



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Cambios en la estructura de las
comunidades de anfibios y reptiles en un
gradiente altitudinal de Playa Escondida al
Volcán de San Martín, Los Tuxtlas, México

TESIS

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

P R E S E N T A

Héctor Shizi Luna Alcántara

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Dr. Oscar Flores Villela
Dra. Ellen Andresen

MÉXICO, D.F.

Septiembre, 2010



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.



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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **LUNA ALCÁNTARA HÉCTOR SHIZI** con número de cuenta **508010727** con la tesis titulada **“Cambios en la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles en un gradiente altitudinal de Playa Escondida al Volcán de San Martín, Los Tuxtlas, México”**, realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES**:

Presidente: DR. GERARDO CEBALLOS GONZÁLEZ
Vocal: DR. OSCAR FLORES VILLELA
Secretario: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Suplente: DRA. ELLEN ANDRESEN

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

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 7 de septiembre de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

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

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Se agradece al apoyo brindado por la beca de CONACYT #225662

Al PAPIIT IN 222506 "Diversidad y ecología de anfibios y reptiles en ambientes conservados y fragmentados en la selva tropical perennifolia en la región norte del Istmo de Tehuantepec" por su apoyo en el financiamiento del proyecto.

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

Se agradece los miembros del comité tutorial. Dra. Ellen Andresen y Dr. Oscar Flores Villela por su apoyo, sugerencias y atención al momento de cada encuentro que tuvimos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres por todo su apoyo y ayuda en todo momento.

Durante la elaboración de la tesis:

Al Biol. Omar Becera y a la Biol. Adriana Hernández por su apoyo con conocimientos sobre la herpetología de la zona.

Al Biol. Francisco Gómez por su ayuda en la búsqueda y permisos de los sitios de colecta.

A la Biol. Rosamond Coates y a la Estación de Biología “Los Tuxtlas” por su contribución en la logística del muestreo.

A toda la gente de la región de Los Tuxtlas y en especial a los comités de vigilancia de cada ejido por su permiso y amabilidad.

Al estudiante Amílcar Amaya López por su ayuda en la preparación de los sitios de colecta.

Finalmente a todos los voluntarios por su duro esfuerzo sin el cual no se hubiera podido hacer este trabajo:

Amílcar Amaya López

Andrea del Pilar Cáceres Franco

Jorge Escalante

Daniela González Pizá

Alfonso Hernández Ríos

Erika Hernández Lezama

Amyntia Moreno

Judith Pampa

Daniel Antonio Rangel

Juan Carlos Andrade Ramos

Gala Castro Mejías

Elí García Padilla

Carlos Raziel Rodríguez Sarabia

Eduardo Rafael Hernández León

Mariana Meneses Marín

Javier Ortiz Medina

Denisse Nathalie Ramírez Inclán

Salvador Abraham Solís Chávez

ÍNDICE DE CONTENIDO

	Página
1. Resumen	1
2. Abstract.....	2
3. Introducción.....	3
4. Antecedentes.....	6
4.1. Ecología general.....	6
4.1.1. Diversidad biológica.....	11
4.1.2. Diversidad alfa	12
4.1.3. Diversidad beta.....	12
4.1.4. Importancia de la diversidad para la conservación.....	14
4.2. La herpetofauna como taxa de estudio.....	14
4.3. Herpetofauna de México.....	18
4.4. La región de Los Tuxtlas.....	20
4.4.1. Localización y geología	20
4.4.2. Clima	22
4.4.3. Vegetación	23
4.4.4. Herpetofauna	24
4.4.6. Amenazas a la región.....	25
4.4.7. Importancia de la región	27
7. Método general	29
7.1. Búsqueda de la herpetofauna de la zona de estudio.....	29
7.2. Selección de los sitios de estudio	29
7.3. Voluntarios, su selección y su preparación	32
7.4. Preparación y establecimiento de los sitios	32
7.5. Muestreo y recopilación de datos para cada sitio	35
7.6. Recopilación y verificación de los datos.....	38
7.7. Métodos de análisis de datos.....	39
7.7.1. Análisis descriptivos.....	39
7.7.2. Estimadores de riqueza	40
7.7.3. Pruebas estadísticas	41
7.7.4. Matrices de similitud y análisis de conglomerados.....	41
7.8.5. Diversidad beta.....	42
7.8.6. Escalamiento multidimensional	43
7.8.7. Análisis canónico de correspondencia	43

8.	Resultados	45
8.1.	Revisión de listados de herpetofauna de la zona	45
8.2.	Selección y preparación de los sitios	45
8.3.	Resultados generales del muestreo	47
8.4.	Curvas de rarefacción	53
8.5.	Riqueza, dominancia y diversidad	58
8.6.	Comparación de la riqueza, composición y dominancia de la herpetofauna de los diferentes sitios	61
8.7.	Diversidad beta	69
8.8.	Escalamiento multidimensional	72
8.9.	Análisis canónico de correspondencia	73
9.	Discusión	78
9.1.	Esfuerzo de muestreo	78
9.3.	Resultados generales del muestreo	79
9.5.	Riqueza, dominancia y diversidad	81
9.6.	Comparación de la riqueza, composición y dominancia de la herpetofauna de los diferentes sitios	84
9.8.	Diversidad beta	87
9.9.	Comparación de las variables medidas a los sitios	88
9.10.	Efecto del ambiente y del hábitat en la distribución de los anfibios y reptiles	89
10.	Conclusiones	94
11.	Bibliografía	96
12.	Apéndices	109

ÍNDICE DE FIGURAS

	página
1. Mapa del estado de Veracruz con la región de Los Tuxtlas señaladas en color rojo.	21
2. Mapa de la región de Los Tuxtlas donde se señala el volcán de San Martín dentro del círculo rojo.	22
3. Esquema básico de la estructura de los transectos a lo largo del gradiente altitudinal.....	34
4. Esquema básico de los transectos dentro de un sitio.....	35
5. Imagen satelital de los sitios de muestreo y los sitios de acampar	46
6. Mapa de los sitios de muestreo relativos a los ejidos de la región.....	47
7. Rangos altitudinales de todas las especies encontradas en el estudio.....	50
8. Abundancias relativas de las especies de cada sitio por separado.....	51
9. Abundancias relativas de los anfibios de cada sitio por separado.....	51
10. Abundancias relativas de los reptiles de cada sitio por separado	52
11. Rarefacción estimada de todas las especies para cada sitio.....	53
12. Rarefacción estimada de los anfibios para cada sitio	54
13. Rarefacción estimada de los reptiles para cada sitio	54
14. Integridad de los anfibios y reptiles por sitio	55
15. Integridad de los anfibios por sitio.....	56
16. Integridad de los reptiles por sitio.....	56
17. Análisis de conglomerados para todas las especies.....	67
18. Análisis de conglomerados para los anfibios	67
19. Análisis de conglomerados para los reptiles	68

20. Análisis de escalamiento dimensional mostrando las variables medidas directamente a los sitios.....	72
21. Análisis canónico de correspondencia de todas las especies	74
22. Riqueza de las especies a lo largo del gradiente altitudinal.....	82

ÍNDICE DE TABLAS

	página
1. Origen biogeográfico de la herpetofauna de la región de Los Tuxtlas	25
2. Índices de riqueza, diversidad y dominancia para todas las especies	59
3. Índices de riqueza, diversidad y dominancia para los anfibios	59
4. Índices de riqueza, diversidad y dominancia para los reptiles.....	60
5. Prueba de Fj de Iman y Davenport para todas las especies.....	62
6. Prueba de Fj de Iman y Davenport para anfibios y reptiles por separado.....	62
7. Correlación por rangos de Spearman para todas las especies.....	63
8. Correlación por rangos de Spearman para anfibios y reptiles por separado.	64
9. Matriz de similitud por el índice de Sørensen para todas las especies.....	65
10. Matriz de similitud por el índice de Sørensen para anfibios y reptiles por separado	65
11. Índices de diversidad beta para todas las especies.....	71
12. Índices de diversidad beta para los anfibios	71
13. Índices de diversidad beta para los reptiles.....	71

RESUMEN

Se analizó la composición, abundancia y riqueza de las comunidades de anfibios y reptiles en selvas conservadas a lo largo del gradiente altitudinal del volcán de San Martín, Los Tuxtlas. Nueve sitios separados por 200 m de altitud, con tres transectos cada uno, fueron utilizados. Se recolectaron 1697 individuos, 31 especies de anfibios (68.9% de las especies registradas), y 44 especies de reptiles (40% de las especies registradas) durante el mes de muestreo. *Pseudoeurycea werleri*, *Craugastor loki*, *Anolis uniformis* y *Craugastor rhodopis* fueron las especies dominantes del estudio. *C. loki* dominó desde el nivel del mar hasta los 1000 m y fue la única especie que se distribuyó a lo largo del gradiente. *A. uniformis* dominó por parte de los reptiles desde el nivel del mar hasta los 600 m, mientras que *P. werleri* dominó en los sitios de mayor altitud a partir de los 1200 m. Se encontró que la riqueza de anfibios y reptiles disminuye conforme se incrementa la altitud, especialmente a partir de los 1200 m. Los sitios presentaron poca similitud, en general, y esta similitud disminuyó conforme se incrementó la separación altitudinal. Aun con estas diferencias se pudo agrupar a los sitios en tres comunidades herpetofaunísticas principales: una de baja altitud, desde el nivel del mar hasta los 600 m; otra de altitudes medias entre 800 m y 1000 m; y, una comunidad de altitudes mayores, arriba de los 1200 m. Los valores más altos de recambio de especies se dan entre estas diferentes comunidades herpetofaunísticas. Se encontró que los factores microclimáticos, y en especial la temperatura, son los que más influyeron en la distribución de las especies. Con respecto al microhábitat, la hojarasca mostró una influencia importante para toda la herpetofauna, y el sustrato de troncos y ramas fue influyente para los reptiles.

ABSTRACT

The composition, abundance and richness of amphibian and reptile communities were studied along the altitudinal gradient of the San Martín volcano, Los Tuxtlas, Ver. Nine study sites, which contained three transects each, were utilized with an altitude difference of 200 m among sites. A total of 1697 individuals, belonging to 31 amphibian species (68.9% of the species reported for the region) and 44 reptile species (40% of the species reported) were recorded during a month of continuous sampling. Out of the 75 species, four dominated the altitudinal gradient, *Pseudoeurycea werleri*, *Craugastor loki*, *Anolis uniformis* and *Craugastor rhodopis*. *C. loki* dominated from sea level to 1000 m and was the only species to be found distributed throughout the region. *A. uniformis* was the dominant reptile which was found from sea level to 600 m, while *P. werleri* dominated higher altitudes starting at 1200 m. Species richness decreased for both amphibians and reptiles as the altitude increased, with a sharp decline at 1200 m. Study sites showed relatively low similarity between each other, this similarity diminished as the altitudinal distance increased. The nine study sites managed to group together into three general communities: a lowland community from sea level to 600 m; a mid-altitude community, composed of the 800 m and 1000 m sites, and a high-altitude community starting at 1200 m. The highest values of species turnover occurred between sites that made up the end points of each community. Environmental variables, especially temperature, had the most effect defining the distribution of each species. Regarding the microhabitat, leaf litter substrate had the most influence for all the species, while substrates with fallen logs and low-lying branches had an important impact for reptiles.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el impacto de las actividades del hombre influye directa o indirectamente en todos los ecosistemas. El cambio climático, por ejemplo, afecta varios aspectos del clima que pueden alterar la distribución de las especies al cambiar los rangos de temperatura y humedad de las regiones (Both *et al.*, 2006; Inouye *et al.*, 2000). Para poder entender la forma en que el impacto del hombre afecta a las comunidades de organismos es muy útil tener un punto de referencia sobre las especies presentes y factores ambientales más importantes para una región en particular.

Los estudios de diversidad beta, especialmente enfocados a gradientes ecológicos, se deben tomar en cuenta para entender los procesos biológicos que dominan una región. Teniendo estos procesos identificados se pueden determinar los factores que afectan a las especies de forma negativa y contribuir a su conservación (Ricklefs y Schluter, 1993; Cornell y Lawton, 1992). El gradiente altitudinal es un buen ejemplo debido a la influencia que tiene la altitud sobre diversos factores climatológicos y por lo tanto, biológicos (Sarmiento, 1986; C.N.A., 1983). Debido al amplio efecto que tiene la altitud, este tipo de gradiente es ideal para investigar hipótesis de ecología general y biogeografía de las especies. Además, los estudios de gradientes altitudinales pueden servir como modelos con el fin de predecir tendencias futuras sobre escalas espaciales mayores, tales como variaciones latitudinales (Grytnes, 2003; Shine *et al.*, 2002; Körner, 2000).

La utilización de los anfibios y reptiles como grupos focales para estudios de comunidades bióticas, o para estudios ambientales, tiene gran potencial debido a sus características de historia natural. Su tamaño y la relación íntima que comparten con las

variables y componentes abióticos del medio ambiente (Ioannidis *et al.*, 2008; Avery, 1982) hacen que sean buenos indicadores biológicos (Calderón *et al.*, 2008). Estos animales son particularmente sensibles al deterioro ambiental causado por la contaminación o alteración del hábitat, lo que las hace especies útiles para indicar el efecto que tienen las actividades humanas y las repercusiones de estas en los ecosistemas (Pechmann y Wilbur, 1994). Con respecto al calentamiento global, los anfibios y reptiles pueden ayudar a predecir los efectos positivos o negativos que podrían tener los cambios de temperatura, ya que el comportamiento y la distribución de estas especies cambia drásticamente de acuerdo a características ambientales (Shine, 1987; Avery, 1982; Tinkle y Gibbons, 1977; Sergeev, 1940).

Este trabajo busca determinar los cambios en la estructura de las comunidades de las especies herpetofaunísticas del Volcán de San Martín a lo largo de todo su gradiente altitudinal, y entender cuáles son los factores bióticos y abióticos del medio ambiente que determinan la distribución de las especies. Para cumplir con estas metas, se plantearon los siguientes objetivos:

- (i) Elaborar un listado actualizado de las especies de reptiles y anfibios presentes en el Volcán de San Martín a lo largo de todo el gradiente altitudinal de la ladera Este del volcán;
- (ii) Determinar las diferencias en la composición, riqueza y abundancia de especies en cada sitio a lo largo del gradiente altitudinal y poder agrupar estos sitios en comunidades herpetofaunísticas particulares;

- (iii) Identificar y determinar la magnitud de las características del hábitat y factores microclimáticos que determinan la estructuración de las comunidades de anfibios y reptiles.

Para llevar a cabo este estudio se eligió la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, y en específico al volcán de San Martín, debido a que presenta varias características relevantes para el estudio de comunidades bióticas. Primero, se considera “...una región megadiversa a causa de factores topográficos, climatológicos y biogeográficos, los cuales favorecen el establecimiento de una gran variedad de formas de vida” (Sarukhán *et al.*, 1996). La región también presenta una importante cantidad de especies endémicas, las cuales tienen un mayor riesgo de ser afectadas por las condiciones cambiantes (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997).

ANTECEDENTES

Ecología general

Un gradiente ecológico, de forma general, se puede definir como el cambio gradual de cualquier parámetro ecológico (e. g., temperatura, acidez, humedad, riqueza de nitrógeno en el suelo, etc.) en un espacio geográfico real y definido (Kappelle, 2008). El estudio de la distribución de los organismos a lo largo de gradientes nos ayuda a entender los factores que gobiernan y mantienen la diversidad de especies en el planeta (Sanders, 2002). Esto se debe a que cada organismo presenta un nivel óptimo y niveles de tolerancia específicos, con respecto a las variables ambientales. Estos límites de tolerancia permiten regular, de cierta manera, la distribución de las especies, ya que cada especie particular se establecerá conforme encuentre las mejores condiciones ambientales a lo largo de numerosos gradientes. Estudiar cómo los diferentes taxa toleran, se adaptan y se esparcen a lo largo de los gradientes para producir comunidades de diferentes composiciones y diversidades es una gran oportunidad de investigación, la cual integra varios aspectos ecológicos (Navas, 2003). Este tipo de estudio, ayuda a predecir cómo se verán afectadas las especies por cambios en su hábitat, o por cambios climáticos, a una escala espacial mayor, utilizando zonas de estudio más fáciles de monitorear.

