuera mayor que el decrecimiento en la equitatividad, la diversidad aumentará. Esto sugiere que las especies encontradas son comunes o poseen abundancias similares (Small y McCarthy, 2002) como ocurre con los anfibios del Fragmento Estación. Tales resultados pueden sugerir que los factores intrínsecos de cada zona afectan la estructura de las comunidades (Andrén, 1994). En este caso, el Fragmento Estación tiene la mayor probabilidad de poseer ambientes más estables, permitiendo el establecimiento y permanencia de las especies de anfibios, provocando las mismas posibilidades de supervivencia entre los individuos; mientras que en el Fragmento Montepío las condiciones ambientales fluctuantes impiden el desarrollo y oportunidades similares de supervivencia, llevando a ciertas especies a la dominancia, lo que afecta su diversidad.

La gran discrepancia entre los valores de riqueza observados y esperados (principalmente con los reptiles de la Selva Estación) sugiere que el esfuerzo de muestreo pudo haber sido insuficiente para una captura adecuada del actual número de especies totales que existen en la comunidad de reptiles. La alta riqueza estimada puede haber resultado de varias especies con distribución fraccionada o poco común, evidenciadas por una baja equitatividad y riqueza incrementada, como los individuos observados del Acahual Estación, que son mayores que los esperados, prediciendo una menor dominancia en el conjunto. Las comunidades que contienen proporciones relativamente grandes de especies raras pueden requerir de áreas y muestras más grandes (Small y McCarthy, 2002).

7.4. Variación espacial de la diversidad entre hábitat

Las zonas que conforman al Fragmento Montepío tienen una composición herpetofaunística muy similar, ya que se encuentran en el mismo espacio geográfico (Cerro del Borrego) y posiblemente debido a que el acahual presenta características estructurales similares a la selva remanente. Las especies pueden transitar libremente de un tipo de vegetación a otro, siempre y cuando no sean vulnerables ante la degradación de su hábitat y los cambios ambientales consecuentes. La diferencia en la cobertura vegetal entre los sitios implica distintas capacidades para soportar ciertos conjuntos de especies, influyendo tanto en la riqueza como en la composición de la comunidad (Pineda y Halffter, 2004).

Para el caso del Fragmento Estación, existen mayores diferencias en la comunidad de anfibios y reptiles entre selva y acahual, debido a la distancia entre zonas y las características ambientales propias de cada hábitat, lo que se traduce en un incremento de su diversidad beta o recambio de especies.

7.5. Análisis de diversidad beta

El bajo recambio de especies en el Fragmento Montepío resulta de la proporción de especies generalistas que mantiene y que se mueven entre los gradientes de selva-acahual. Colonizan zonas hostiles y comparten los diferentes hábitat con las especies especialistas, disminuyendo con ello la diversidad beta, pues la misma estructura espacial del fragmento mantiene hábitat bien conservados entre zonas con diferente grado de perturbación (acahuales-potreros-cultivos) (Moreno y Halffter, 2001).

El análisis de agrupamiento para los reptiles del Fragmento Montepío aportan en este caso un 67% de similitud y los anfibios un 50%, ya que ciertos reptiles observados se encontraron habitando tanto zonas de vegetación primaria como secundaria (e.g. *C. hernandezi*, *S. variabilis*, *A. uniformis*, *S. cherriei*, *A. undulata*, *I. cenchoa*, *R. decorata* y *B. asper*), sugiriendo con ello que la composición de reptiles en zonas que están en el mismo espacio geográfico es la misma. Esto indica que tales especies son menos vulnerables, al tener una mayor vagilidad que les permite la recolonización de nuevos sitios, y pueden resistir más las fluctuaciones de su entorno, como la desecación, posiblemente por tener una piel cubierta de escamas y a su reproducción por huevo amniótico, lo que les permite sobrevivir más fácilmente que los anfibios a condiciones desfavorables (López-González et al., 1993).

Entre Acahuales, las dos comunidades se parecen más (58%) que las encontradas entre Selvas (50%), lo que se comprueba con la presencia de más diversas especies exclusivas de interior en la selva (como salamandras y lagartijas arborícolas y serpientes fosoriales), y menos especies abundantes y generalistas que soportan los efectos de la fragmentación (como ranas de reproducción indirecta, lagartijas y serpientes terrestres) en los acahuales (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

En cuanto a los anfibios, se considera que las especies que conforman a los Acahuales son mucho más afines (64%) que las encontradas entre la Selva y el Acahual Montepío (50%), quizá porque estos organismos buscan condiciones similares de hábitat para sobrevivir y realizar su ciclo de vida con éxito (e.g. *L. berlandieri*, *G. elegans*, *C. marinus* y *S. baudini*) (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005). Entre dos tipos de vegetación diferentes la composición debe ser más variable. A pesar de que no se observa un impacto claro en Montepío, la fragmentación del hábitat puede llegar a restringir los movimientos de anfibios dentro de su ámbito hogareño y reducir finalmente su potencial de recolonización. Tal es el caso de ciertas especies bifásicas (acuáticas y terrestres) que requieren de un mosaico de hábitat y deben migrar entre sitios adecuados (Crump, 2003). Sólo algunos anfibios generalistas llegan a interactuar en selva y acahual, compartiendo el mismo espacio y los mismos recursos que las especies de interior de selva (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

7.6. Variación temporal en la estructura de las comunidades

Para Los Tuxtlas, el patrón en la estructura de anfibios y reptiles de Selva Alta Perennifolia es explicado por la combinación de cobertura de dosel, temperatura y cobertura de hojarasca en lluvias; y por la combinación de distancia a los ríos, temperatura y cobertura de hojarasca en secas (Urbina-Cardona et al., 2006). El patrón general de las comunidades de anfibios y reptiles en las cuatro zonas mostró que los individuos adultos y crías principalmente incrementan su número en temporada de lluvias (entre agosto y noviembre), debido a que el periodo reproductivo de la mayoría de estas comunidades se asocia con la época del año de mayor humedad y precipitación (Hanken, 1999). Este fenómeno es vital para los anfibios (e.g. *G. elegans*, *L. berlandieri*, *L. vaillanti*, *T. picta* y *O. cavifrons*) que dependen de cuerpos de agua (Urbina-Cardona et al., 2006). En el caso contrario, para la época de nortes y secas (entre noviembre y abril) las abundancias decrecen, principalmente las crías de desarrollo indirecto, pues su mortalidad suele ser más alta por las condiciones cambiantes del clima y la

presión de depredación que las hace más vulnerables (Hanken, 1999; Beebee y Griffiths, 2005).

Específicamente con anfibios, existen diferencias claras en el número de individuos para las selvas, donde las abundancias son muy fluctuantes a lo largo del año. Existe una menor equitatividad en la comunidad, debido en gran parte por una mayor competencia intra e interespecífica, la limitación de los recursos disponibles, baja capacidad de dispersión y la depredación (Green et al., 2001; Crump, 2003). Para los acahuales casi no hay fluctuación en las abundancias y esto se interpreta como una zona más estable para el ciclo de vida de ciertos organismos (principalmente especies generalistas y tolerantes a la fragmentación), ya que probablemente no existen tantos competidores en sitios abiertos y la mortalidad sigue siendo menor (Saunders et al., 1991; Laurance et al., 2002).

Según Urbina-Cardona y Reynoso (2005) la mayoría de los anfibios de zonas perturbadas, como potreros, presentan un modo reproductivo indirecto que los liga a cuerpos de agua, mientras que los de selva tienden a independizarse de ambientes acuáticos. Esto indicaría que en hábitat más conservados (selvas) la abundancia de los anfibios de desarrollo directo es más estable a lo largo del año, mientras que en ambientes perturbados (acahuales), las abundancias deben ser más fluctuantes en el tiempo, disparándose la población de anfibios de vida bifásica en época de lluvias y decreciendo drásticamente en nortes y secas.

Estadísticamente, la abundancia de anfibios a lo largo del año no se vincula de manera significativa con los cambios en la temperatura ambiental y con la precipitación, excepto para el caso de la Selva Montepío. Esto sugiere que si bien los anfibios que habitan dicha zona pueden estar más expuestos a los cambios climáticos, no presentan claramente los efectos negativos de la fragmentación del hábitat por ser especies generalistas o terrestres en su mayoría (De Lima y Gascón, 1999; Crump, 2003).