Un gradiente altitudinal es básicamente el gradiente que toma en cuenta el aumento gradual de la altura con respecto al nivel del mar. Aunque la altitud en sí misma impacta poco a los organismos de manera directa, sí lo hacen todas las condiciones ambientales que son afectadas por la altitud, especialmente la temperatura. Pero, no sólo es la temperatura la que se relaciona con la altitud, sino que usualmente se correlacionan

otras variables climáticas, tales como la precipitación y la evapotranspiración (C.N.A., 1983). Son estos cambios climáticos a lo largo del gradiente altitudinal los que parecen ser los factores principales que causan los cambios en la distribución y abundancia de especies (Sarmiento, 1986).

Una característica muy interesante de los gradientes altitudinales es que en condiciones de terreno accidentado (e.g., montañas), puede ocurrir una gran variación ambiental dentro de una pequeña área geográfica. Esta característica hace que los estudios sobre gradientes altitudinales en montañas sean ideales para investigar varias hipótesis sobre patrones de riqueza, ecología y biogeografía de las especies (Grytnes, 2003; Körner, 2000). Además, este tipo de estudios son relevantes para poder evaluar de qué manera reaccionarían las especies ante diferentes condiciones climáticas, o para plantear hipótesis explicativas sobre su dispersión, dependiendo de su origen biogeográfico. Un ejemplo de esto se presenta en las regiones de los Andes colombianos, donde los escarabajos coprófagos difieren en su origen biogeográfico a lo largo del gradiente altitudinal. Los que habitan latitudes bajas se restringen más a esa altitud debido a la menor tolerancia a climas fríos (Escobar *et al.*, 2005).

Además de la información biológica de cada especie, o de cómo se van estructurando las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal, estos estudios pueden ser útiles para predecir eventos futuros al utilizarlos como modelos en escalas espaciales mayores. Generalmente, cambios a escalas menores aparecen antes que los mismos cambios a escalas grandes; y al estudiar cómo los cambios afectan a las especies a escalas menores, se puede predecir cómo estas mismas especies se comportarían a escalas

mayores. El cambio climático global parece ser un problema que puede afectar distintas variables simultáneamente, las cuales podrían alterar la distribución de las especies al cambiar los rangos de temperatura y humedad de las regiones. Así, el cambio climático afecta los límites altitudinales o latitudinales de las especies, si estos límites están determinados principalmente por la temperatura. En la actualidad existe poca evidencia detallada acerca de los cambios en los límites de distribución de las especies relacionados con el cambio de temperatura, aunque probablemente en un futuro, este sea uno de los impactos más evidentes del cambio climático (Shine *et al.*, 2002).

En las regiones con gradientes pronunciados como las zonas montañosas, los cambios de las isotermas son más notables. Estas regiones pueden ser utilizadas para detectar cambios en temperatura antes que estos cambios afecten a regiones influenciadas solamente por cambios latitudinales, hasta escalas continentales (Epstein *et al.*, 1998). Los gradientes altitudinales y latitudinales son muy similares en cuanto a su efecto en los organismos. En algunas regiones montañosas el factor altitudinal tiene incluso un mayor efecto que el factor latitudinal (Poynton *et al.*, 2007). Considerando que existen zonas montañosas alrededor del mundo, los patrones relacionados con gradientes altitudinales son casi tan comunes como aquellos relacionados con el incremento en la latitud. MacArthur (1972) estimó que sólo toma un cambio de 100 m en altitud para obtener el mismo efecto que 50 km de latitud. Esto permite a los estudios sobre gradientes altitudinales ser buenos homólogos de estudios sobre gradientes latitudinales.

El estudio de gradientes altitudinales no sólo es importante para predecir eventos futuros, sino también para la conservación de las especies que actualmente se encuentran

amenazadas. Entender los patrones de riqueza de especies a lo largo de un gradiente de altitud es importante para el manejo de la diversidad biológica. Es necesario estudiar con detalle una región considerando el gradiente altitudinal completo, ya que existen posibles restricciones en la distribución de las distintas especies. Con esto, se podrá maximizar la posibilidad de ubicar a todas las especies de una región, y tener una idea más completa de la estructura de la metacomunidad e intentar preservar todas las especies dentro de ella.

La relación existente entre la riqueza de especies y la elevación es un patrón ecológico frecuentemente documentado pero polémico, debido a que no se han desarrollado explicaciones universales del fenómeno. Esto se debe a que la riqueza de especies en relación con la altura es muy variada, y difiere entre taxa y entre regiones (Rahbek, 1995). Existen dos patrones generales asociados a la altitud y la riqueza de especies (Lomolino, 2001; Rahbek, 1995). El primer patrón es una disminución de la riqueza asociada con el aumento en la elevación (Brehm y Fiedler, 2004; 2003; Brehm *et al.*, 2003; Lobo y Halffter, 2000; Davis *et al.*, 1999; IAvH, 1999; Fisher, 1996; McCoy, 1990; Lawton *et al.*, 1987; Wolda, 1987; Hebert, 1980; Claridge y Singhrao, 1978; Alexander y Hillard, 1969). El segundo patrón es una relación en forma de joroba, en donde los valores máximos de riqueza se observan en las altitudes medias (Escobar *et al.*, 2005; Sanders, 2002; Pyrcz y Wojtusiak, 2002; Donovan *et al.*, 2002; Blanche y Ludwig, 2001; Fagua, 1999; IAvH, 1999; Rincón, 1999; Fleishman *et al.*, 1998; Gutiérrez y Menéndez, 1995; Rahbek, 1995; Olson, 1994; McCoy, 1990; Morón y Terrón, 1984; Janzen *et al.*, 1976; Janzen, 1973). Finalmente, existe un tercer patrón que relaciona la altitud con el nivel de endemismos, siendo que en altitudes mayores, especialmente de picos aislados se

conjugan un mayor grado de especies endémicas. Este efecto es mayor en latitudes menores (Poynton *et al.*, 2007).

Existen por lo menos cuatro explicaciones sugeridas para la disminución de la riqueza con el aumento de la altitud (Lawton *et al.*, 1987): (i) disminución del área de los hábitats con la altitud, i.e. hay menos superficie conforme se aumenta en altitud; (ii) reducción de la diversidad de recursos conforme se incrementa la altitud; (iii) aumento de ambientes hostiles y extremos con la altitud, no permitiendo que especies no adaptadas a esas condiciones sobrevivan; y, (iv) reducción de la productividad primaria en altitudes elevadas evitando la formación de una cadena trófica compleja.

Se han propuesto diferentes mecanismos para explicar la cresta de la riqueza de especies en altitudes medias. McCoy (1990) con base en varios estudios, se ha planteado dos mecanismos para el caso de los insectos. El primero, "los finales son malos", enfatiza la restricción ambiental sobre la distribución de las especies. De acuerdo con esta hipótesis los límites superiores de la distribución de las especies están establecidos principalmente por la severidad climática y la restricción de recursos, mientras que los límites inferiores están determinados esencialmente por el clima más estacional y la depredación, lo cual deja una zona media más favorable (Fleishman *et al.*, 1998; Gutiérrez y Menéndez, 1995; Randall, 1982). El segundo proceso, "la mitad es buena", recalca el incremento de los recursos disponibles en altitudes intermedias. Se asume que las tasas fotosintéticas y respiratorias de las plantas son mayores en altitudes bajas y menores en altitudes elevadas; como resultado, la acumulación neta de compuestos utilizados durante la fotosíntesis es superior en altitudes medias. El aumento de la productividad primaria

neta en estos niveles altitudinales intermedios se debe a que las plantas emplean menos recursos debido a una temperatura óptima para el metabolismo. Debido a esta optimización de los recursos, la vegetación en estas regiones resulta más nutritiva para los insectos (Janzen *et al.*, 1976; Janzen, 1973).

Diversidad biológica

La biodiversidad es un término que se puede definir como la variabilidad entre los seres vivos de todos los orígenes y la compleja ecología de la cual forman parte. La diversidad abarca la variabilidad dentro de una especie, entre especies y entre ecosistemas (Heywood, 1995). Esta primera definición es muy amplia y trata de cubrir absolutamente todos los aspectos que engloban este término. En este sentido, otros autores surgieron que se especifique más el término, distinguiendo varios tipos de diversidad: diversidad genética, de organismo y ecológica (Harper y Howksworth, 1995). Esta tesis se enfocó en el estudio de la diversidad ecológica, por lo que una nueva definición de diversidad tiene que establecerse. Hubbel (2001) la definió como un sinónimo de la riqueza de especies y la abundancia relativa de las especies dentro de un espacio y tiempo definidos.

Existen tres tipos de diversidad ecológica descritos por Whittaker (1972) las cuales se enfocan en estudiar diferentes escalas espaciales: diversidad alfa, beta, y gama. La diversidad alfa es la diversidad de una comunidad a un nivel local. La diversidad beta se puede describir como el grado de cambio entre diferentes sitios puntuales; este tipo de diversidad también incluye el recambio de especies. Finalmente, la diversidad gama mide la diversidad al nivel regional. También se puede decir que esta última es el resultado

directo de las diversidades alfa y beta medidas dentro de la región (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; Rodríguez *et al.*, 2003; Whittaker, 1972). Esta tesis se enfocará, principalmente, en la diversidad beta a lo largo de un gradiente altitudinal y, en un menor grado, en la diversidad alfa de cada sitio.

Diversidad Alfa

La importancia de estudiar la diversidad es tener un punto de comparación que podría reflejar de forma indirecta la productividad o estabilidad de un sitio o entre sitios puntuales (Pielou, 1975). Como se ha mencionado anteriormente, la diversidad alfa es una medida de cierta forma estandarizada de la diversidad de un sitio muy puntual. Al ver el valor de la diversidad de un sitio se puede tener una idea básica sobre la dinámica de las especies dentro de una comunidad. Aparte de poder evaluar a los sitios, estos valores proveen un punto de comparación para poder determinar numéricamente y estadísticamente las diferencias entre ellos.

Diversidad Beta

La diversidad beta mide diferencias en riqueza y composición entre de dos sitios puntuales o dos comunidades diferentes. Debido a su importancia teórica y su estrecha relación con la conservación existe un creciente interés en el tema (Gaston y Blackburn, 2000). Esta diversidad también es un buen estimador de la verdadera diversidad de una región heterogénea ya que otros tipos de diversidad, como la gama no permite tener interpretaciones sobre la distribución de las especies dentro de la zona, mientras que la

alfa solo brindaría información de una pequeña región (Halffter y Moreno, 2005). Con la diversidad beta, todas las especies distribuidas a lo largo de la región, localizadas en comunidades puntuales son consideradas (Rodríguez *et al.*, 2003). Se ha reconocido que la diversidad beta sirve bien como un elemento para poder predecir la distribución de las especies y poder entender la relación que existe entre la diversidad regional y la local así como la extensión de los nichos de cada especie (Ricklefs y Schluter, 1993; Cornell y Lawton, 1992). Existe una relación inversa entre la diversidad beta de una región y las áreas de distribución de las especies dentro de esa región (Harrison *et al.*, 1992). Si en una región las especies ocupan en promedio una pequeña parte del territorio (tienen áreas de distribución pequeñas), los sitios dentro de la región difieren entre sí en cuanto a la composición y riqueza de especies; es decir, la diversidad beta es alta. Si por el contrario, las especies se distribuyen en una gran parte de la región (tienen áreas de distribución amplias), los sitios se asemejan entre sí en términos de la composición de especies y riqueza, por ende una diversidad beta baja (Novotny y Weiblen, 2005; Scott *et al.*, 1999; Arita y Leon-Paniagua, 1993). Debido a este comportamiento, la diversidad beta brinda información importante para poder inferir el comportamiento y la dinámica de una comunidad. Esto puede ser útil para diferentes aplicaciones tales como entender el comportamiento biogeográfico, ayudar a predecir desplazamientos futuros y para fines de conservación.

Importancia de la diversidad para la conservación

Desde el punto de vista de la conservación biológica, la diversidad beta es un componente que debe ser tomado en cuenta en el establecimiento de estrategias eficientes para la conservación tanto de áreas naturales como de especies particulares (Scott *et al.*, 1999). Antes de pensar en un plan de conservación, es muy importante poder determinar el comportamiento que presentan las especies frente a factores bióticos y abióticos, tales como el efecto del cambio en la temperatura para el establecimiento de especies dentro del área de interés. En el diseño de reservas se tiene que incluir a poblaciones de todas las especies dentro del área de enfoque, por ello se debe tomar en cuenta la complementariedad de especies entre los sitios. Se han diseñado algoritmos específicos para calcular las localidades mínimas y poder conservar el mayor número de especies posible. Aunque la relación no se ha demostrado matemáticamente o empíricamente, intuitivamente la diversidad beta de una región debe estar cercanamente relacionada con la complementariedad entre las localidades que la componen (Scott *et al.*, 1999; Arita y León-Paniagua, 1993).

La herpetofauna como taxa de estudio

Los anfibios y reptiles son grupos poco estudiados en comparación a los otros vertebrados terrestres. La mayoría de los estudios efectuados sobre estos grupos se han llevado a cabo a una escala espacial pequeña o a la escala de paisajes, habiendo muy pocos trabajos a escalas intermedias, como sería el caso de los gradientes altitudinales. Existen diversas razones por las cuales no se han hecho más estudios en gradientes

altitudinales. Generalmente donde se podría planificar un buen muestreo con una gran diversidad de especies, usualmente son planas o de pendiente baja haciendo que el interés por zonas accidentadas y de pendiente alta, como las que se enfoca este estudio sea bajo. El otro problema es que la obtención de datos a escalas intermedias es muy laboriosa por lo cual generalmente los estudios sólo se enfocan en pocas especies (Fischer y Lindenmayer, 2005). El esfuerzo de monitorear comunidades de anfibios y reptiles completas al mismo tiempo también dificulta la realización de un proyecto (Novotny y Weiblen, 2005).

El uso de la herpetofauna como especies indicadoras de la salud y estabilidad de una comunidad tiene gran potencial debido a sus características de vida. Algunas de las ventajas de estudiar a los anfibios y reptiles son: (i) su tamaño pequeño los hace organismos de capturas relativamente fáciles; (ii) la facilidad de muestreo debido a su comportamiento en general y su poco movimiento al intentar huir; (iii) la relativa facilidad de identificación en campo, debido a su coloración y forma de cuerpo; (iv) habitan territorios pequeños, lo que hace estudiarlos a lo largo de un gradiente una opción viable; y, (v) ocupan una gran diversidad de nichos, por lo que se encuentran a lo largo de distintos hábitats y ambientes (Ioannidis *et al.*, 2008). Sin embargo, un problema importante que se ha detectado es que algunas especies se encuentran en abundancias muy bajas, como por ejemplo las serpientes. Esto dificulta saber con certidumbre si la especie está ausente en un área o simplemente no se ha encontrado durante el muestreo.

Aparte de proveer información sobre el comportamiento y el grado de amenaza de una comunidad, los estudios sobre la herpetofauna en gradientes altitudinales pueden

ayudar a inferir fácilmente el origen biogeográfico de estas especies. En el trabajo de Soares y Brito (2007) se vio que, tanto la altitud como el relieve, fueron factores importantes en la distribución de las especies, sobre todo en los reptiles. También observaron que puede haber una correlación positiva o negativa, del relieve dependiendo de las características biogeográficas de las especies. Para los anfibios observaron la tendencia de presentar una mayor diversidad que la de los escamados en elevaciones extremas de los Andes tropicales, pero este patrón se invierte en latitudes más al sur. Existen muchos factores ecofisiológicos y evolutivos que podrían explicar esta diferencia relacionada a su origen. En las altitudes mayores del extremo sur las temperaturas cambian drásticamente a lo largo de las estaciones del año y los suelos secos son dominantes. Estas características tienden a favorecer a los reptiles. En cambio, en las zonas tropicales las altitudes extremas tienden a ser más húmedas, lo cual favorece a los anfibios. Navas (2003) señala que la humedad incluso puede complicar el desarrollo de los huevos de los reptiles. El gradiente altitudinal no sólo afecta las distribuciones de las especies, sino que también puede modificar su aspecto físico. En el trabajo de Fischer y Lindenmayer (2005) se pudo observar que en las altitudes mayores las especies tenían la tendencia de presentar colores más oscuros.

Los anfibios y reptiles también sirven como buenos bioindicadores, debido a que estos grupos son particularmente sensibles al deterioro ambiental. Esta característica ayuda a determinar los diversos efectos negativos relacionados con las actividades humanas (Pechmann y Wilbur, 1994). Con el reciente calentamiento del planeta se han cambiando las distribuciones y abundancias de las especies, pero el grado del cambio

todavía no es claro (Pounds *et al.*, 1999). Es probable que los organismos poiquilotérmicos sean excelentes modelos para estudios de cambios climáticos debido a su dependencia directa con el ambiente (Avery, 1982). En cuanto a los anfibios y reptiles, la temperatura mínima necesaria para el desarrollo de los embriones en reptiles ovíparos, y la temperatura y humedad mínima para el funcionamiento general son factores importantes en la determinación de su distribución geográfica (Sergeev, 1940; Tinkle y Gibbons, 1977; Shine, 1987).

Como patrón general, se ha observado que los reptiles cambian en abundancia, riqueza y composición a lo largo del gradiente altitudinal, en respuesta a la temperatura (Ishwar *et al.*, 2001; Poter, 1972), mientras que los anfibios responden a la humedad (Loeza, 2004). En ambos casos, la diversidad tiende a disminuir con la altitud. También se ha observado, en otras instancias, que las especies pueden responder a la productividad del hábitat, la cual es mayor en altitudes medias (Ishwar *et al.*, 2001; Scott, 1976). Incluso con las numerosas excepciones al patrón general, a una escala global la riqueza a nivel de especie es mayor a altitudes menores (Barnosky *et al.*, 2001). Este patrón sigue siendo impreciso debido a que los estudios a escalas espaciales grandes sobre el efecto de la temperatura en los reptiles son escasos (Fischer y Lindenmayer, 2005). Por eso autores como Rahbek (1995) recomiendan estudiar gradientes altitudinales específicos, en vez de utilizar patrones generales.

El patrón general en el que se observa la pérdida de diversidad herpetológica a medida que aumenta la altitud se ha documentado en varios estudios alrededor del mundo en zonas tropicales y subtropicales, como en los Andes (Luddecke, 1997; Cadle y

Patton, 1988; Duellman, 1988; Lynch, 1987; Peafur y Duellman, 1980), las Filipinas (Brown y Alcalá, 1961), Israel (Nathan y Werner, 1999) y Costa Rica (Fauth *et al.*, 1989). Ishwar *et al.* (2001) encontraron también una disminución lineal en abundancia, pero en cuanto a la riqueza de especies la mayor riqueza fue en altitudes medias en la Reserva del Tigre de la selva de Kalakad-Mundanthurai, en India. Fischer y Lindenmayer (2005) indicaron que incluso no se requiere un gran cambio en la altitud para poder detectar estos cambios en la composición de especies en el sureste de Australia, ya que sólo bastó un cambio de 50 m de altitud para observar un cambio en la composición de especies.

Herpetofauna en México

México ocupa una posición única en el mundo en cuanto a la herpetofauna y en diversidad biológica en general. Forma parte de los 12 países considerados megadiversos, los cuales albergan en conjunto entre el 60% y 70% de la biodiversidad del mundo (Mittermeier y Goettsch, 1992). Además, se encuentra dentro de los primeros lugares en número de especies de reptiles y anfibios a nivel mundial (Uetz, 2000; Mittermeier y Goettsch, 1992). Existen muchos factores que contribuyen a explicar la gran diversidad del país. Factores topográficos, y los diferentes climas que se forman, crean un mosaico de condiciones ambientales que promueven la formación de diversos hábitats (Sarukhán *et al.*, 1996). El otro factor que influye en la megadiversidad de México está constituido por los procesos históricos. México presenta una ubicación privilegiada en la cual se juntan dos zonas biogeográficas: neártica y neotropical. El resultado de este contacto entre dos biotas ancestrales es una rica mezcla de fauna y flora de diferentes historias

biogeográficas (Flores y Gerez, 1995). Con la evidencia empírica recolectada de las especies, se pronostica que la diversidad beta (más que la alfa), es un componente más importante cuando se trata de explicar la extraordinaria diversidad de especies del país (Rodríguez *et al.*, 2003).

Existen otras razones por la cual es importante estudiar la herpetofauna de México y tomar en cuenta el gradiente altitudinal. Para fines de conservación hay una necesidad de evaluar el estatus de las poblaciones de cada especie, especialmente las amenazadas. Lips *et al.* (2004) marcan como ejemplo varios estudios de Estados Unidos y Centroamérica donde se han documentado disminuciones en las poblaciones de anfibios. Debido a que México se encuentra en un punto geográficamente intermedio entre ambas regiones, es importante determinar si aquí ocurre el mismo patrón. Muy pocas especies han sido estudiadas en estos aspectos. Considerando las condiciones climáticas cambiantes del mundo, el gradiente altitudinal nos permitiría conocer si podrían ocurrir recambios de especies dentro del mismo. Peterson *et al.* (2002) han modelado cómo responderían los nichos ecológicos de 1870 especies de aves, mamíferos y mariposas en México, para varios escenarios de cambio climático. En estos escenarios se demostró que, aunque las extinciones y reducciones de la distribución de especies son relativamente raras, y el recambio de especies en algunas comunidades podrá ser de más del 40%. Esto tendría interesantes implicaciones en la estabilidad y salud de estas nuevas comunidades que se formarán. Estudios directos en el campo permitirían establecer si estos modelos son ciertos y determinar el grado de cambio ocurrido.

Región de Los Tuxtlas

Localización y geología. La Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas se ubica al sureste del estado de Veracruz dentro de la planicie costera. La reserva completa abarca 155,122 ha con tres zonas núcleo de 29,720 ha. Dentro de las zonas núcleo se encuentran tres volcanes principales, cuatro cerros menores y más de 300 conos pequeños (Geissert, 2004) Asociado a las zonas núcleo están sus respectivas zonas de amortiguamiento cubriendo 125,401 ha localizados en ocho municipios (Figura 1) (INEGI, 1998). Los poblados más importantes de la zona son San Andrés Tuxtla, Catemaco y Santiago Tuxtla. Todos los picos conforman lo que se conoce como la Sierra de Los Tuxtlas, la cual se originó por la gran actividad volcánica durante el Plio-Pleistoceno, hace 2.5 a 1.5 millones de años (Sousa, 1968). Las altitudes dentro de la reserva Los Tuxtlas van desde 0 m snm hasta elevaciones de 1720 m snm (García, 1981). Los suelos y rocas presentes son principalmente basaltos y basanitas, los afloramientos sedimentarios son escasos debido a la actividad volcánica reciente que los ha cubierto (Martín-Del Pozzo, 1997).

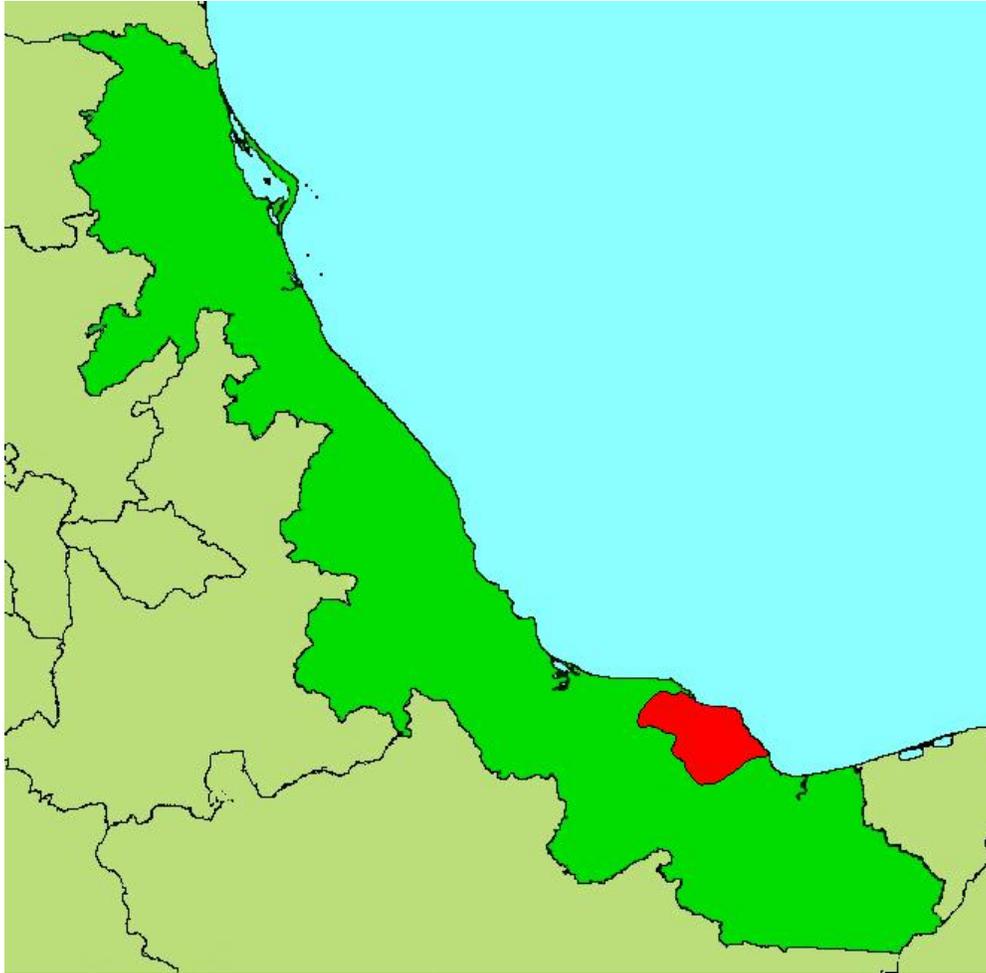


Figura 1. Imagen generada por un SIG del estado de Veracruz en verde con la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas marcada en color rojo oscuro. El mapa de México y la capa de las reservas naturales sobre el mapa fueron obtenidas en la pagina del INEGI.

Este estudio en particular se enfocará en la zona núcleo del norte donde se ubica el Volcán de San Martín. Este volcán tiene una altitud máxima de aproximadamente 1680 m snm y una extensión de 25.92 km² (Figura 2). El volcán permanece activo aunque no ha presentado mucha actividad en años recientes. Las últimas erupciones fueron en 1664 y 1793 y unas fumarolas en 1829 (Martin-Del Pozzo, 1997).



Figura. 2. Ubicación de la reserva de la biosfera de Los Tuxtlas indicada en verde oscuro y el Volcán de San Martín remarcado por un cuadro rojo (CONAP).

Clima. El clima de la región está fuertemente influenciado por la orografía, su cercanía al mar y su localización al sur del golfo de México. Estos factores ocasionan variaciones en la temperatura y humedad con respecto a la altitud. Los climas presentes en la región son: cálido sub-húmedo en las planicies, y templado húmedo en las partes altas (Soto y Gama, 1997; García, 1981). Para el Volcán de San Martín están representados ocho subtipos climáticos, seis subtipos de clima cálido, uno semicálido y uno templado según la escala de Köppen (Soto y Gama, 1997). La temperatura (máxima y mínimas) para la Reserva de Los Tuxtlas, tomados en la estación biológica a 200 msnm puede oscilar entre los 27 °C a 36 °C para los meses más cálidos, hasta los 8 °C a 18 °C para los meses más fríos (Sousa, 1968). Para las zonas de mayor altitud no existen mediciones precisas en cuanto a su temperatura pero con los mapas de temperatura elaborados por el Dr. Oswaldo Téllez (datos no publicados) para todo México se puede estimar que la temperatura para la cima

del volcán de San Martín tendría un promedio de 18°C para el mes de julio. La precipitación es estacional con una época seca entre marzo y mayo, donde en promedio llueven 111.7 mm mensualmente. La época de lluvias ocurre de junio a febrero con una media mensual de 486.2 mm (Coates-Estrada y Estrada, 1986). La gran cantidad de lluvia en la región se debe a varios factores. El principal factor son los vientos del Golfo de México que chocan con la sierra. Otros factores incluyen los ciclones tropicales a finales del verano y principios de otoño que afectan a la región trayendo más lluvia (Soto y Gama, 1997), y las corrientes de aire polar llenas de humedad (localmente llamados nortes) presentes de noviembre a febrero (Soto, 2004). Estos vientos pueden alcanzar velocidades de 80 km/h y aportan alrededor del 15% de la precipitación anual al mismo tiempo que provocan un descenso en la temperatura (Coates-Estrada y Estrada, 1986).

Vegetación. A lo largo de la Región de Los Tuxtlas existe una gran diversidad de hábitats en los que se puede distinguir once tipos de vegetación (Sousa, 1968). En la actualidad más del 84% de la cobertura original de la reserva se ha perdido, siendo remplazada por potreros y zonas agrícolas. Incluso con esta deforestación, la región todavía alberga una importante cantidad de especies (Dirzo y Garcia, 1992). Este patrón cambia en zonas de mayor altitud, donde las cimas de los volcanes se encuentran cubiertas de una vegetación abundante (Martín-Del Pozzo, 1997). Dentro de la región se encuentran 2,695 especies de plantas lo que representa el 10% de las especies registradas para todo el país (Ibarra-Manriquez *et al.*, 1997). La zona es importante no sólo por el número de especies presentes, sino también por sus endemismos. La región de Los Tuxtlas es una de las cinco

áreas con mayor grado de endemismo de árboles, donde cerca del 10% de los árboles que conforman el dosel superior son endémicos (Wendt, 1993; Rzedowski, 1991). Esta gran diversidad de especies se debe a las condiciones climáticas, la topografía accidentada y los tipos de suelo de origen volcánico. Además, la región representa el extremo norte de la selva húmeda de las Américas (Ibarra-Manriquez *et al.*, 1997; Pennigton y Sarukhan, 1968). La composición vegetal es principalmente de origen neotropical, compartiendo el 70% de la flora con Centroamérica y con Sudamérica (Ibarra-Manriquez *et al.*, 1997; Rzedowski, 1978). La vegetación original en las zonas bajas está dominada por selva alta perennifolia, la cual se encuentra desde el nivel del mar hasta los 700 m snm. A partir de los 900 m snm la vegetación cambia a bosque mesófilo de montaña y a bosque de pino-encino en los picos más altos, pero este criterio varía entre los diferentes autores. En las zonas altas, la vegetación cambia a estar dominada por géneros de origen neártico (Rzedowski, 1963).