En cuanto a los reptiles, las abundancias de los tres estadios del Fragmento Montepío se incrementaron en agosto, quizá por ser una localidad donde los cuerpos de agua que se forman en las primeras lluvias son solo temporales. Estos organismos tienden a aprovechar las lluvias para reproducirse. Por el contrario, en el Fragmento Estación la mayor abundancia se presenta en noviembre, aumentando principalmente los adultos a finales de lluvias y comienzos de la época de nortes, probablemente porque los recursos alimenticios son seguramente más vastos, además de que las condiciones de precipitación y humedad son

más óptimas al momento en que los cuerpos de agua, tanto temporales como permanentes, alcancen un nivel máximo para poder reproducirse. La mayor parte de los reptiles se reproduce por medio de la oviparidad, indicando menores fluctuaciones poblacionales para cada época del año, por tanto los cambios ambientales les afectan menos que a los anfibios, ya que no dependen de cuerpos de agua para reproducirse. Es quizá por ello que no se presentaron correlaciones significativas entre la precipitación y la abundancia temporal de los reptiles; no obstante, la temperatura sí se vincula positivamente en todas las zonas, exceptuando el Acahual Montepío, lo que puede indicar que los reptiles encontrados allí soportan con mayor dificultad la temporada de secas, a pesar de ser más tolerantes a ambientes perturbados. Dicho acahual se halla inmerso en una matriz que de manera negativa puede influir en la ecología y en los efectos de borde que provocan a las especies (Laurance et al., 2002), y que tienen un fuerte componente estacional. En este caso, los cambios en la temperatura cerca de los bordes pueden alterar la distribución de anfibios y reptiles por su dependencia sobre el ambiente para proveer calor corporal (ectotermia). La preferencia hacia el borde se refleja en época de lluvias, porque las especies evitan el interior de la selva y en época de secas las especies evitan los bordes (Lehtinen et al., 2003). Sin embargo, la preferencia de ciertas especies por los bordes se puede deber a que éstos les provean mejores oportunidades de reproducción y forrajeo, o índices reducidos de depredación y parasitismo; por ello, las especies los explotan selectivamente, dependiendo de la hora del día, las condiciones climáticas, la estación del año o el estadio de vida (Schlaepfer y Gavin, 2001).

Cabe mencionar que existen herramientas ecológicas que logran definir las variaciones en la estructura de las especies a través del tiempo, como el análisis a nivel de hábitat preferencial y el modo reproductivo (principalmente para anfibios), los cuáles permiten reflejar claramente la historia natural de las especies y aportan información de interés para definir patrones de diversidad a lo largo de gradientes de hábitat (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

7.7. Variación temporal en la estructura de especies dominantes

Algunas especies de anfibios son claramente dominantes en la comunidad, tal es el caso de la ranita *Craugastor rhodopis*, especie asociada al interior de la selva que domina extensamente las cuatro zonas, influyendo así en la variación estructural de toda la comunidad a lo largo del año (Gutiérrez-Lamus et al., 2004). Las especies que incrementan

por la modificación de su hábitat pueden tener un impacto significativo sobre el resto de la comunidad. El aumento de su tamaño poblacional puede saturar al remanente, llegando a hacer más complejas las interacciones intra e interespecíficas, como la competencia y depredación, ya que la disponibilidad de recursos se ve afectada por sobreexplotación, alterando con ello los patrones de fecundación (Saunders et. al., 1991). En el caso de *C. rhodopis*, su población se incrementa abruptamente en época de nortes (noviembre-enero), siendo progresivamente más abundante en la selva que en los acahuales. Esto puede deberse a que tiene la ventaja de tener desarrollo directo fuera del agua, lo que reduce su vulnerabilidad ante los cambios de humedad en su hábitat y con ello un mayor éxito reproductivo. Sin embargo, otras especies del género *Craugastor*, además de algunas salamandras pletodóntidas, pueden ser especialmente afectadas por la alteración del hábitat por un mayor aislamiento que reduce la disponibilidad de sitios húmedos para la ovoposición y su desarrollo subsecuente (Schlaepfer y Gavin, 2001; Crump, 2003).

En el caso de la Selva Montepío, se presenta un mayor número de individuos de la especie dominante *C. rhodopis*, la cual presenta una abundancia máxima en agosto, reafirmando así una relación significativa entre las variables temperatura y abundancia temporal de anfibios dominantes. Algunas ranas aumentan su densidad después de la fragmentación, debido al establecimiento de especies oportunistas asociadas a hábitat modificados en los fragmentos (De Lima y Gascón, 1999). En cambio, para el Acahual Estación, las otras dos especies abundantes (*Ollotis valliceps* y *Smilisca baudini*) reducen la dominancia de la comunidad, haciéndola más equitativa.

Para los reptiles dominantes (*A. uniformis*, *C. hernandezi*, *I. cenchoa* y *S. cherriei*) la época de lluvias (agosto-noviembre) también sigue siendo muy importante para el desarrollo de sus poblaciones, existiendo mayores recursos para la alimentación y reproducción de estos organismos. Sin embargo, sólo se encontraron relaciones significativas entre la temperatura y los reptiles dominantes de la Selva Montepío y el Acahual Estación, lo cual sugiere que tales especies pueden prescindir de la cantidad de precipitación captada en dichas zonas para sobrevivir. Su densidad poblacional depende en mayor grado de la tolerancia específica ante los cambios de temperatura a lo largo del año (Lehtinen et al., 2003), haciéndolas menos vulnerables a la transformación de su hábitat.

El reptil más dominante para las cuatro zonas es la pequeña lagartija *A. uniformis*, considerándose como una especie con muy buen éxito reproductivo y de hábitos generalistas. Su abundancia es más estable a lo largo del año en áreas abiertas como el

Achual Montepío, ya que no hay tanta presión de depredación ni competencia interespecífica, mientras que en áreas de interior, como la Selva Montepío, tiende a abundar, incrementando el número de individuos. Al ser especies generalistas obtienen más recursos alimenticios, refugios y zonas de reproducción de la diversidad del microhábitat, y se ven menos afectados por el efecto de borde y el aislamiento entre remanentes, llegando a adaptarse a la fragmentación (Urbina y Londoño, 2003).

7.8. Importancia de la composición original de la selva

La importancia de los remanentes de selva tropical radica en el mantenimiento de la diversidad de la región, principalmente *in situ*, aunque actualmente no se sabe si la fragmentación ha alterado su composición original (Moreno y Halffter, 2001).

Los remanentes recientemente aislados pueden continuar perdiendo especies, proceso que perdurará por largos periodos si no se da un manejo de restauración controlada. Los remanentes aislados hace mucho tiempo han perdido una proporción de las especies originalmente presentes, y habrán ganado un componente adicional de especies invasoras que son capaces de establecerse en ambientes fragmentados (Gascón et al., 1999). Para medir la diversidad en los remanentes se toma en cuenta, principalmente, la composición de especies ya que la riqueza puede incrementar potencialmente en los fragmentos por el establecimiento de especies exóticas (de borde y matriz) al interior de la selva; mientras que el número de especies originales puede continuar declinando (Saunders et al., 1991; Andrén, 1994). Una de las metas para conservar la diversidad de especies se logra a través del mantenimiento de los ejemplares originales más representativos de cada comunidad, para lo cual se necesita conocer su distribución y así seleccionar las áreas adecuadas (Saunders et al., 1991).

Tomando en cuenta la información contenida en los Anexos 3 y 4 principalmente, se sugiere que las especies de densidad mínima, con distribución limitada tanto geográfica (continental y nacional) como ecológica (altitudinal y latitudinal), de origen endémico, de importancia dentro de la cadena trófica, con cierta vulnerabilidad hacia la pérdida del hábitat, de baja tasa reproductiva y con alguna categoría de riesgo, serán primordiales para establecer futuras estrategias de conservación para la localidad de Montepío y para la región de Los Tuxtlas, en general (Jones et al., 2003; Ubeda y Grigera, 2003). Bajo estos criterios, se pueden considerar que los anfibios *Bolitoglossa platydactyla*, *Pseudoeurycea orchimelas* y

Craugastor berkenbuschi son las especies más críticas y requieren pronta conservación debido a su distribución limitada, endemismo, riesgo de extinción y vulnerabilidad ante los disturbios que está sufriendo la región. Además, *Ollotis cavifrons*, *C. alfredi* y *C. vulcani* son también consideradas especies en estado crítico, pero con menos intensidad.

Cabe destacar que la especie *C. vulcani*, se presenta en la lista roja como endémica y En peligro por tener una distribución geográfica menor a 5,000 km² o no existir en más de 5 localidades (IUCN, 2006), mientras que en la NOM-059 ni siquiera está clasificada, debido a su falta de actualización (Norma Oficial Mexicana, 2002). En cuanto a la rana *C. rhodopis* está clasificada como Vulnerable en la IUCN, ya que su distribución geográfica estimada en menos de 20,000 km², está severamente fragmentada o no existe en más de 10 localidades y presenta una disminución continua de sus poblaciones (IUCN, 2006). Sin embargo, aunque en ciertas regiones de Veracruz como en hábitat de Bosque Mesófilo, dicha especie tiende a ser rara (Pineda y Halffter, 2004), en este trabajo se considera como la más abundante dentro de la Selva Alta Perennifolia. De manera contrastante, las salamandras *B. alberchi* y *B. rufescens* presentaron bajas abundancias, indicando que sus poblaciones locales pueden estar amenazadas, lo cuál no concuerda con el estatus de riesgo en que la IUCN las cataloga (IUCN, 2006). Lo anterior sugiere que los datos de abundancias obtenidos a partir de estudios en campo, son suficientemente robustos para cambiar las categorías de riesgo de extinción de las especies que se han basado anteriormente en datos subjetivos; por ello el presente trabajo es importante para aportar información actual que permita reclasificar el grado de amenaza de ciertas especies de herpetofauna en la región de Los Tuxtlas.

Para los reptiles, las lagartijas *Anolis barkeri* y *Lepidophyma pajapanense* son de interés ecológico para zonas de selva conservada; y las serpientes *Coniophanes imperialis*, *Clelia scytalina*, *Radhinaea decorata*, *Oxyrhopus petola* y *Leptodeira septentrionalis*, para zonas con efectos de fragmentación, principalmente para el Fragmento Montepío.

El reconocimiento ecológico de dichas especies permitirá la conservación y heterogeneidad de sus poblaciones, el restablecimiento de la comunidad y sus interacciones, la migración y conectividad entre remanentes de selva y la heterogeneidad de ambientes, permitiendo así la permanencia de la mayor biodiversidad existente en la localidad y la región. En la actualidad sigue existiendo una gran carencia de información, principalmente sobre la fauna de la Reserva de Los Tuxtlas, lo cual provoca estrategias de conservación fallidas, debido a que las decisiones se toman de manera especulativa o por consecuencias políticas, y no como un producto del conocimiento científico sólido (Hernández et al., 2001).

Desde un punto de vista científico, es preciso entender los procesos ecológicos y evolutivos que se presentan en la naturaleza, para responder más certeramente a los problemas que la afectan (Jones et al., 2003).

Socialmente, para poder lograr la conservación de especies prioritarias, se requiere de la participación de las comunidades rurales, ya que son parte esencial del conocimiento empírico, manejo y explotación de los recursos de la región (Morales-Mávila y Villa-Cañedo, 1998; Crump, 2003). En este sentido, las iniciativas de educación son extremadamente necesarias en todos los niveles para incrementar el entendimiento de la importancia clave de retener la vegetación nativa y otros hábitat heterogéneos (como los acahuales y corredores biológicos) que permitan la dispersión de especies en paisajes deforestados y fragmentados (De Lima y Gascón, 1999). Estos tipos de vegetación son de primordial importancia para lograr una conectividad del paisaje entre las zonas núcleo y las zonas de amortiguamiento de la Reserva, principalmente al favorecer la presencia de árboles de especies nativas de dosel y subdosel al interior de los campos ganaderos y agrícolas, ya que benefician la dispersión de los animales, las semillas y el polen entre los fragmentos de selva, además de que mantienen la capacidad de regeneración dicho hábitat (Laborde, 2004b).

Así, de manera integral, la biología de la conservación debe avocarse a balancear la preservación de la tierra y su biodiversidad y al mismo tiempo lograr un desarrollo económico que sea sustentable para la comunidad rural (Crump, 2003). Para lograr una óptima conservación de la biodiversidad, se requiere conocer la estructura y la dinámica de la selva, el proceso de regeneración de la vegetación, y los cambios espaciales y temporales entre selvas, potreros y acahuales (Laborde, 2004b). Dichos resultados garantizarán el mejoramiento tanto ecológico como socioeconómico y cultural de los trópicos mexicanos.

8. CONCLUSIONES

a) El Fragmento Montepío posee una menor riqueza y diversidad en comparación con la zona conservada, tal como se esperaba. Para la comunidad de anfibios del Fragmento Montepío, los dos tipos de vegetación se encuentran dominados por una rana (*C. rhodopis*), y la distribución de sus individuos es desigual; no así en el Fragmento Estación, donde las especies se distribuyen de manera más equitativa en la selva y el acahual, disminuyendo su dominancia y aumentando su diversidad. En el caso de los reptiles, los acahuales presentan menor dominancia, por lo que sus comunidades son más equitativas y diversas que en las selvas, las cuáles se encontraron más dominadas en ambos fragmentos, contrariamente a lo esperado.

b) El Fragmento Montepío posee especies de anfibios (*O. valliceps*, *B. alberchi*, *P. orchimelas*, *C. vulcani*) y reptiles (*C. scytalina*, *L. septentrionalis*, *N. sebae* y *M. limbatus*) que han disminuido su abundancia a consecuencia de su aislamiento, ausencia de cuerpos de agua permanentes, reducción del follaje y baja disponibilidad de recursos alimenticios, lo cual las hace más vulnerables y las excluye al interior de la selva. Otras especies generalistas de selva y acahual (*C. rhodopis*, *L. berlandieri*, *S. baudini*, *A. uniformis*, *A. undulada*, *B. asper*, *C. hernandezii*, *I. cenchoa*, *R. decorata*, *S. cherriei* y *S. variabilis*) son más vágiles y toleran la fragmentación de su hábitat, incrementando sus poblaciones hasta hacerse dominantes en las selvas y al sobreexplotar los recursos de esta zona terminan frecuentando sitios medianamente perturbados como los acahuales viejos o de monte alto.

c) Existe una relación directa entre el aumento de temperatura y la abundancia de individuos a lo largo del año, incrementando tanto anfibios como reptiles entre agosto y noviembre, debido a que la mayor disponibilidad de recursos alimenticios y el periodo reproductivo se asocia con la época más calurosa.

d) Se consideran a los reptiles *C. scytalina*, *C. imperialis*, *L. septentrionalis*, *O. petola* y *R. decorata*, como especies de interés ecológico dentro de las zonas alteradas del Fragmento Montepío, ya que su distribución limitada, contraria a su comportamiento vágil, las hace vulnerables a la fragmentación del hábitat, considerándose como especies primordiales para su conservación. Reconociendo las características anteriores, además de estar en categoría de riesgo según la NOM-059 y ser endémicas, las especies *L. pajapanense* y *P. orchimelas* son de suma importancia para la conservación de la diversidad dentro de las zonas de selva conservada.

APÉNDICE 1. Lista de imágenes de las especies de anfibios y reptiles de muy baja abundancia dentro de los Fragmentos Montepío y Estación (Fuente: Lee, 1996; Campbell, 1998).