Herpetofauna. La fauna de Los Tuxtlas presenta una alta diversidad, al igual que su flora. Se han registrado 139 especies de mamíferos (una endémica) y 565 de aves (dos endémicas) las cuales conforman el 28.3% y el 53.22% del total de especies de mamíferos y aves, respectivamente, para México (Gonzalez, 2006). Para la herpetofauna, hay 162 especies, el 16% de todas las especies registradas para el país. Quince especies se consideran endémicas, lo cual hace que la región adquiera una posición relevante dentro del país (Vogt *et al.*, 1997; Flores-Villela, 1993; 1991). La herpetofauna se divide en 45 especies de anfibios y 117 de reptiles, que conforman el 15.86% y el 17.04% de las

especies registradas para ambos grupos en el país (González, 2006). En cuanto a los endemismos, hay cuatro especies de anfibios y 11 especies de reptiles únicas para la región, lo cual consiste en el 9.4% del total de especies de la región (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997). Como para la mayoría de los grupos que habitan la región, la herpetofauna está representada principalmente por géneros neotropicales (Tabla 1).

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

	Anfibios	Reptiles	Total
Especies de origen neártico	6%	14%	15%
Especies de origen sudamericano	46%	13%	20%
Especies de origen mesoamericano	48%	70%	63%
Otro (Especies introducidas)	0%	3%	2%

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

Amenazas a la región. Existen varias amenazas para la región de Los Tuxtlas, principalmente debido a la larga historia de ocupación humana la cual se refleja en el intenso uso de la tierra dando como resultado la deforestación de la selva. Históricamente, la región ha estado habitada desde 1400 B.C. (Laborde, 2004). Con la colonización española en 1522, el uso de la tierra cambió hacia la agricultura, extracción

de maderas y la ganadería (Laborde, 2004). A partir de los años 70's se aumentó la práctica de la ganadería aún más (Guevara *et al.*, 2004), la cual es la amenaza principal hoy en día, llegando a reemplazar el 84% de la cobertura original de selva en el año de 1986 (Dirzo y Garcia, 1992).

La mayoría de las actividades humanas se realizan a altitudes menores, donde la vegetación secundaria, los cultivos y los potreros conforman los tipos de vegetación dominantes (Pennigton y Sarukhan, 1968). Aparte del pastoreo, la agricultura es el segundo impacto humano más importante para la región siendo el maíz, la caña de azúcar y el tabaco los cultivos más importantes. El método principal de agricultura dentro de la región es la técnica conocida como "roza, tumba y quema", la cual es particularmente dañina para el medioambiente. La cacería es el tercer impacto que amenaza a las especies de fauna, ya sea para autoconsumo o para la venta de especies exóticas. Para la flora, la extracción de maderas preciosas y especies exóticas resulta otra amenaza para las especies.

Los fragmentos de vegetación natural restantes, que prácticamente son zonas rocosas o con una pendiente fuerte que hacen difícil su transformación, tienen una reducida área total. Esto afecta negativamente la dispersión y las tasas de inmigración entre fragmentos. La fragmentación afecta a las poblaciones de distintos modos: (i) reduciendo el área de distribución de las especies; (ii) modificando el tamaño de las poblaciones; y, (iii) aumentando la tasa de extinción local (Guevara *et al.*, 2004). El aislamiento de los fragmentos evita que una población aislada pueda llegar a colonizar

nuevos fragmentos y abatir la endogamia, lo cual, a su vez, aumenta el riesgo de extinción local de las especies a una escala mayor (Casagrandi y Gatto, 1999).

Los problemas que afectan a la región siguen en la actualidad. A pesar el decreto de la región como una Reserva de la Biosfera en 1998, siguen habiendo algunas extracciones de especies y deforestación. Hay una gran cantidad de personas que viven en la región, alrededor de 32,000 dentro de la reserva y más de 300,000 personas cerca de sus límites (Gonzalez, 2006) con una tasa regional de crecimiento en 1995 de 2.08 (INEGI, 1996). Se requiere de nuevos planes para un desarrollo sustentable y que los pobladores puedan vivir en armonía con el medio ambiente junto con una mayor presencia de las autoridades dentro de la región.

Importancia de la región. La región es importante, no sólo por su gran diversidad de especies, sino también por su alto grado de endemismo en los picos de los volcanes. Las cimas de los volcanes han permanecidos relativamente aisladas de otras formaciones montañosas creando condiciones interesantes (Ramirez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997). Estas islas geográficas, ganan mayor importancia cuando se van acercando a zonas costeras (McCain, 2005), ya que el aislamiento geográfico y ecológico en comparación con las zonas bajas colindantes es mayor.

El Volcán de San Martín, en la región de Los Tuxtlas, presenta condiciones ideales para estudios de gradiente altitudinal. Posee una altitud que llega hasta los 1680 m snm, una gran diversidad con endemismos, una ubicación privilegiada donde se unen dos zonas

biogeográficas (neártica y neotropical) y se puede observar un recambio de especies con respecto a la altitud.

Además de los factores ambientales y ecológicos que hacen al volcán de San Martín ideal para estudios de gradientes, su cercanía al mar lo hace aun mejor, ya que la distancia desde el mar hasta la cima del volcán es tan de sólo unos 15 km en línea recta. Otro punto a favor es la infraestructura de la región, teniendo la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtles” dentro de la zona núcleo ofreciendo apoyo y alojamiento. Asimismo, el área del volcán cuenta con caminos para vehículos que dan acceso a toda la región. Este punto es especialmente importante para estudios de gradientes altitudinales donde se requieren de varios puntos de muestreo. Finalmente, la interconexión de los pueblos dentro de la región permite obtener equipo y suministros regularmente sin la necesidad de recorridos largos. Esto hace que logísticamente la región sea ideal para estudios prolongados.

MÉTODO GENERAL

Búsqueda de la herpetofauna en la zona de estudio

Para poder tener un punto de referencia sobre las especies que potencialmente se encontrarían en este estudio, se buscaron listados de especies registradas para la zona. Teniendo la lista preliminar se eliminaron las especies que por su historia de vida no se podrían encontrar en este estudio, tales como las especies estrictamente acuáticas o marinas. Con la lista finalizada se creó una guía de campo con el fin de poder identificar fácilmente a las especies directamente en campo.

Selección de los sitios de estudio

Para poder estudiar todo el gradiente altitudinal del Volcán de San Martín se tuvieron que elegir varios sitios que pudieran representar las condiciones cambiantes del gradiente. Se consideró que con una diferencia de 200 m se podrían observar cambios en las comunidades herpetofaunísticas y en las condiciones ambientales, de acuerdo al trabajo de Fischer y Lindenmayer (2005) donde con un cambio de tan sólo 50 m en altitud se podía observar cambios en la comunidad herpetofaunística. Como el gradiente en la zona es de 0 m a 1600 m se crearon nueve sitios de muestreo, considerando este un número adecuado para poder evaluar las condiciones cambiantes de las comunidades, y permitiendo un muestreo simultáneo.

La selección de los nueve sitios de muestreo se efectuó primero a través de la creación de un sistema de información geográfico (SIG). Un SIG, según Johnston (1998)

consiste en una forma de poder almacenar, recuperar, transformar, medir, combinar, y visualizar datos espaciales que han sido digitalizados y registrados, a un sistema de coordenadas en común. A diferencia de un simple mapa un SIG permite visualizar una serie de capas individuales de información de diferentes orígenes para una misma región.

Se eligió utilizar este método de manera inicial debido a que se puede observar la región de interés, con información detallada, para poder tomar una decisión informada sobre la ubicación de los sitios de muestreo. También brindó una manera de familiarizarse con la zona sin la necesidad de estar en ella. Este SIG incluyó imágenes satelitales del sitio obtenidas a través de Google Earth™. También se incluyeron otras capas que contenían información adicional para tener una mejor idea de las características de la región. Estas capas adicionales incluían la temperatura estimada para el mes de julio proporcionada por el Dr. Oswaldo Téllez de la UBIPRO, UNAM, la altitud con curvas de nivel obtenidas desde la página del INEGI y una capa con la cartografía de INEGI (E15A63: La Nueva Victoria) de la zona mostrando caminos y poblados. Para poder visualizar mejor los límites del área de estudio dentro del SIG, se delimitó la selva primaria con un polígono con un borde de 50 m que representó el efecto borde de la selva.

Teniendo delimitada el área de estudio, los transectos se ubicaron en zonas que cumplieron con los siguientes requisitos:

- Ubicación dentro del polígono de la selva generado en SIG; dentro del bloque principal de selva o al menos con una clara interconexión con otras áreas selváticas. No se tomaron en cuenta fragmentos aislados de selva.

- Orientación en la misma ladera del volcán. Para eliminar la variable de sombra orográfica, todos los sitios se orientaron hacia la cara Este del volcán de San Martín (i.e. hacia el mar).
- Una extensión lo suficientemente grande como para poder acomodar tres transectos de 100 m orientados perpendiculares a la pendiente y cada uno separado por 25 m entre sí.
- Distancia de al menos 50 m de algún tipo de borde para evitar muestrear en zonas con efecto de borde. Muestrear en el borde puede introducir especies de zonas perturbadas no contempladas para este estudio. Este parámetro se estableció de acuerdo al trabajo de Urbina *et al.* (2006) donde se establece que el efecto borde en la región de Los Tuxtlas se extiende a alrededor 40 m hacia el interior de la selva.
- Cercanía a un camino amplio para facilitar el transporte y poder llevar suministros a cada zona eficientemente.
- Diferencia altitudinal de 200 m entre pares de sitios.

Se corroboró con una salida de campo exploratoria que los sitios elegidos a través del SIG fueran ideales. Posteriormente con la ayuda del Biólogo Francisco Gómez y habitantes de la zona de Los Tuxtlas, se pudieron obtener permisos para poder establecer los campamentos y recolectar en zonas ejidales sin tener problemas.

Voluntarios, su selección y su preparación

Para poder muestrear los diferentes sitios simultáneamente se requirió de la ayuda de voluntarios durante todo el mes de muestreo. Se planeó que hubiera dos personas por altitud en campamentos localizados cercanos a los sitios de muestreo. Para este fin se abrió una convocatoria seis meses antes del periodo del muestreo buscando a biólogos o estudiantes de biología interesados en ser voluntarios, o para cubrir su servicio social. De las personas que respondieron a la convocatoria se hizo un proceso de eliminación para elegir a los voluntarios finales. Se hizo una presentación para los voluntarios seleccionados mostrándoles los objetivos y el método general para que pudieran conocer mejor el proyecto. Se efectuó un taller semanal durante 5 semanas con el fin de que los voluntarios conocieran las diferentes especies que encontrarían durante el muestreo, los procedimientos de muestreo y las mediciones que se efectuarían. Finalmente, a cada voluntario se le entregó una copia de la guía de campo que se elaboró previamente.

Preparación y establecimiento de los sitios

El establecimiento de los transectos en los sitios se efectuó en una salida previa al muestreo de julio. En cada sitio se delimitaron tres transectos de 100 m perpendiculares al gradiente altitudinal. Cada transecto tuvo 10 m de ancho y estuvieron separados entre sí por 15 m. Se utilizó rafia blanca sujeta mediante grapas a los árboles, lo más pegado al suelo posible, para delimitar el área de cada transecto. Para medir la distancia del transecto y la separación entre los transectos se utilizó una cinta métrica de 50 m. Durante el establecimiento de los transectos, se intentó perturbar lo menos posible la

vegetación y siempre se siguió el contorno del relieve. Aun así, se tuvieron que cortar algunas plantas para mantener los transectos lo más rectos posible. Con un altímetro digital Polar AXN300 con un error de ± 1.0 m se monitoreó constantemente el transecto para evitar cambios altitudinales bruscos (Figura 3). Cuando había un obstáculo en el camino directo del transecto se decidió rodearlo intentando que esta desviación fuera ligera y proseguir en la misma dirección original después del rodeo. Peres (1999) indicó que las desviaciones inmediatamente alrededor de pequeños parches de vegetación densa, huecos en la vegetación o barreras no cambian los resultados del muestreo, pero sí agilizan ampliamente el proceso de colocación de los transectos. Cuando los transectos estuvieron en la posición adecuada, se marcó la rafia con una cinta adhesiva a intervalos de 5 m para poder juzgar las distancias rápidamente a lo largo del transecto. La ubicación de los transectos y la ruta para llegar a ellos se marcaron con cinta reflejante y señalizadora colocada en puntos clave creando una ruta. Finalmente, justo antes del comienzo del muestreo se colocó un datalogger (HOBO H8) a la mitad del transecto central en cada sitio, para el registro de la temperatura, humedad y luminosidad constante de cada altitud.

La utilización de transectos es una manera eficiente de poder estimar la abundancia de poblaciones silvestres (Borchers *et al.*, 1998). El muestreo por transectos ha sido utilizado para estimar la densidad de poblaciones de una gran variedad de vertebrados, desde anfibios (Troft *et al.*, 1982), reptiles (Urbina *et al.*, 2006; Crump, 1971; Rand, 1964), aves (Emlen, 1971) y mamíferos grandes (Melton, 1983; Kahurananga, 1981). Para animales relativamente pequeños, y en aéreas de vegetación densa donde la

visibilidad es limitada, un muestreo por transecto a pie parece ser el único método adecuado (Whiteside *et al.*, 1988). La teoría básica acerca del muestreo sobre transectos lineales se basa en cinco supuestos que se deben tomar en cuenta para un muestreo adecuado (Buckland *et al.*, 1993; Burnham *et al.*, 1980): (i) todos los animales dentro del transecto deben ser detectados, (ii) los animales deben ser detectados en su ubicación inicial, antes de algún movimiento en respuesta al observador y no ser contados dos veces, (iii) los animales deben moverse relativamente lento en comparación a los observadores, (iv) las distancias medidas entre el transecto y el individuo observado deben ser exactas; y (v) las detecciones son eventos independientes.

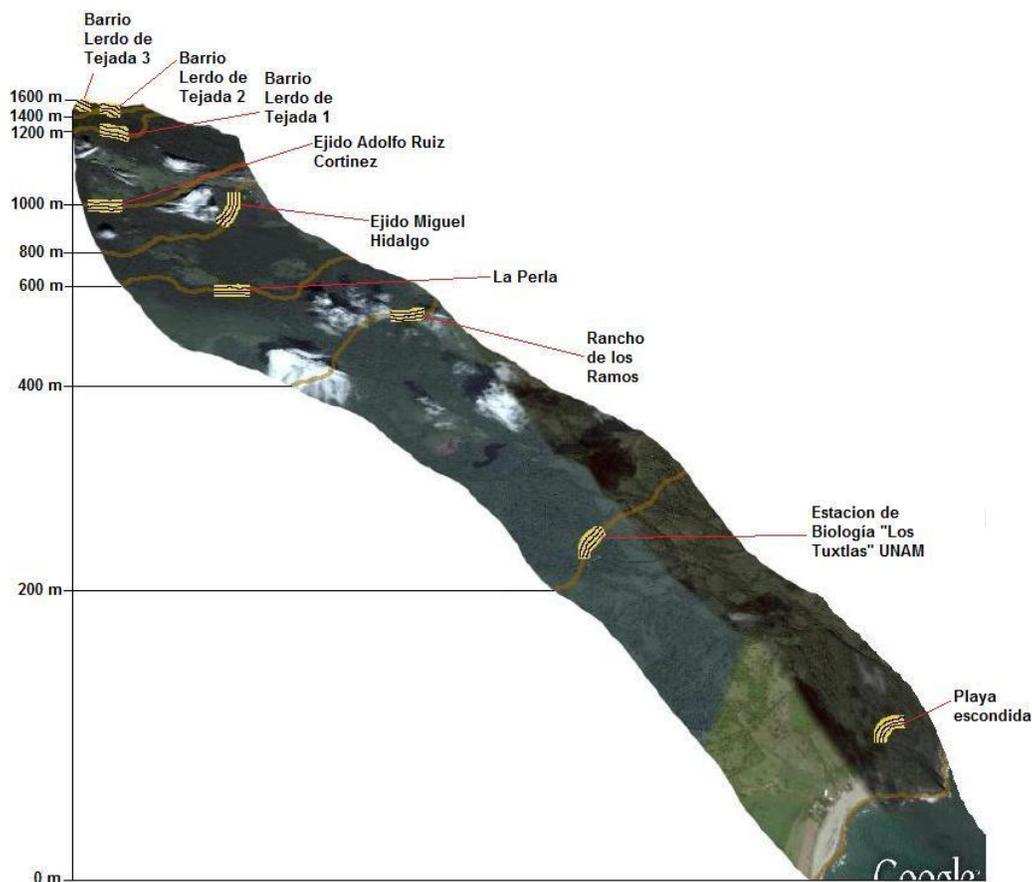


Figura 3. Esquema básico de la estructura de los transectos a lo largo del gradiente altitudinal.