*Eicimia
publia*



Leptodeira septentrionalis



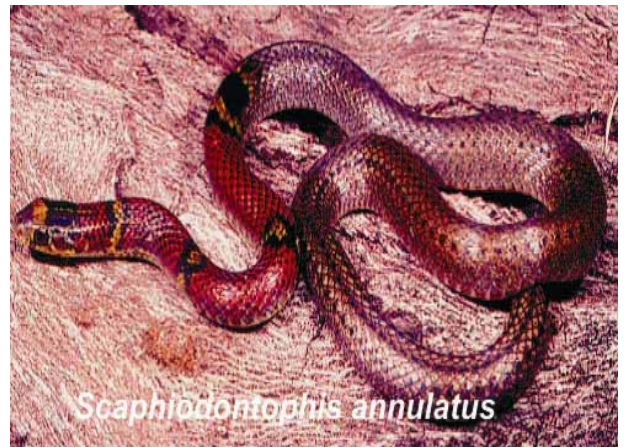
Ninia sebae



Oxyrhopus petola

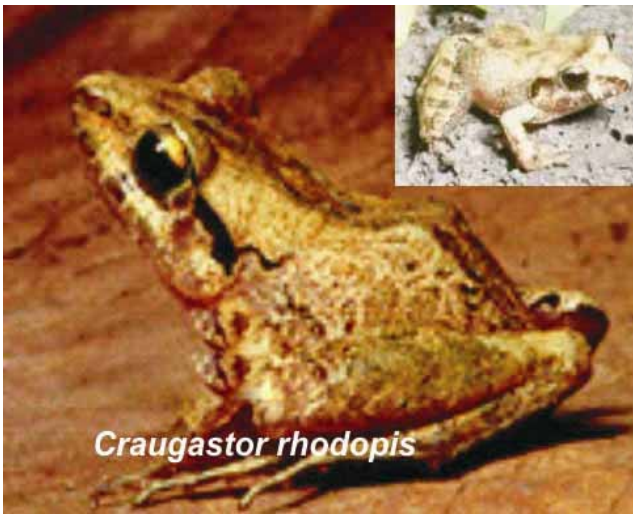


Rhadinaea decorata



Scaphiodontophis annulatus

APÉNDICE 2. Imágenes de las especies de anfibios y reptiles de extremada abundancia dentro de los Fragmentos Montepío y Estación (Fuente: Lee, 1996; Campbell, 1998).



**APÉNDICE 3. Historia natural de las especies únicas de anfibios (las especies que tienen asterisco, son de origen endémico).
Riesgo: Pr= Protección especial; EN= en peligro; VU= vulnerable; NT= casi amenazado; LC= preocupación menor. Fuente (Lee, 1996; Mendelson III, 1997; Vogt et al., 1997; Campbell, 1998; Campbell y Savage, 2000; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; IUCN, 2006).**

Especie	Distribución	Reproducción	Hábitos	Hábitat esperado	Hábitat observado	Alimentación (depredador y presas)	Riesgo
<i>Bolitoglossa platydactyla</i> * (salamandra lengua hongueada pies anchos)	Desde el sureste de Veracruz (Catemaco y Sierra de Santa Marta) hasta Honduras	Tienen desarrollo directo , poniendo sus huevos en la tierra	Nocturna y arborícola o terrestre	Interior de bosque tropical perennifolio, en bromelias y platanares	Selva Estación	Consume insectos principalmente	Pr NT
<i>Ollotis cavifrons</i> (sapo de montaña)	Arriba de los 800 m de altitud en el volcán de San Martín y Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz (400-1600 m)	Presentan desarrollo indirecto : entre julio y enero comienza la época reproductiva, poniendo gran cantidad de huevos (hasta 2000) en arroyos o corrientes de agua	Diurno y terrestre, asociado al agua	interior de bosque tropical perennifolio, bosques de pino, ríos permanentes	Selva Estación	Consume insectos (escarabajos, hormigas, larvas de mariposa) Depredado por peces, murciélagos y serpientes (<i>Coniophanes, Drymarchon, Leptodeira</i>)	Pr EN
<i>Craugastor alfredi</i> (rana trepadora de Alfred)	Centro y este de Veracruz, Tabasco y el norte de Chiapas, hasta Guatemala (desde el nivel del mar hasta los 600 m)	Tienen desarrollo directo , poniendo sus huevos (de 20 a 30) de forma terrestre durante la época de lluvias	Arborícola o terrestre, crepuscular y nocturno	Interior de selvas tropicales húmedas, en vegetación baja	Selva Estación	Principalmente consumen invertebrados (insectos). Sus depredadores son aves, mapaches, garzas, nutrias y otras serpientes (<i>Drymarchon, Leptophis, Rhadinaea y Leptodeira</i>)	VU
<i>Craugastor berkenbuschi</i> * (rana ladrona de Berkenbusch)	Sureste de México (abunda en el bosque de la Estación a altitudes bajas)	Tienen desarrollo directo , ponen de 20 a 30 huevos grandes en nidos terrestres en época de lluvias	Diurna y nocturna, terrestre, asociado al agua	Interior de selvas tropicales húmedas, en vegetación baja, cuerpos de agua	Selva Estación	Consumen insectos. Serpientes como <i>Rhadinaea</i> depredan nidos terrestres; aves, mapaches, garzas, nutrias y serpientes (<i>Drymarchon, Leptodeira y Leptophis</i>) depredan adultos	Pr NT
<i>Craugastor vulcani</i> * (rana de bosque)	Vertiente Pacífica de México, al sureste de Veracruz, en la Sierra de Los Tuxtlas (entre 400 y 1200 m de altitud)	Tienen desarrollo directo , sin larva, ovopositan en nidos terrestres en época de lluvias	Nocturna, terrestre, asociado al agua	Interior de selvas tropicales húmedas, en vegetación baja, estanques de baja montaña	Selva Estación y Montepío, Acahual Estación	Consumen insectos. Serpientes como <i>Rhadinaea</i> depredan nidos terrestres; aves, mapaches, garzas, nutrias y serpientes (<i>Drymarchon, Leptodeira y Leptophis</i>) depredan adultos	EN

Especie	Distribución	Reproducción	Hábitos	Hábitat esperado	Hábitat observado	Alimentación (depredador y presas)	Riesgo
<i>Pseudoeurycea orchimelas</i> * (salamandra lombriz veracruzana)	Sureste de México (desde los 100 m de altitud en la Estación hasta arriba de los 1300 m en la sierra de Santa Marta, Veracruz)	Tienen desarrollo directo , ponen de 5 a 10 huevos en época de lluvias	Nocturna y diurna, fosorial y terrestre	Interior de selvas tropicales húmedas, en vegetación baja	Selva Montepío y Estación	Consumen insectos y hojas	Pr EN
<i>Lithobates berlandieri</i> (rana leopardo de Berlandier, rana del Río Grande)	centro de Texas y sureste de Nuevo México, Chihuahua, Coahuila, Durango, N.L., Tamaulipas, S.L.P., Oaxaca, Guerrero, Península de Yucatán, Belice, Guatemala y Nicaragua (hasta los 1500 m)	Tienen desarrollo indirecto : en época de lluvias ponen sus huevos dentro de cuerpos de agua permanentes y temporales; los renacuajos se ven de febrero a septiembre y los juveniles en marzo y abril	diurna y nocturna , terrestre y acuática	tolera acahuales y bordes de selvas tropicales y subtropicales húmedas y secas, matorrales, humedales, cerca de cuerpos de agua	Acahuales Montepío y Estación	Consumen insectos	Pr LC
<i>Lithobates vaillanti</i> (rana acuática verde de Vaillant)	Desde Veracruz, Oaxaca, Campeche y Q. Roo hasta Nicaragua, Panamá, Ecuador y Colombia (abunda en las lagunas Azul, Escondida y Zacatal, en los Tuxtlas, hasta los 750 m de altitud)	Tienen desarrollo indirecto : en época de lluvias (agosto-septiembre) solo se reproduce en cuerpos de agua permanentes y algunos temporales	Nocturna , terrestre y acuática	zonas abiertas o arbustivas, interior de selvas tropicales secas y húmedas; pantanos, cuerpos de agua	Selva Estación	Desde insectos y arácnidos, hasta peces, aves, ranas e incluso individuos de la misma especie. Sus depredadores son serpientes como <i>Clelia</i> , <i>Drymarchon</i> , <i>Drymobius</i> , <i>Leptodeira</i> , <i>Leptophis</i> , <i>Dryadophis</i> y <i>Nerodia</i>	LC
<i>Tlalocohyla picta</i> (rana arborícola pintada)	Sureste de México (S.L.P., Campeche, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz), Guatemala, Belice y noroeste de Honduras (hasta los 1300 m)	Tienen desarrollo indirecto en lagunas someras o charcas cubiertas de vegetación en época de lluvias (junio-julio y hasta diciembre) con más de dos nidadas de 15 huevos, a intervalos de 13, 20 y 30 días; poniéndolos dentro o fuera del agua	Nocturna y diurna, arborícola , asociada al agua	bordes de selva y acahual , áreas abiertas bosques, matorrales, sabanas, pantanos, estanques	Acahual Montepío	Consume insectos y los depredadores acuáticos de las crías son escarabajos, langostinos, larvas de libélulas y otros renacuajos; los depredadores de los adultos son las arañas <i>Ancylometes</i>	LC

APÉNDICE 4. Historia natural de las especies únicas de reptiles (las especies que tienen asterisco, son de origen endémico).

Riesgo: Pr= Protección especial. Fuente (Lee, 1996; Vogt et al., 1997; Campbell, 1998; Méndez-de la Cruz et al., 1999; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

Especie	Distribución	Reproducción	Hábitos	Hábitat esperado	Hábitat observado	Alimentación (depredador y presas)	Riesgo
<i>Anolis barkeri</i> * (lagartija de abanico de Barker)	Amplia distribución (25-1100 m) en el sureste de México (Balzapote, Santa Marta, Montepío y la Estación de Biología los Tuxtlas)	Ovípara: madurez reproductiva antes del año de edad, la época reproductiva ocurre a finales de mayo, poniendo de uno a siete huevos durante toda la temporada reproductiva	Diurna y arborícola asociada al agua	Interior de bosques tropicales perennifolios, en arroyos rocosos de corriente fuerte y vegetación primaria en la orilla y en sitios perturbados	Selva Estación	Consumen insectos acuáticos, grillos, larvas de moluscos y coleópteros; sus depredadores son las aves y las serpientes	Pr
<i>Anolis rodriguezi</i> (lagartija de abanico de Rodríguez, chipoyo)	Sureste de México (sur de Veracruz, Istmo de Tehuantepec y Península de Yucatán), hasta el norte de Guatemala, Belice y Honduras (hasta los 1000 m)	Ovípara: madurez reproductiva antes del año de edad, los eventos reproductivos se presentan en época de lluvias, poniendo de 1 a 7 huevos por ocasión	Diurna, arborícola y terrestre	Interior de bosque tropical perennifolio, de coníferas, pino-encino, selvas secas estacionales, bordes de selvas, áreas abiertas, arbustivas, de sotobosque o alrededor de aguadas.	Selva Estación	Come insectos pequeños, arañas y artrópodos de cuerpo suave; es depredado por aves como el gavilán y las serpientes como <i>Imantodes</i> , <i>Oxybelis</i> , <i>Rhadinaea</i> , y lagartijas como <i>Lemanctus</i> y <i>Basiliscus</i>	
<i>Clelia scytalina</i> (mata culebra)	Sureste y suroeste de México (Veracruz, Tabasco, Jalisco y Colima) y Belice hasta Costa Rica; hasta los 1200 m	Ovípara	Nocturna, terrestre	Acahuales y bosque tropical perennifolio	Selva Montepío	Come ranas, lagartijas y otras especies de serpientes, incluyendo <i>Bothrops</i>	
<i>Coniophanes fissidens</i> (culebra panza amarilla labio blanco)	Centro y sureste de México (sur de SLP, Michoacán, Veracruz, Oaxaca y Chiapas), Guatemala, Belice, Centroamérica, norte de Ecuador y Colombia (hasta los 1300 m)	Ovípara: madurez reproductiva en hembras a los 25 cm de longitud; ponen de 1 a 5 huevos entre marzo y julio	Diurna y nocturna, terrestre y fosorial	Selvas tropicales y subtropicales húmedas, abunda en selva alta perennifolia y vegetación secundaria, y ocasionalmente áreas cultivadas con sombra	Selva y Acahual Montepío	Come lombrices de tierra y larvas de lepidópteros, huevos de rana y de reptil, sapos (<i>Bufo</i>), salamandras (<i>Bolitoglossa</i>), ranas (<i>Craugastor</i>), lagartijas (<i>Anolis</i> y <i>Scincella</i>), y otras serpientes (<i>Adelphicos</i> , <i>Ninia</i> , <i>Rhadinaea</i> y <i>Tantilla</i>)	

Especie	Distribución	Reproducción	Hábitos	Hábitat esperado	Hábitat observado	Alimentación (depredador y presas)	Riesgo
<i>Coniophanes imperialis</i> (culebra vientre rojo, rayas negras)	Sur de Texas por el Atlántico hasta Belice, Guatemala y Honduras, hasta los 600 m	Ovípara: ponen de 3 a 10 huevos en la época reproductiva; los juveniles se ven en febrero y marzo.	Diurna y nocturna, terrestre y fosorial	selvas tropicales húmedas y secas, acahuales , áreas abiertas, bordes de tierras bajas húmedas o pantanosas, alrededor de ambientes urbanos	Selva Montepío	Consume insectos, ranas, lagartijas, sapos y otras culebras	
<i>Drymarchon melanurus</i> (culebra arroyera de cola negra)	Sur de Texas, sur de Sonora y Sinaloa, hacia el centro y sur de México hasta Belice, Guatemala, Centroamérica y sur de Argentina (hasta los 1900 m)	Ovípara: durante la época de lluvias, de mayo a julio, en el cual se ponen los huevos (entre 4 y 11); la eclosión se da de julio a octubre	diurna, terrestre	selvas tropicales y subtropicales húmedas y secas, tierras bajas, pantanos y hábitat acuáticos (ríos, arroyos y zonas riparias), bordes de claros en selva y acahual y áreas abiertas	Acahual Estación	depreda ranas, lagartijas, aves, mamíferos pequeños, peces, tortugas pequeñas, sapos y otras serpientes (incluyendo especies venenosas)	
<i>Ficimia publia</i> (culebra de nariz manchada)	Norte de Veracruz, Morelos, Guerrero y el sureste hasta la Península de Yucatán, Guatemala, Belice y el norte de Honduras, desde el nivel del mar hasta los 600 m (algunas alcanzan los 1500 m)	Ovípara: durante la primavera y verano se dan los eventos reproductivos	Nocturna , terrestre y fosorial	selva tropical húmeda y seca (hojarasca), en elevaciones bajas dentro de la selva alta perennifolia	Acahual Estación	dieta basada en arañas y algunos insectos como ciempiés	
<i>Lepydophyma pajapanense*</i> (lagartija nocturna de Pajapan)	Sureste de México (desde el nivel del mar hasta los 1500 m)	Ponen de 4 a 8 huevos entre marzo y mayo, eclosionan en junio o julio, con las primeras lluvias	Nocturna , terrestre	Interior de selva alta perennifolia	Selva Estación	Consume algunos insectos	Pr
<i>Leptodeira septentrionalis</i> (culebra escombrera de manchas, falsa nauyaca)	sur de Texas, Sinaloa, sur de Veracruz y Nayarit, la Península de Yucatán, Guatemala, Belice y Centroamérica hasta Perú y Costa Rica, desde el nivel del mar hasta 2300 m	Ovípara: ponen de 6 a 12 huevos entre febrero y mayo, con incubación de 70 a 85 días y eclosión en julio y agosto	Nocturna , arborícola y terrestre	Acahuales , selvas tropicales y subtropicales húmedas y secas, tierras bajas, pantanos	Selva Montepío	Come sapos (<i>Bufo</i>), ranas y sus huevos (<i>Agalychnis</i> , <i>Smilisca</i> , <i>Craugastor</i> , <i>Leptodactylus</i> e <i>Hyla</i>), lagartijas (<i>Anolis</i> y <i>Ameivas</i>), salamandras (<i>Bolitiglossa</i>), otras culebras (<i>Ninia</i> , <i>Elaphe</i>), y ratones	