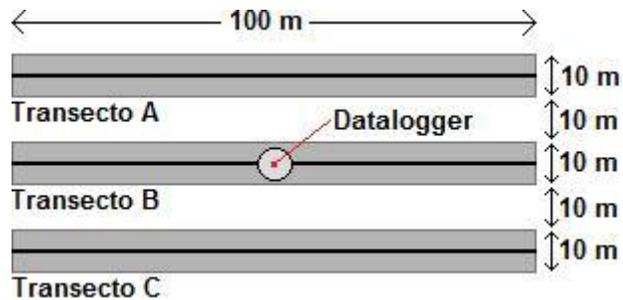


Figura 4. Esquema básico de los transectos en un sitio. El área sombreada representan los 5 m en donde se llevará a cabo el muestreo de cada transecto

Muestreo y recopilación de datos para cada sitio

El muestreo fue llevado a cabo durante todo el mes de julio del 2008, para evitar la variabilidad debido a la estacionalidad o cambios en el estado del tiempo, los nueve sitios fueron muestreados simultáneamente. Un equipo se hizo cargo de un sitio, y hubo un intercambio de voluntarios en los diferentes sitios a la mitad del mes. Cada sitio fue muestreado diariamente de día y de noche identificando y capturando a todos los anfibios y reptiles que se encontraban a cinco metros del transecto y hasta los dos metros de altura. El recorrido diurno empezó a las nueve de la mañana y el recorrido nocturno a las nueve de la noche. El muestreo consistió de tres días de muestreos en la mañana y en la noche, con un día de descanso, enfocándose en un transecto por día. Así se lograron muestrear todos los transectos antes del día de descanso. Mientras que los voluntarios hacían los muestreos se visitaron todos los sitios, al menos una vez durante cada jornada de trabajo, para resolver dudas y necesidades. Para facilitar el manejo de datos, todos los parámetros mencionados se registraron en campo con hojas impresas estandarizadas, así los voluntarios solo tenían que llenar los datos necesarios (Apéndice 1). A cada organismo capturado se le tomaron los siguientes datos:

- Identificación de la especie.
- Longitud hocico-cloaca para lagartijas, salamandras y anuros, y longitud total para serpientes.
- Hora de captura.
- Número de registro de cada individuo y con un código especial para cada sitio.
- Marca mediante corte de la falange IV de la pata anterior izquierda o de una escama en caso de serpientes.
- Captura nueva o recaptura.
- Actividad del organismo con una descripción sencilla en una palabra.
- Número de recolecta en caso de haber sido recolectado.
- Número de fotografía en caso de haber sido fotografiado.
- Sexo en caso de poderse determinar a simple vista (solo se aplicó para ciertas especies).
- Gravidéz en caso de que se pudiera determinar utilizando medios visuales o táctiles.

Al momento de la captura también se tomaron las siguientes mediciones del sitio:

- Temperatura del sitio donde se vio por primera vez el organismo tomando la medida 30 segundos después de la colocación de un termohigómetro Extech mod. 445712.
- Humedad del sitio donde se vio el organismo por primera vez usando el mismo termohigómetro.
- Presencia de precipitación al momento de captura con una sola descripción.

- Descripción del sustrato predominante donde se encontró el organismo con una sola palabra.
- Profundidad de la hojarasca, medida insertando una regla de aluminio en la misma.
- Estimación visual del porcentaje de cobertura de los diferentes sustratos (tronco suelo, roca y/o hojarasca) con la ayuda de un cuadro de 50 cm² dividido en cuatro cuadrantes de 25 cm² construida de madera y rafia.
- Distancia perpendicular del organismo al transecto utilizando una cinta métrica.
- Distancia del organismo a lo largo del transecto utilizando una cinta métrica y las marcas en el transecto.

Después del recorrido del transecto de dos horas, se hizo una búsqueda por vagabundeo que consistió en recorrer la zona aledaña al transecto de forma aleatoria durante tres horas para cada sesión de muestreo. Los tiempos propuestos para los diferentes recorridos fueron con el fin de homogenizar el esfuerzo de muestreo para cada sitio. De acuerdo a Magurran (2004) si se aumenta el tiempo de recolecta en un sitio se incrementa la probabilidad de aumentar la riqueza observada del sitio. Esto crearía un sesgo en los datos de los diferentes sitios si no se estableciera una medida estándar de tiempo de muestreo. Para el muestreo por vagabundeo sólo se tomaron datos de la hora de captura y la identificación de la especie.

A pesar de la estandarización de los muestreos, siempre existen algunos inconvenientes del muestreo sin importar el método utilizado. Por ejemplo, la facilidad de detección de especies por parte de algunas personas en comparación con otras, o las características del comportamiento de las especies, como la tendencia a moverse de

forma ruidosa, las hace más fácil de detectar que a las especies silenciosas. Estos factores afectan a la estimación de la riqueza y abundancia de las especies (Whiteside *et al.*, 1988).

No hay un método de muestreo estandarizado para estudios de riqueza y abundancia. Se decidió utilizar la riqueza y abundancia de las especies, junto con variables ambientales arriba descritas ya que es la forma más fácil de estudiar a las comunidades y su ambiente (Ter Braak, 1987). Para evitar el conteo doble de ejemplares y conocer algo de la dinámica poblacional de al menos las especies más abundantes se usó el método de captura-recaptura para lo cual cada ejemplar capturado fue marcado y liberado para su posterior recaptura. Este método ha sido utilizado ampliamente para investigar la dinámica de las poblaciones biológicas (Chao, 1987).

En cada sitio se tomaron mediciones de altitud y coordenadas geográficas con un GPS (Garmin Explorist 600). Finalmente se hizo una evaluación simple describiendo el tipo de vegetación general y sustrato predominante de cada sitio (suelo desnudo, hojarasca, roca o tronco).

Recopilación y verificación de los datos

Con los de datos de campo finalizados, se recopilaron todas las hojas de muestreo de los diferentes sitios en una sola tabla. Teniendo esta tabla, se verificó la identificación de los organismos recolectados con el fin de evitar errores de identificación dentro de la base de datos. Los errores encontrados se corrigieron directamente en la tabla. Con todos los datos incorporados a la base de datos y revisados se organizó la información por sitio y por grupo taxonómico, facilitando el manejo de la información.

Métodos de Análisis de Datos

Para los análisis de los datos en general se utilizaron los datos de todas las especies recolectadas durante el muestreo en los transectos y en el vagabundeo. Esto debido a que la mayoría de las pruebas sólo utilizaban datos de presencia/ausencia y abundancia de cada especie. Para los análisis en que se intentó relacionar las especies con su medio ambiente se utilizaron los datos de las especies obtenidas durante el muestreo de los transectos que tenían todos los parámetros del hábitat y microclimáticos disponibles.

Análisis descriptivos. Primero se hizo una serie de análisis descriptivos para cada sitio determinando su diversidad específica (diversidad alfa), la dominancia y la riqueza con el fin de conocer las características de los sitios y poder compararlos (Figura 8, 9 y 10). Para la diversidad se utilizó el índice de diversidad de Shannon, debido a su amplio uso y a la facilidad de cálculo. Se utilizó también el índice de diversidad de Margalef, debido a que este índice da como resultado un valor con el cual se pudieron comparar los diferentes sitios. Para la dominancia se utilizó el índice de Berger-Parker el cual es muy simple de calcular y también proporciona un valor fácil de interpretar de usarse en comparaciones entre sitios. Se prefiere este índice al de Simpson debido a que es independiente de la dominancia. Los índices arriba mencionados se calcularon de acuerdo a las expresiones presentadas por Magurran (2004). Los índices de Margalef y Shannon fueron calculados con el programa PRIMER 6, mientras que el índice de Berger-Parker fue calculado dentro de la misma tabla de resultados con Excel. Los índices de diversidad fueron calculados

para los nueve sitios, para todos los registros (herpetofauna total) y para anfibios y reptiles por separado.

Se crearon curvas de rango / abundancia en las que se graficó la abundancia relativa de cada especie para cada sitio. Estas gráficas se hicieron para anfibios y reptiles por separado para ayudar a visualizar la riqueza y dominancia de cada sitio. Finalmente, para evaluar el muestreo se calculó el porcentaje de especies presentes en cada sitio en relación al total de especies reportadas en la zona y el total de las especies obtenidas durante el muestreo.

Estimadores de riqueza. Para poder determinar la efectividad del muestreo en cuanto al número de especies capturadas en los diferentes sitios, se crearon gráficas con el estimador de Chao 2 calculado por el programa de EstimateS 8.0.0. Se compararon con los datos reales finales de cada sitio con los valores de Chao 2 para evaluar el grado de integridad (Soberón y Llorente, 1993). Se eligió el estimador Chao2 debido a que es un estimador no paramétrico que se ajusta mejor a la naturaleza de los datos. Magurran (2004) recomienda su uso para estimar la efectividad del muestreo debido a que este estimador tiende a no sobreestimar los valores de riqueza. Se elaboraron gráficas de barras resumiendo los valores finales estimados por Chao 2 y los observados para los nueve sitios con sus barras de error, y el porcentaje de especies encontradas en cada sitio comparado con el número de especies calculado por el estimador (Soberón y Llorente, 1993). Para poder observar y comparar la efectividad del muestreo entre los diferentes sitios se construyeron curvas de rarefacción basadas en el muestreo para cada sitio,

considerando a la herpetofauna y los anfibios y reptiles por separado. Así se podría ver la efectividad de muestreo a lo largo del tiempo.

Pruebas estadísticas. Debido a la naturaleza de los datos se utilizaron pruebas no paramétricas comparando comunidades herpetofaunísticas, y comunidades de anfibios y reptiles por separado con todos los datos capturados en los sitios (transectos y vagabundeo). Con el fin de determinar si la composición y abundancia de cada especie fue significativamente diferentes entre los sitios, se usó la prueba de F de Friedman utilizando a los sitios como variables. Específicamente, la prueba busca encontrar diferencias significativas en la serie de datos para poder decir que los organismos encontrados en al menos un sitio fueron tomados de una población distinta de los demás. En el caso de que la prueba de F de Friedman resultara significativa, se utilizó la prueba *a posteriori* Fj de Iman y Davenport (1980) la cual identifica los valores significativos entre pares de sitios. Esta prueba se efectuó utilizando el programa, SatsDirect 2.7.2. Finalmente, se utilizó una matriz de correlación por rangos de Spearman. Esta prueba intentó buscar en vez de las diferencias, las correlaciones más fuertes entre los diferentes sitios con una prueba no paramétrica. Esta prueba se generó utilizando el programa de Statistica 5.5 utilizando los sitios como variables.

Matrices de similitud y análisis de conglomerados. Para poder cuantificar la similitud de los diferentes sitios se utilizaron matrices de similitud utilizando el índice de Sørensen. Estas pruebas se efectuaron con el fin de tener una idea de cómo se asociaban o agrupaban los sitios. Como en pruebas anteriores se aplicó esta prueba para todas las especies, y para anfibios y reptiles por separado. Con las matrices generadas se efectuó un

análisis de conglomerados utilizando el método de distancias medias y la prueba de SIMPROF incluida en el programa Primer 6 con una significancia de 0.05 para intentar determinar cuántos grupos se forman con los sitios.

Diversidad beta. Para determinar donde ocurre el mayor recambio de especies se utilizaron dos índices de diversidad beta, β_w y β_{sim} expresados en número de individuos (Magurran, 2004; Koleff *et al.*, 2003). La diversidad beta de Whittaker (1960) es calculada para datos de presencia/ausencia (Koleff *et al.*, 2003) de acuerdo a:

$$\beta_w = \frac{a+b+c}{(2a+b+c)/2}$$

donde “a” es el número total de especies compartidas entre los dos sitios, “b” es el número de especies presentes dentro del sitio vecino y “c” es el número de especies dentro del sitio del enfoque. El índice β_{sim} de Lennon *et al.* (2001) es expresado para datos de presencia/ausencia (Koeleff *et al.*, 2003) de acuerdo a:

$$\beta_{sim} = \frac{\min(b,c)}{\min(b,c)+a}$$

donde “a” es el número total de especies compartidas entre los dos sitios, “b” es el número de especies presentes dentro del sitio vecino y “c” es el número de especies dentro del sitio de enfoque.

Para tener una mejor representación se utilizaron todos los datos de los transectos y del muestreo por vagabundeo. Con estos índices se puede determinar dónde está la mayor diferencia en la riqueza y composición de especies entre sitios. Se eligieron estos índices debido a que reflejan adecuadamente el recambio de especies entre las diferentes comunidades a comparación de otros estimadores de diversidad beta, y son los índices

más recomendados (Koleff *et al.*, 2003). β_w refleja el recambio de especies enfocándose en la diferencia de riqueza de especies entre los sitios. Por otro lado β_{sim} se enfoca en las diferencias en composición más que en la riqueza de especies (Koleff *et al.*, 2003).

Escalamiento multidimensional. Para determinar qué factores ambientales son los que definen a los sitios se hizo un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) utilizando el programa XLSTAT. Se utilizaron solamente las variables medidas a los sitios en si, sin tomar en cuenta a las especies. Este análisis permite conocer el comportamiento de las variables (altura, temperatura, humedad, luminosidad, vegetación principal y tipo de suelo principal) a través de una representación parsimoniosa de ellas en un espacio de reducidas dimensiones (Kenkel y Orloci, 1986). Las distancias entre las variables en el espacio dimensional representan su grado de similitud dentro del espacio definido. Se eligió esta prueba debido a la forma visual de mostrar las diferencias en el comportamiento de las variables en cuanto a su distancia dentro del espacio definido (Kenkel y Orloci, 1986). Con esta gráfica bidimensional se puede determinar cuáles son los atributos de los sitios que mejor definen las diferencias entre ellos. Para esto, se tuvo que calcular el promedio de cada variable por sitio usando los datos del datalogger.

Análisis canónico de correspondencia. Finalmente, para poder ver directamente como se comportan las especies tomando en cuenta a los factores ambientales se eligió un análisis canónico de correspondencia (CCA). Esta prueba analiza y visualiza la relación entre las especies y múltiples variables ambientales. Es una técnica de ordenación de eigenvectores que también produce un análisis multivariado de gradientes directos (Ter Braak, 1986). El análisis canónico de correspondencia intenta visualizar los patrones de la variación de

ordenamiento dentro de una comunidad, también intenta determinar los patrones principales de la distribución de especies con respecto a las variables ambientales medidas (Ter Braak, 1987). Esta prueba se efectuó utilizando el programa XLSTAT. Se eligió este método debido a que es un método estadístico que logra analizar muchas variables ambientales, su impacto en la distribución de las especies, a las especies y los sitios específicos simultáneamente, ordenados por los vectores generados por las mismas variables climatológicas y ambientales. Con esto se puede visualizar el impacto y nivel de importancia de las variables climatológicas y ambientales, sobre cada una de las especies por separado. Para esta prueba se utilizaron las especies que fueron capturadas en los transectos, las cuales tenían asociados datos ambientales del sitio y microclimáticos. Para cada especie, se calcularon los valores promedio en el caso de que fuera una variable cuantitativa y la moda en el caso de variables cualitativas. También se utilizaron los valores de presencia y ausencia de cada especie registrada en los transectos incluyendo las capturas por vagabundeo.

RESULTADOS

Revisión de listados de herpetofauna de la zona

Durante la investigación bibliográfica se encontraron varios listados completos o referentes a una categoría taxonómica particular. Estos listados fueron muy variables, consistiendo de una lista de anfibios de Shannon y Werler (1955), hasta un listado de serpientes de Pérez-Higareda *et al.* (2007), pasando por varios otros listados públicos, así como listados no publicados facilitados por el Maestro Pérez-Higareda (q.e.p.d). Con la recopilación de todos los listados y su subsecuente depuración, se obtuvieron un total de 155 especies (45 anfibios y 110 reptiles) que potencialmente pudieran habitar en la zona de estudio. La guía de campo generada contó con al menos una imagen o dibujo y información descriptiva de cada especie a excepción de cuatro anfibios y ocho reptiles de las cuales no se consiguió imagen. Para cada especie se incluyó, el nombre científico, nombre común (si lo hay), características principales de diagnóstico, hábitos, taxonomía básica, mapa de distribución (cuando estuvo disponible) y alguna característica que la diferenciara de otras especies similares (Ejemplos en Anexo 2).

Selección y preparación de los sitios de muestreo

Algunos de los sitios seleccionados mediante el Sistema de Información Geográfica tuvieron que ser desplazados debido al difícil acceso y topografía, o debido a que no cumplían con todos los requerimientos necesarios para el estudio. Con los sitios finales seleccionados (Figura 5), se creó un mapa de la ubicación de cada sitio dentro de los

diferentes ejidos (Figura 6) para ayudar en la obtención de los permisos adecuados para muestrear en la zona.



Figura 5. Imagen satelital de los sitios (banderas) y sitios de campamentos (casas) utilizado en el estudio. La imagen fue proporcionada por Google Earth™ y los puntos fueron marcados utilizando GPS.

También cabe destacar que no se encontraron especies nuevas que no se hubieran incluido dentro de la lista de especies esperadas.

Las cuatro especies más recolectadas fueron *Pseudoeurycea werleri* (Caudata), *Craugastor loki* (Anura), *Anolis uniformis* (Squamata) y *Craugastor rhodopis* (Anura) las cuales conformaron alrededor del 64.8% de todos los individuos registrados. Existen otras especies notables, pero de ninguna llegó a ser tan abundante como las mencionadas, por ejemplo: *Incilius valliceps* y *Bolitoglossa rufescens* por parte de los anfibios y *Anolis lemurinus*, *Anolis tropidonotus* y *Sceloporus variabilis* por parte de los reptiles. Cada una de estas especies se encontró en varios de los sitios y en abundancias distintas a lo largo del gradiente.

Para los anfibios y reptiles se pudo determinar un claro límite de distribución donde muy pocas especies se encontraron por arriba de los 1000 m de altitud (Figura 7). Esto va de acuerdo con los resultados por sitio donde, a partir de los 1200 m se nota una clara disminución de especies. Los sitios con mayor riqueza de especies fueron 0 m y 600 m, con 33 especies cada uno, y el sitio con menos especies fue el de 1600 m, con 4 especies. En cuanto a la abundancia de individuos, a 200 m se encontraron más ejemplares por un amplio margen (376), mientras que el sitio a 800 m fue el que tuvo menos ejemplares recolectados (77). En cuanto a los endemismos, el 26.67% de las especies capturadas fueron endémicas para el país mientras que un 13.33% del total de especies fueron endémicas para la región de Los Tuxtlas. Para el grado de amenaza de las diferentes especies se pudieron identificar a 24 de las especies dentro de la NOM-ECOL-059 (2008) donde se encuentran bajo alguna protección.

Se generó una tabla (Anexo 1), mostrando a todas las especies recolectadas y el número de individuos recolectado por sitio. Con esta tabla se pudo calcular la abundancia relativa y elaborar las gráficas de abundancia relativa de las especies por sitio (Figuras 8, 9 y 10), que permitió visualizar la composición y riqueza de los diferentes sitios de forma simple. La longitud de la línea muestra la riqueza del sitio y la pendiente de la línea muestra la dominancia que tienen ciertas especies dentro de los sitios.

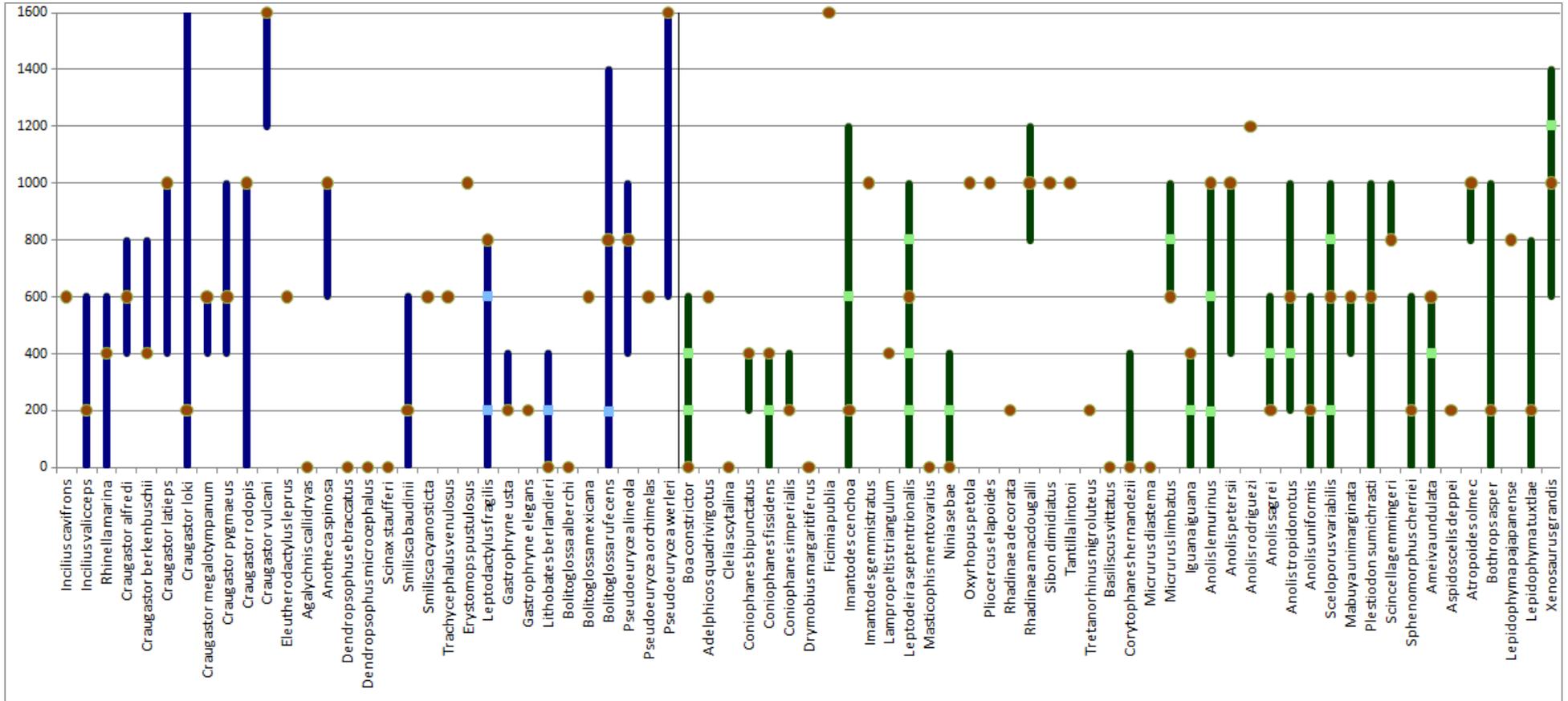


Figura 7. Rangos altitudinales de todas las especies encontradas en el estudio. Las barras a la izquierda de la línea divisora (anfibios) y las barras a la derecha de la línea divisora (reptiles) muestran el rango altitudinal de cada especie. Los puntos dentro de la barra representan el sitio donde se recolectaron más individuos de esa especie y los puntos más claros indican los sitios en donde no se encontraron individuos.

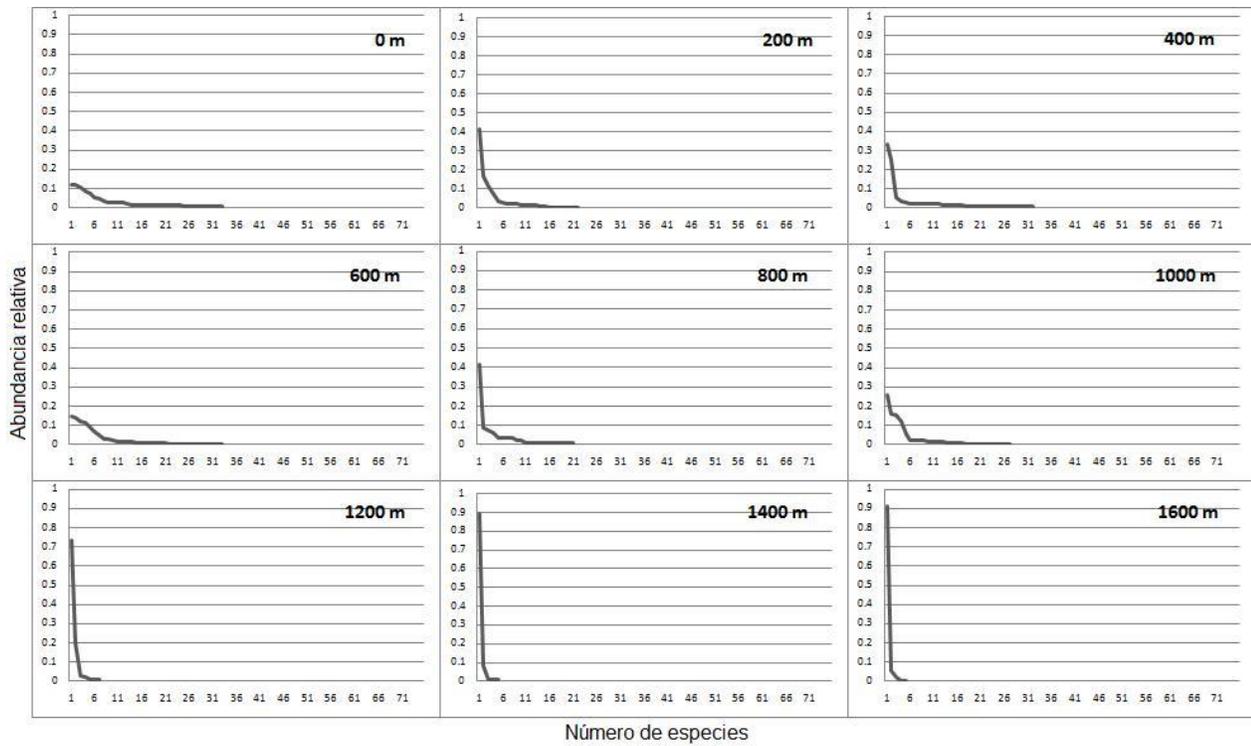


Figura 8. Abundancias relativas de todas las especies de cada sitio. El eje de las X representa el número de especies dentro de cada sitio mientras que el eje de la Y muestra la abundancia relativa.

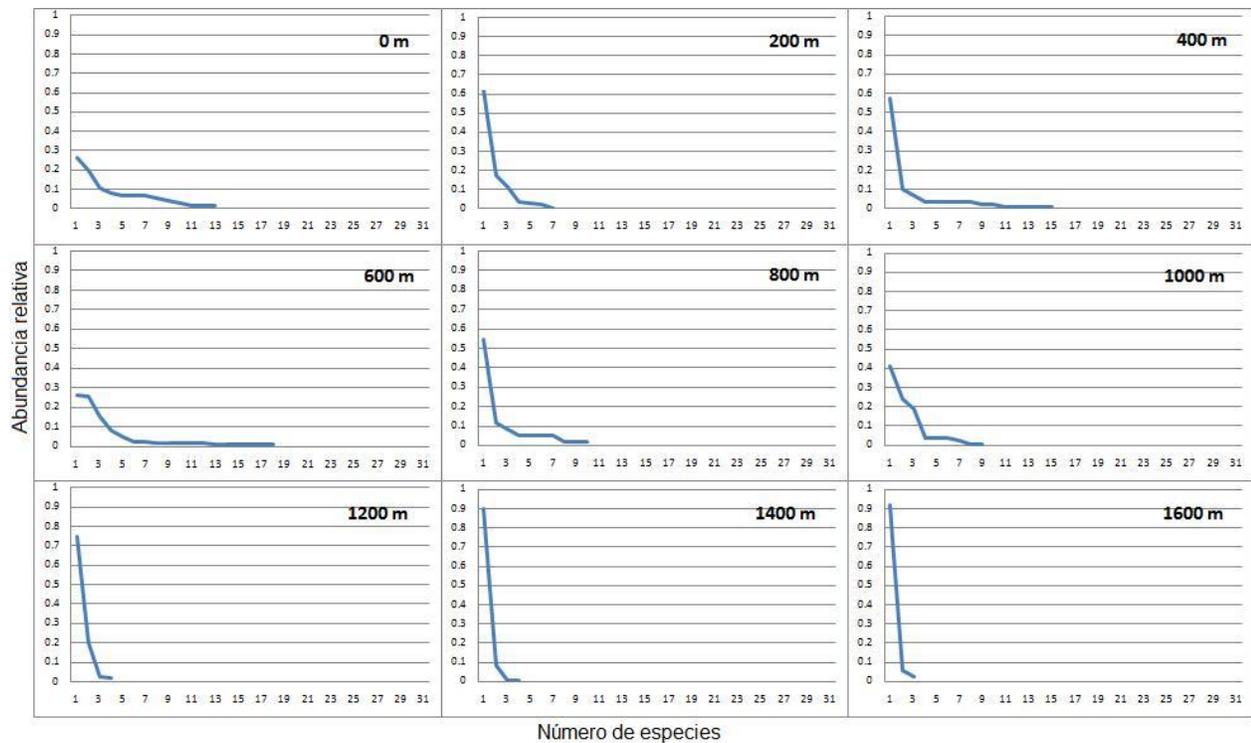


Figura 9. Abundancias relativas de los anfibios de cada sitio. El eje de las X representa el número de especies dentro de cada sitio mientras que el eje de la Y muestra la abundancia relativa.