Especie	Distribución	Reproducción	Hábitos	Hábitat esperado	Hábitat observado	Alimentación (predador y presas)	Riesgo
<i>Ninia sebae</i> (culebra basurera roja, dormilona)	Desde Veracruz y Oaxaca, hasta Centroamérica y Costa Rica, desde el nivel del mar hasta los 1300 m	Ovípara: en época de lluvias ponen de 1 a 4 huevos (entre marzo y septiembre), eclosionando entre 75 y 79 días. Los juveniles se ven de mayo a septiembre	Diurna y fosorial	Interior de selvas tropicales y subtropicales húmedas y secas, además de sabanas y zonas de cultivo, áreas abiertas, sobre caminos, bajo rocas y troncos	Selva Montepío y Estación	invertebrados como lombrices de tierra, babosas y caracoles terrestres, huevos de ranas, lagartijas, ranas y otras especies de serpientes	
<i>Oxyrhopus petola</i> (falso coral panza blanca)	Desde Veracruz hasta Centroamérica y de Sudamérica hasta el norte de Brasil y Bolivia por la vertiente Atlántica; desde Costa Rica hasta Ecuador por el Pacífico (arriba de los 500 m)	Ovípara: en época reproductiva ponen de 5 a 10 huevos, los cuáles eclosionan en 90 días, entre marzo y abril	Nocturna y diurna, terrestre	selva alta perennifolia, acahuales y zonas abiertas	Acahual Estación	Sus presas son roedores, lagartijas, ranas y otras serpientes	
<i>Radhinaea decorata</i> (culebra hojarasquera rayada)	Norte de SLP, Istmo de Tehuantepec, Chiapas, hasta el norte de Guatemala y sur de Belice (excepto en la Península de Yucatán), sur de Panamá, Costa Rica y tierras bajas de Ecuador (hasta los 1200 m)	Ovípara	Diurna, terrestre y fosorial	Interior de selvas tropicales y subtropicales húmedas, fuera de la selva, en algunos parches de vegetación secundaria, toleran el borde	Selva y Acahual Montepío	Come invertebrados, huevos y adultos de rana (<i>Craugastor</i>) y salamandra (<i>Bolitoglossa</i>), lagartijas (<i>Anolis</i>) y otras serpientes	
<i>Scaphiodontophis annulatus</i> (culebra media coralilla, añadida)	Sur de Tamaulipas, Istmo de Tehuantepec, Península de Yucatán y Belice hasta Centroamérica y el noroeste de Colombia, desde el nivel del mar hasta los 1200 m	Ovípara: ponen en la época de lluvias desde 2 hasta 8 huevos	Diurna, terrestre y fosorial	selvas tropicales y subtropicales húmedas y secas primarias, bosquecillos de café y bordes de otras áreas cultivadas, zonas abiertas	Acahual Estación	Su dieta se basa en lagartijas (<i>Scincella cherriei</i> , <i>Anolis</i> y especies de la familia <i>Teiidae</i>) y ranas	

APÉNDICE 5. Historia natural de las especies de anfibios y reptiles con alta dominancia dentro de las zonas de estudio. Fuente (Lee, 1996; Villarreal y Heras, 1997; Vogt et al., 1997; Campbell, 1998; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

Especie	Distribución	Reproducción	Hábitos	Hábitat esperado	Hábitat Observado	Alimentación (depredador y presas)
<i>Craugastor rhodopis</i> (ranita hojarasquera común)	Desde SLP, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, hasta el centro y sur de Guatemala y Belice hasta el norte de Honduras (desde el nivel del mar hasta 1700 m)	Tienen desarrollo directo: ponen de 20 a 30 huevos grandes en nidos terrestres en época de lluvias, los cuales	Diurno y terrestre	Interior de selva tropical y subtropical húmeda, parches húmedos en selvas tropicales secas, bordes de aguadas	Selva y Acahual Montepío y Estación	Come pequeños Invertebrados, en especial insectos; serpientes como <i>Rhadinaea</i> depredan nidos terrestres; aves, mapaches, garzas, nutrias y serpientes (<i>Oxhyrhopus</i> , <i>Coniophanes</i> , <i>Drymarchon</i> , <i>Leptodeira</i> y <i>Leptophis</i>) cazan adultos
<i>Anolis uniformis</i> (lagartija de monte, perrito, abaniquillo pequeño de selva)	Desde el sur de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco y Campeche, Chiapas, norte de Guatemala y Belice hasta el norte de Honduras (cerca del nivel del mar hasta 1900 m)	Ovípara: la producción de huevos incrementa con las primeras lluvias y declina al comienzo de secas, poniendo nidadas múltiples de un solo huevo (llegando a poner hasta 10) la eclosión se da en 35 días	Diurna, arbóricola y terrestre	Bosque de niebla, de coníferas, de pino-encino, matorral, interior de selva tropical y subtropical húmeda, selva alta sombreada y relativamente perturbada, vegetación secundaria y claros	Selva y Acahual Montepío y Estación	Come invertebrados y ranas pequeñas (<i>Craugastor</i>); cazadas por lagartijas y serpientes saurófagas (<i>Ameiva</i> , <i>Basiliscus</i> , <i>Oxybelis</i> , <i>Rhadinaea</i> , <i>Leptodeira</i> e <i>Imantodes</i>) y aves (<i>Buteo</i>)
<i>Scincella cherriei</i> (salamandrita parda)	Desde Tabasco y norte de Chiapas, Centroamérica, Panamá, Nicaragua y Costa Rica (cerca del nivel del mar hasta los 1300 m)	Ovípara: pone de 1 a 4 huevos en la época reproductiva de marzo a septiembre (junio a julio principalmente) y eclosionan en 7 u 8 meses	Diurna, terrestre fosorial	Interior de selva tropical y subtropical húmeda, selva seca, áreas abiertas	Selva y Acahual Montepío y Estación	Come artrópodos pequeños; sus depredadores son serpientes encontradas en hojarasca (<i>Coniophanes</i> , <i>Scaphiodontophis</i> y <i>Micrurus</i>)

APÉNDICE 6. Datos de colecta de las especies determinadas en el laboratorio de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM. (Colectores: Wendy Machuca y Oscar Salvatore; Municipio San Andrés Tuxtla, Veracruz, México).

FAMILIA	GENERO	ESPECIE	DETERMINO	CLAVE	FECHA	HORA	LOCALIDAD	HABITAT	ESTRATO
Polychrotidae	<i>Anolis</i>	<i>uniformis</i>	Adriana González	WO01	18-Mar-02	11:15	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	arbustivo
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO02	18-Mar-02	11:28	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO03	18-Mar-02	12:01	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Colubridae	<i>Rhadinaea</i>	<i>decorata</i>	Oscar Salvatore	WO04	20-Mar-02	09:47	Montepío	Vegetación secundaria	terrestre
Polychrotidae	<i>Anolis</i>	<i>uniformis</i>	Adriana González	WO05	21-Mar-02	09:30	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	arbustivo
Scincidae	<i>Scincella</i>	<i>cherriei</i>	Oscar Salvatore	WO06	21-Mar-02	19:33	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO07	23-Mar-02	10:01	Montepío	Vegetación secundaria	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO08	23-Mar-02	12:44	Montepío	Vegetación secundaria	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO09	23-Mar-02	13:21	Montepío	Vegetación secundaria	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO10	24-Mar-02	11:19	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO11	24-Mar-02	19:35	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO12	20-May-02	10:40	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO13	20-May-02	11:35	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO14	20-May-02	11:49	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Scincidae	<i>Plestiodon</i>	<i>sumichrasti</i>	Oscar Salvatore	WO15	20-May-02	13:37	Montepío	Selva Tropical Perennifolia	terrestre
Plethodontidae	<i>Bolitoglossa</i>	<i>rufescens</i>	Oscar Salvatore	WO16	23-May-02	22:17	Montepío	Vegetación secundaria	arborícola
Scincidae	<i>Scincella</i>	<i>cherriei</i>	Oscar Salvatore	WO17	24-May-02	19:52	Montepío	Vegetación secundaria	terrestre
Bufo	<i>Ollotis</i>	<i>valliceps</i>	Adriana González	WO18	28-May-02	11:30	Lázaro Cárdenas	Vegetación secundaria	terrestre
Leptodactylidae	<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Adriana González	WO19	28-May-02	12:12	Lázaro Cárdenas	Vegetación secundaria	terrestre
Plethodontidae	<i>Bolitoglossa</i>	<i>rufescens</i>	Oscar Salvatore	WO20	05-Nov-02	20:03	Lázaro Cárdenas	Vegetación secundaria	arborícola
Ranidae	<i>Lithobates</i>	<i>berlandieri</i>	Oscar Salvatore	WO21	07-Ago-02	12:32	Lázaro Cárdenas	Vegetación secundaria	terrestre