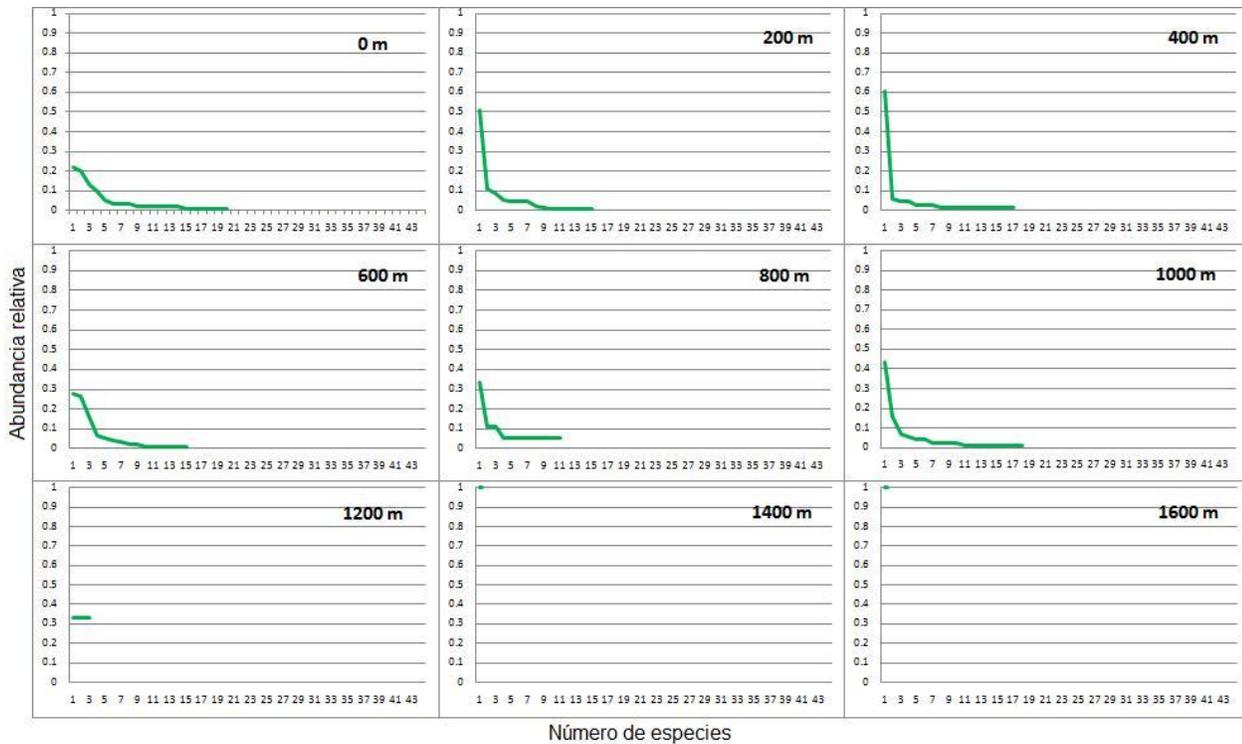


Figura 10. Abundancias relativas de los reptiles de cada sitio. El eje de las X representa el número de especies dentro de cada sitio mientras que el eje de la Y muestra la abundancia relativa.

En las gráficas de la Figura 8 se pudo observar que hay diferencias visibles en la estructura comunitaria de los sitios. Se puede ver que 0 m y 600 m presentan la mínima dominancia, ya que la pendiente de la línea es muy baja, también se puede observar la gran riqueza de especies en estos sitios debido a la longitud de las líneas. Asimismo lo opuesto ocurre en los sitios ubicados en la cima del volcán San Martín (1200 m, 1400 m y 1600 m), donde las curvas muestran pendientes muy pronunciadas y líneas muy cortas, prácticamente definidas por una sola especie (*P. werleri*). Los demás sitios presentan una tendencia intermedia donde, una o dos especies son dominantes mientras que otras son relativamente raras. Para los grupos por separado (Figura 9 y Figura 10) ocurre el mismo patrón de dominancia con ciertas especies principales en cada grupo.

Curvas de rarefacción

Con los resultados obtenidos con el programa EstimateS para cada sitio se puede determinar si la cantidad de especies recolectadas representa bien a la comunidad en cada zona (Figura 11) y se pueden observar variaciones, dependiendo del grupo (Figura 12 para reptiles y Figura 13 para anfibios).

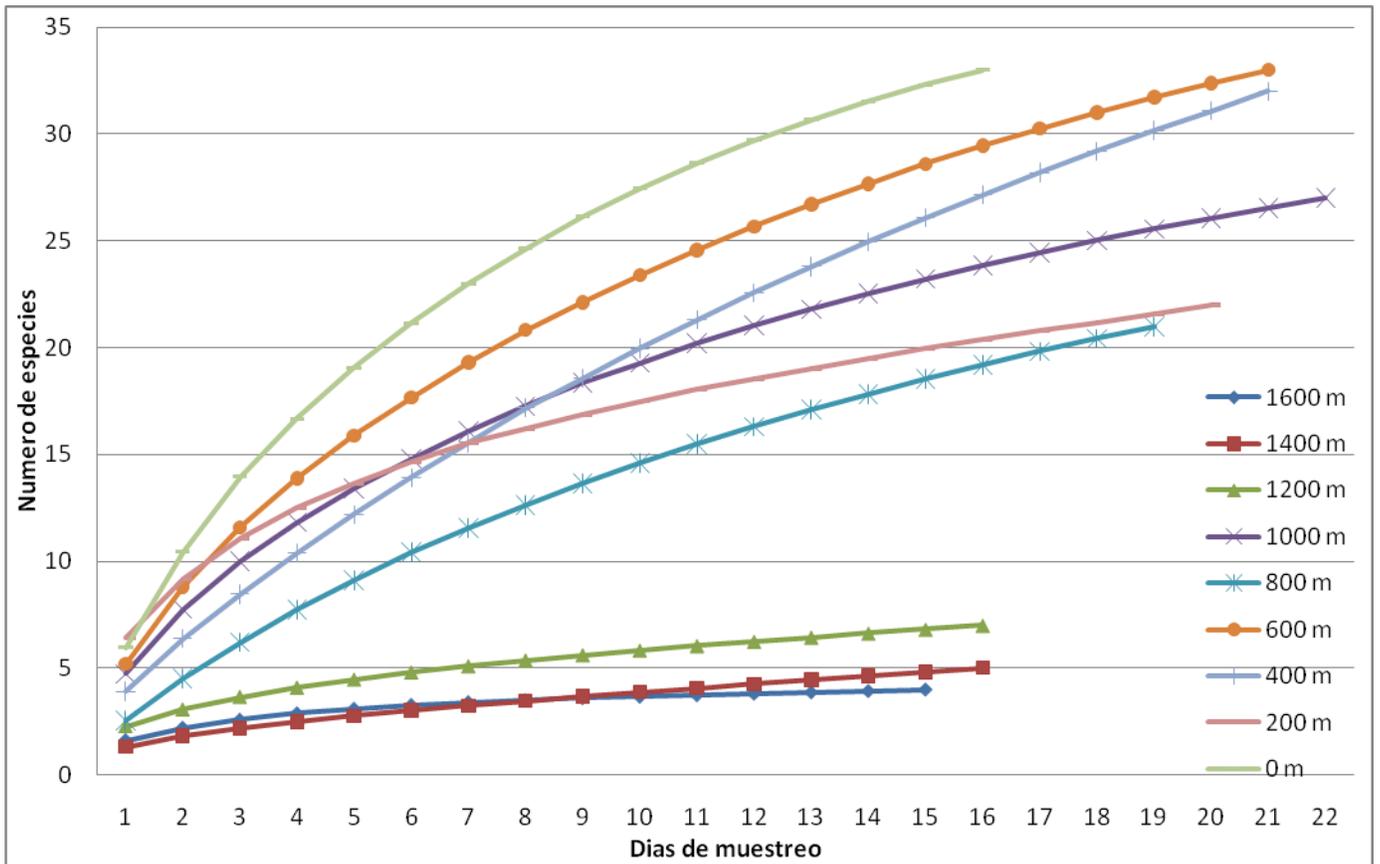


Figura 11. Rarefacción estimada para cada sitio incluyendo todas las especies.

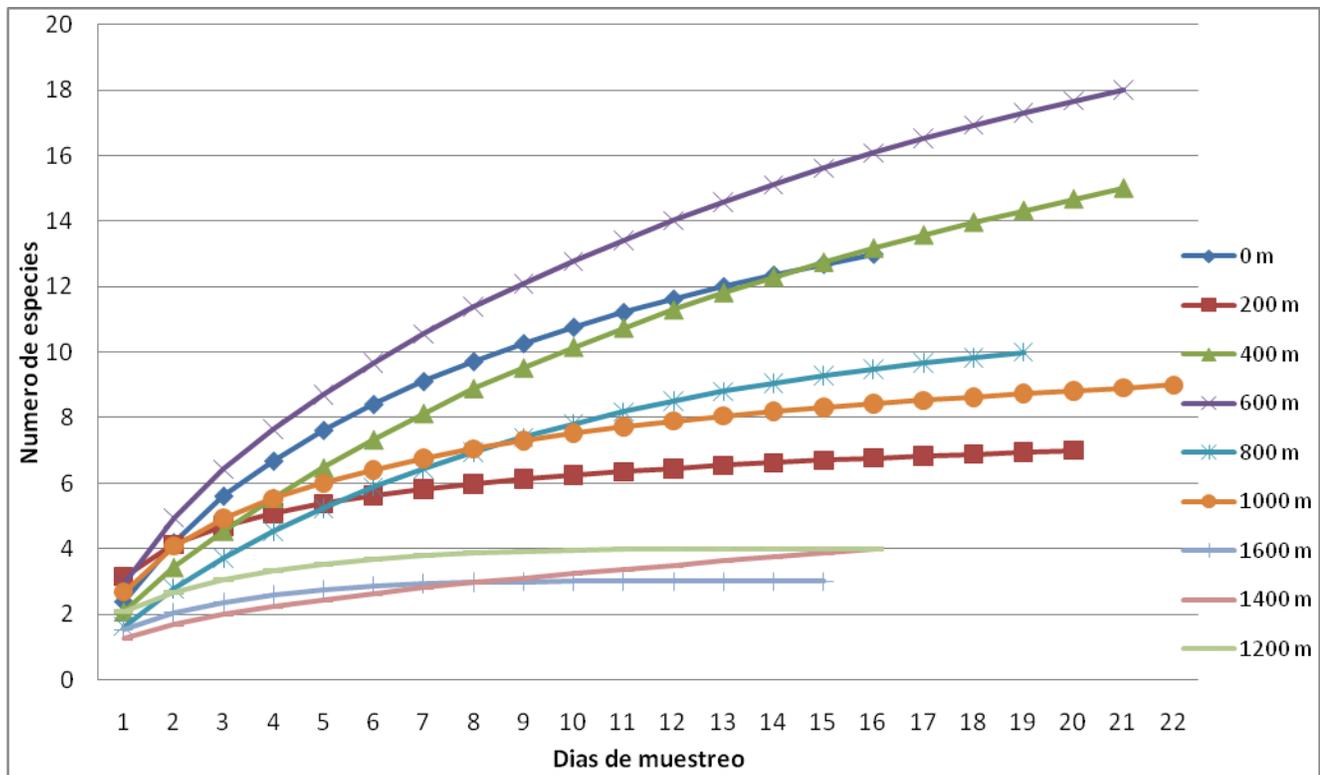


Figura 12. Rarefacción estimada para cada sitio incluyendo sólo a los anfibios.

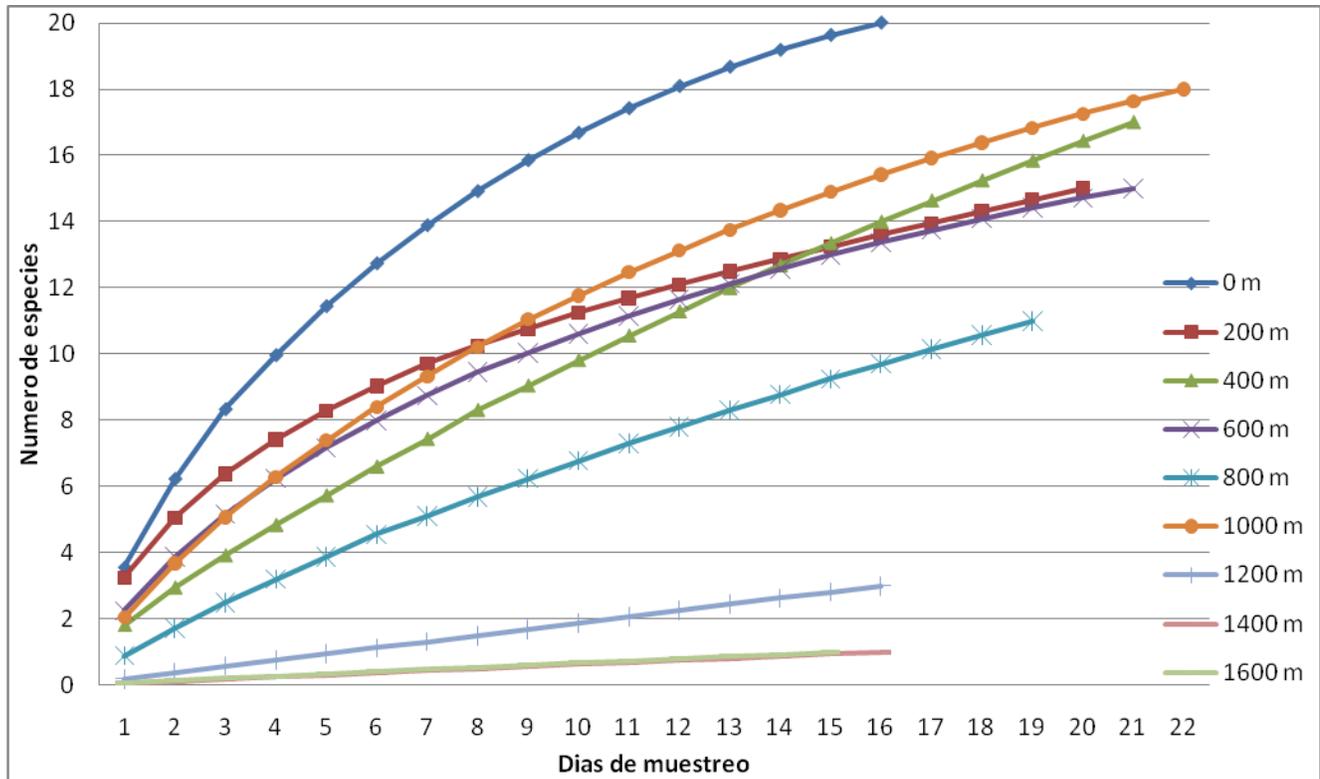


Figura 13. Rarefacción estimada para cada sitio incluyendo sólo a los reptiles.

Con la generación de las gráficas de rarefacción por sitio, se crearon gráficas de barras con el valor final del estimador Chao 2, los intervalos de error y el número total de especies encontrado por sitio. Estas graficas representan el esfuerzo de muestreo final por sitio y una comparación entre los diferentes sitios.