9. BIBLIOGRAFÍA

Alcalá, E., A. Alcalá y C. Dolino. 2004. Amphibians and reptiles in tropical rainforest fragments on Negros Island, the Philippines. *Environmental Conservation*, 31(3):254-261

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71:355-366

Andy, P. y H. Andy. 2000. Getting the measure of biodiversity. Insight review articles. *Nature*, 405: 212-219

Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. Págs. 63-80 en Llorente, J. y J. J. Morrone (comp.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. CONABIO/UNAM, México. 277 pp.

Beebee, T. J. C. y Griffiths, R. A. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 25:271-285.

Boulinier, T., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, C. H. Flather y K. H. Pollock. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology*, 82: 1159-1169.

Buzas, M. A. y L. C. Hayek. 1996. Biodiversity resolution: an integrated approach. *Biodiversity Letters*, 3: 40-43.

Cabrera Guzmán, E. 2005. Estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en fragmentos pequeños de bosque tropical perennifolio de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM. México D.F. 134 pp.

Campbell, J. A. 1998. Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan and Belize. University of Oklahoma Press. USA. 380 pp.

Campbell, J. A. y J. M. Savage. 2000. Taxonomic reconsideration of middle American frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group (Anura: Leptodactylidae): a reconnaissance of subtle nuances among frogs. *Herpetological Monographs*, 14: 186-292.

Castillo-Campos, G. y J. Laborde. 2004. *La Vegetación*. Págs. 231-263 en Guevara et al. (eds). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz.

Ceballos, G. 1993. Especies en peligro de extinción. *Ciencias*, 7: 5-10.

Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow y M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of northeastern Costa Rica. Págs. 285-309 en Dallmeier, F. y J. A. Comiskey (eds.) *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modelling: Conceptual Background and Old World Case Studies*. Smithsonian Institution, Washington, D. C.

- Cloudsley-Thompson**, J.L. 1999. The diversity of Amphibians and Reptiles: an Introduction. Springer-Verlog. London. 254 pp.
- Coates-Estrada**, R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". Instituto de Biología, UNAM. México. 151 pp.
- Colwell**, R. K. 2004. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Version 7.0 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Colwell**, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 345: 101-118.
- Colwell**, R. K., C. X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10): 2717-2727.
- CONABIO**. 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Programa de Regiones Hidrológicas Prioritarias. México.
- CONABIO**. 2006. Capital natural y bienestar social. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Crump**, M. L. y N. Y. Scott. 1994. Visual encounter surveys. Págs. 84-92 en Heyer, W., M. A. Donnelly, R. A. McDiarmid, L. C. Hayek y M. C. Foster (eds.) *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution. USA.
- Crump**, M. L. 2003. Conservation of amphibians in the New World tropics. Págs. 53-69 en Semlitsch, R. D. (ed.) *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution. USA.
- De Lima**, M. G. y Gascon. 1999. The conservation value of linear forest remnants in central Amazonia. *Biological Conservation*, 91: 241-247.
- Diario Oficial de la Federación**. 1998. Tomo DXLII, No. 16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biósfera "Los Tuxtlas".
- Díaz**, J. A., R. Carbonell, E. Virgos, T. Santos y J. L. Telleria. 2000. Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammotromus algirus*. *Animal Conservation*, 3: 235-240.
- Dirzo**, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical Area in Southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6: 84-90.
- Dirzo**, R. y A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16: 240-247.
- Entwistle**, A. y N. Dunstone. 2000. Priorities for the Conservation of Mammalian Diversity. Has the panda had its day? Cambridge University Press. Cambridge. 450 pp.

- Estrada, A.** y R. Coates-Estrada. 1995. Las selvas tropicales de México: recurso poderoso, pero vulnerable. La ciencia desde México No. 132. Fondo de Cultura Económica. México. 191 pp.
- Fahrig, L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 34: 487-515.
- Favila, M.** y A. Díaz. 1997. Invertebrados: Insecta. Historia Natural de especies: *Canthon cyanellus cyanellus*. Págs. 319-321 en González-Soriano *et al.* (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.
- Favila, M. E.** 2004. Los escarabajos y la fragmentación. Págs. 135-157 en Guevara *et al.* (eds). *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz.
- Flores-Villela, O. A.** 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis Doctorado Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Flores-Villela, O. A.** 1993. La herpetofauna mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes y nuevas especies. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg, Pennsylvania.
- Flores-Villela, O.** y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 115-144.
- Frost, D. R.** 2006. Amphibian Species of the World: an online reference. Version 4.0 (17 August 2006). American Museum of Natural History, New York, USA. Base de datos disponible en: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>
- Frost, D., T. Grant, J. Faivovich, R. Bain, A. Haas, C. Haddad, R. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. Donnellan, C. Raxworthy, J. Campbell, B. Blotto, P. Moler, R. Drenes, R. Nussbaum, J. Lynch, D. Green y W. Wheeler.** 2006a. The amphibian tree of life. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 297: 1-370.
- Frost, D. R., T. Grant y J. R. Mendelson III.** 2006b. *Ollotis* Cope, 1875 is the oldest name for the Genus currently referred to as *Cranopsis* Cope, 1875 (Anura: Hyloides: Bufonidae). *Copeia*, 3: 558-558.
- Galicia, L.** y A. Zarco. 2002. El concepto de escala y la teoría de jerarquías en ecología. *Ciencias*, 67: 34-40.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P.D. Stouffer, H. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher y S. Borges.** 1999. Matrix habitat and species persistent in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91: 223-229.
- Gibbs, J. P.** 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology*, 13: 263-268.

- González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Vogt.** 1997. Historia Natural de los Tuxtlas. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México. 647 pp.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell.** 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4): 379-391.
- Green, D. M., R. L. Carrol y V. H. Reynoso.** 2001. Patrones de extinción en los anfibios: pasado y presente. Págs. 169-200 en Hernández et al. (eds). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 413 pp.
- Guevara S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera.** 1997. Potrerros y ganadería. Págs. 43-58 en González-Soriano et al. (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos.** 1998. Are isolated remnant trees in pastures a fragmented canopy? *Selbyana* 19(1): 34-43.
- Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos.** 2004. Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz. 288 pp.
- Gutiérrez-Lamus, D. L., V. H. Serrano y M. P. Ramírez-Pinilla.** 2004. Composición y abundancia de anuros en dos tipos de bosque (natural y cultivado) en la Cordillera Oriental Colombiana. *Caldasia*, 25: 245-264.
- Hager, H. A.** 1998. Area-sensitivity of reptiles and amphibians: Are there indicator species for habitat fragmentation? *EcoScience*, 5: 139-147.
- Hanken, J.** 1999. Larvae in amphibian development and evolution. Págs. 61-108 en B.K.I. Hall y M. H. Wake (eds.) *Larval forms*. Academic Press, San Diego.
- Hassan R., R. Scholes y N. Ash.** 2005. Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends, Volume 1, Cap. 4: Biodiversity. *The Millennium Ecosystem Assessment Series*. Island Press.
- Hayek, L. C. y M. A. Buzas.** 1997. Surveying Natural Populations. Columbia University Press. New York. 563 pp.
- Hernández, H. M., A. N. García-Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (comps.)** 2001. Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM, Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 413 pp.
- Hernández-Ordóñez, O.** 2005. Comparación de las comunidades de anfibios y reptiles entre zonas altas y bajas dentro de la Reserva en la Estación de Biología, UNAM, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F. 89 pp.
- Herrera, A., L. A. Olaya y F. Castro.** 2004. Incidencia de la perturbación antrópica en la diversidad, la riqueza y la distribución de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque nublado del suroccidente colombiano. *Caldasia*, 26: 263-274.

- Ibarra-Manríquez**, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias. UNAM. México. 264 pp.
- Ibarra-Manríquez**, G. y S. Sinaca. 1995. Lista florística de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. México. *Revista de Biología Tropical*, 43:75-115.
- Ibarra-Manríquez**, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. Págs. 61-85 en González-Soriano *et al.* (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.
- INEGI**. 2000. XII Censo Nacional de Población y Vivienda. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- INEGI**, 2004. Carta topográfica a escala 1:50,000. La Nueva Victoria E15A63, Veracruz de Ignacio de la Llave.
- IUCN**, 2006. International Union for Conservation of Nature. Red List of Threatened Species. Disponible en: www.iucnredlist.org
- Jones**, K., A. Purvis y J. Gittleman. 2003. Biological correlates of extinction risk in bats. *The American Naturalist*, 161(4):601-613.
- Kolozsvary**, M. B. y R. K. Swihart. 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. *Journal of Zoology*, 77: 1288-1299.
- Laborde**, J. 2004a. Los habitantes. Págs. 61-78 en Guevara *et al.* (eds). *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz.
- Laborde**, J. 2004b. La Reserva de la Biósfera. Págs. 271-279 en Guevara *et al.* (eds). *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz.
- Laurance**, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Burna, R. K. Dirham, P. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregard, S. G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16(3): 605-618.
- Law**, B.S. y C.R. Dickman. 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation*, 7: 323-333.
- Lazcano-Barrero**, M.A., O.A. Flores-Villela, M. Banabib-Nisenbaum, J.A. Hernández-Gómez, M.P. Chávez-Péon y A. Cabrera-Aldave. 1986. Estudio y conservación de los anfibios y reptiles de México: una propuesta. Cuadernos de Divulgación No. 25, Instituto Nacional de Recursos Bióticos, Xalapa, México. 53 pp.
- Lee**, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Ithaca Comstock. 500 pp.

Lehtinen, R. M., J. B. Ramanamanjato y J. G. Raveloarison. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1357-1370.

Lewis, O. 1961. Antropología de la pobreza. Fondo de cultura económica. México. 302 pp.

Loehle, C., T. Bently, P. Shipman, S. Fox, S. Rutzmoser, R. Thill y A. Melchior. 2005. Herpetofaunal species richness responses to forest landscape structure in Arkansas. *Forest Ecology and Management*, 209:293-308.

López-González, C.A., A. González y J.M. Castillo. 1993. Organización espacial y temporal de una comunidad de saurios en la sierra de Santa Martha, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 3: 65-73.

MacAleece, N. 1997. BioDiversity Pro. Natural History Museum and Scottish Association of Marine Science.

Mac Nally, R. y G. W. Brown. 2001. Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia: predictions, compositional change and faunal nestedness. *Oecologia*, 128: 116-125.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. United Kingdom. 256 pp.

Mendelson III, J. R. 1997. A new species of toad (Anura: Bufonidae) from the Pacific highlands of Guatemala and Southern Mexico, with comments on the status of *Bufo valliceps macrocristatus*. *Herpetologica*, 53(1): 14-30.

Mendenhall, W., D. Wockerly y R. Scheaffer. 1994. Estadística matemática con aplicaciones. Iberoamericana. México. 772 pp.

Méndez de la Cruz, F. R., M. Villagrán, O. Hernández-Gallegos, N. L. Manríquez- Morán y F. Rodríguez-Romero. 1999. Reproductive cycle of the tropical night lizard, *Lepidophyma pajapanensis* (Sauria: Xantusiidae). *Journal of Herpetology*, 33:340-343.

Mendoza, E., R. Dirzo y J. Fay. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 1-17.

Morales-Mávila, J. E. y J. T. Villa-Cañedo. 1998. Notas sobre el uso de la fauna silvestre en Catemaco, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 73:127-143.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA. Vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

Moreno, C.E. y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10: 367-382.

- Murcia, C.** 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 58-62.
- Norma Oficial Mexicana.** 2002. NOM-059-ECOL.2001. Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. Anexo normativo II del Diario Oficial. Segunda sección. SEMARNAT. México.
- Ortega, F.** 2001. Los bosques, su valor e importancia. *Ciencias*, 64: 4-9.
- Osterman, L., M. Buzas y L. Hayek.** 2002. SHE Analysis for biozonation of benthic foraminiferal assemblages from Western Arctic Ocean. *Palaeos*, 17(3):297-303.
- Owen, O.** 1977. Conservación de Recursos Naturales. Pax-México. Librería Carlos CésarMan S.A. México 648 pp.
- Oyama, K.** 2002. Nuevos paradigmas y fronteras en ecología. *Ciencias*, 67: 20-31.
- Parra-Olea, G., M. García-París y D. 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.
- Pérez-Higareda, G., R. Vogt y O. A. Flores-Villela.** 1987. Lista anotada de los anfibios y reptiles de la región de los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Pineda, E. y G. Halffter.** 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117(5): 499-508.
- Ramírez-Bautista, A.** 1977. Algunos anfibios y reptiles de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
- Ramírez-Bautista, A. y A. Nieto-Montes de Oca.** 1997. Ecogeografía de Anfibios y Reptiles. Págs. 523-532 en González-Soriano *et al.* (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.
- Russell, K., D. Guynn Jr. y H. Hanlin.** 2002. Importance of small isolated wetlands for herpetofaunal diversity in manager, young growth forests in the Coastal Plain of South Carolina. *Forest Ecology and Management*, 163:43-59.
- Rzedowski, J.** 1983. Vegetación de México. Limusa. México. 432 pp.
- Salvatore, O.** 2006. Diagnóstico de la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en la selva fragmentada de Los Tuxtlas. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM. México D.F. 90 pp.
- Santos-Barrera, G., J. Pacheco y G. Ceballos.** 2004. Áreas prioritarias para la conservación de los reptiles y anfibios de México. *Biodiversitas*, 57: 1-6.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5(1): 18-32.

Schlaepfer, M. A. y T. A. Gavin. 2001. Edge effects on lizards and frogs in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology*, 15(4): 1079-1090.

Scrocchi G. y S. Kretzscmar. 1996. Guía de métodos de captura y preparación de anfibios y reptiles para estudios científicos y manejo de colecciones herpetológicas. Miscelánea 102. Ulrich's International Periodicals Directory. Fundación Miguel Lillo. Argentina.

Small, C. J. y B. C. McCarthy. 2002. Spatial and temporal variability of herbaceous vegetation in an eastern deciduous forest. *Plant Ecology*, 164: 37-48.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1948. An annotated checklist and key to the amphibians of Mexico. *Bulletin of United States Natural Museum*, 194: 1-118.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive snakes. *Bulletin of United States Natural Museum*, 199: 1-253.

Smith, R. L. y T. M. Smith. 1998. Elements of ecology. Addison Wesley Longman. San Francisco. 567 pp.

Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7 (3): 480-488.

Soto M. y L. Gama. 1997. Climas. Págs. 7-23 en González-Soriano *et al.* (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.

Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review for the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 33: 200-209.

Ubeda, C. y Grigera. 2003. Análisis de la evaluación más reciente del estado de conservación de los anfibios y reptiles de Argentina. *Gayana*, 67(1):97-113.

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

Urbina-Cardona, J. N. y V. H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Págs. 1-17 en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff and A. Melic (eds). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO. México.

Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares y V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132: 61–75.

Villarreal, J.L. y L. Heras. 1997. Vertebrados: anfibios y reptiles. Historia natural de especies: *Anolis uniformis*. Págs. 476-478 en González-Soriano *et al.* (eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.

Vogt, R. C., J. L. Villarreal-Benítez y G. Pérez-Higareda. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. Págs. 507-522 en González-Soriano *et al.* (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, CONABIO. México.

Weimer, R. C. 1999. Estadística. Continental S.A. de C.V. México. 838 pp.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey. 662 pp.