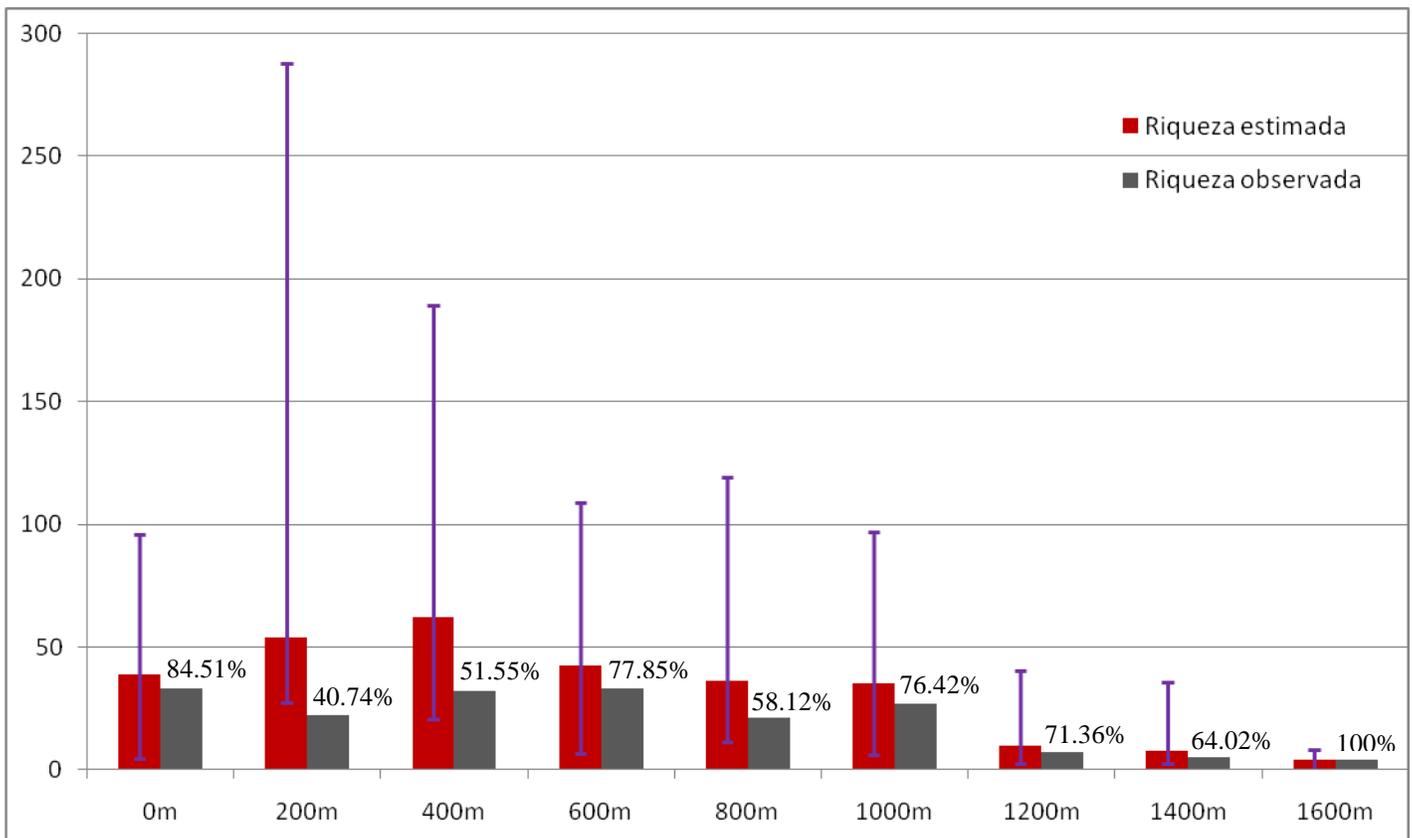


Figura 14. Integridad de los anfibios y reptiles por sitio. Las barras oscuras y a la izquierda representan la riqueza estimadas por el estimador Chao2, y las barras a la derecha representan las especies capturadas en cada sitio. El número arriba de las barras representa el valor de integridad. Las líneas moradas muestran el intervalo confianza al 95% para Chao 2.

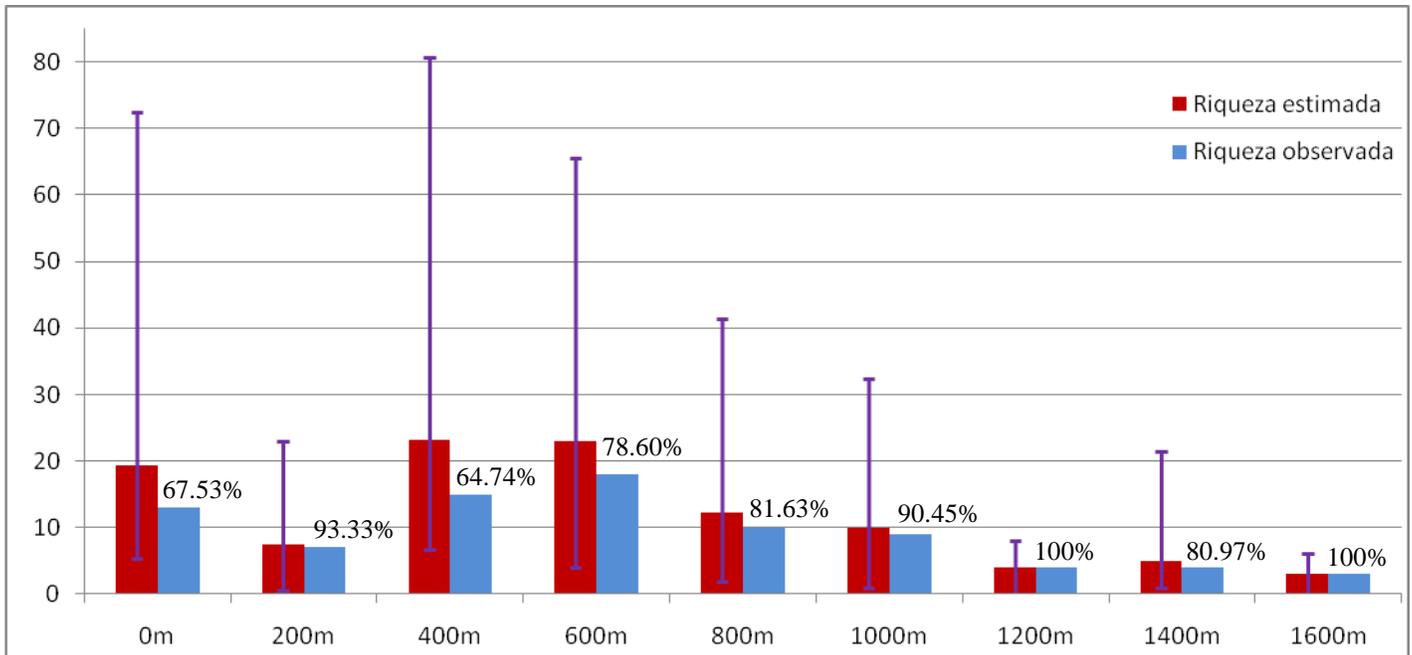


Figura 15. Integridad de anfibios por sitio. Las barras oscuras y a la izquierda representan la riqueza estimadas por el estimador Chao2, y las barras a la derecha representan las especies capturadas en cada sitio. El número arriba de las barras representa el valor de integridad. Las líneas moradas muestran el intervalo confianza al 95% para Chao 2.

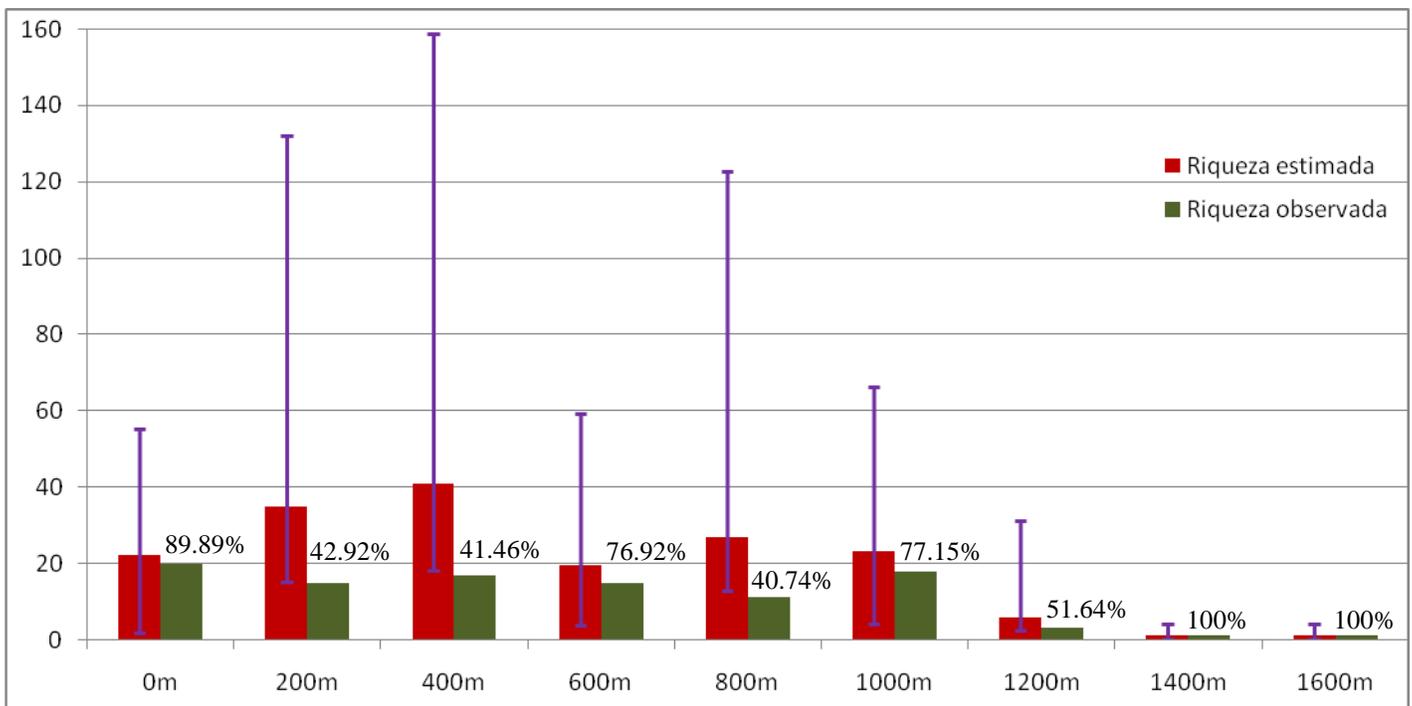


Figura 16. Integridad de reptiles por sitio. Las barras oscuras y a la izquierda representan la riqueza estimadas por el estimador Chao2, y las barras a la derecha representan las especies capturadas en cada sitio. El número arriba de las barras representa el valor de integridad. Las líneas moradas muestran el intervalo confianza al 95% para Chao 2.

Como se puede observar en la Figura 11 ninguna curva llega a la asíntota. Aunque los sitios de mayor elevación presentan una acumulación de especies más lenta tampoco se observa que estas curvas lleguen a la alcanzan una asíntota. Los demás sitios muestran curvas en las que se observa un incremento en la tasa de acumulación de especies inicial pronunciado que se va reduciendo conforme pasa el tiempo, con una tendencia hacia una asíntota. Cuando se observan las gráficas separadas por grupos (Figuras 12 y 13) se puede ver que para los anfibios, las gráficas siguen las mismas tendencias que la herpetofauna total. Cuando se observan los datos crudos se encuentra que hubo un mayor porcentaje de captura de anfibios, con respecto al total de especies, en comparación con los reptiles. Para los reptiles tampoco se llega a una asíntota, ni muestran una tendencia para llegar a una, lo que indicaría que faltó capturar especies en los sitios.

En cuanto a las graficas de integridad (Figuras 14, 15 y 16) comparando valores de riqueza observada con los valores de la riqueza estimada (Chao 2), se vio que, en la mayoría de los casos, se capturó un buen porcentaje del número de especies de anfibios y reptiles estimado. Sólo los sitios 200 m y 400 m muestran valores bajos, con 40.74% y 51.55% respectivamente, y sólo 200 m queda por debajo del error estándar estimado para Chao2. Para los grupos por separado, los anfibios muestran una mayor integridad ya que ningún sitio presenta valores por debajo del intervalo de confianza. Los reptiles muestran en general menor integridad y se presentan cuatro casos en los que el número de especies sí se encuentra por debajo del intervalo de confianza (200 m, 400 m, 800 m y 1200 m).

Riqueza, dominancia y diversidad

Los resultados de los índices de diversidad y dominancia para cada sitio se muestran en la Tabla 3 para la herpetofauna, y para anfibios y reptiles por separado en las Tablas 4 y 5 respectivamente. Los sitios de mayor y menor diversidad están básicamente en los extremos del gradiente altitudinal, donde la mayor diversidad tiende a estar en sitios bajos y la menor diversidad esta en zonas altas. El sitio con mayor diversidad y menor dominancia es el sitio 0 m, seguido de cerca por el sitio 600 m, mientras que el sitio 1600 m es el menos diverso. Cabe destacar que en 600 m se encontraron el mismo número de especies que en el sitio más diverso, con 33 especies.

Los datos de anfibios (Tabla 4) probablemente sean más representativos del verdadero comportamiento de la comunidad herpetofaunística que los de reptiles debido a que el porcentaje de especies capturadas fue mayor y se pudieron obtener valores de los índices para todos los sitios. En grupo, 0 m siguió siendo un sitio muy diverso, pero 600 m presenta valores más altos en cuanto a riqueza. Al igual que en los casos anteriores 1600 m fue el sitio menos diverso.

Para los reptiles, los resultados no son tan claros ni completos ya que en las zonas superiores a 1200 m no se pudieron calcular los índices debido a la falta de ejemplares. En el caso de 1400 m y 1600 m sólo se encontró un individuo de reptil durante todo el muestreo. De los resultados que se muestran en la Tabla 5, 0 m fue el sitio más diverso mientras que la riqueza y diversidad más baja fueron observadas en los sitios de mayor altitud. En este caso 1400 m y 1600 m tuvieron el mismo número de ejemplares recolectados.

Tabla 2. Índices de riqueza, diversidad y dominancia para todas las especies. Las palomitas (✓) indican el valor más alto mientras que las cruces (†) el valor más bajo en el gradiente.

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
Individuos totales por sitio	168	376✓	162	208	77†	218	153	169	216
Especies únicas por sitio	10✓	4	1	7	1	6	1	0†	1
Especies totales por sitio	33✓	22	32	33✓	21	27	7	5	4†
Índice de Margalef [d]	6.252✓	3.71	6.123	5.995	4.604	4.876	1.204	0.797	0.562†
Índice de Berger-Parker	0.120†	0.412	0.335	0.149	0.416	0.261	0.733	0.894	0.914✓
Índice de Shannon [H'] (ln)	3.022✓	2.036	2.379	2.78	2.275	2.409	0.830	0.411	0.361†
% de especies con relación a las 162 especies reportadas en la región	20.37✓	13.58	19.75	20.37✓	12.96	16.67	4.32	3.09	2.47†
% de especies con relación a las 75 especies reportadas en este estudio	44✓	29.33	42.67	44✓	28	36	9.33	6.67	5.33†

Tabla 3. Índices de riqueza, diversidad y dominancia para anfibios. Las palomitas (✓) indican el valor más alto mientras que las cruces (†) el valor más bajo en el gradiente.

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
Individuos totales por sitio	76	249✓	94	117	59†	138	150	168	215
Especies únicas por sitio	5	1	0†	6✓	0†	1	0†	0†	0†
Especies totales por sitio	13	7	15	18✓	10	9	4	4	3†
Índice de Margalef [d]	2.771	1.087	3.096	3.57✓	2.207	1.641	0.605	0.599	0.375†
Índice de Berger-Parker	0.263†	0.623	0.576	0.265	0.542	0.412	0.748	0.9	0.918✓
Índice de Shannon [H'] (ln)	2.195✓	1.17	1.693	2.131	1.607	1.561	0.7217	0.3736	0.333†
% de especies con relación a las 45 especies reportadas en la región	28.89	15.56	33.33	40✓	22.22	20	8.89	8.89	6.67†
% de especies con relación a las 31 especies reportadas en este estudio	41.94	22.58	48.39	58.06✓	32.26	29.03	12.90	12.90	9.68†

Tabla 4. Índices de riqueza, diversidad y dominancia para reptiles. Las palomitas (✓) indican el valor más alto mientras que las cruces (†) el valor más bajo en el gradiente. El guión (--) indica que no se pudo calcular el índice para ese sitio debido a la falta de especies e individuos.

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
Individuos totales por sitio	92	125✓	68	91	18	80	3	1†	1†
Especies únicas por sitio	5✓	3	1	1	1	5✓	3	0†	0†
Especies totales por sitio	19✓	15	17	15	11	18	3	1†	1†
Índice de Margalef [d]	4.01✓	2.9	3.819	3.104	3.46	3.925	1.82†	--	--
Índice de Berger-Parker	0.217†	0.512	0.588	0.274	0.333	0.413	0.333	1✓	1✓
Índice de Shannon [H'] (ln)	2.394✓	1.788	1.707	2.048	2.139	2.082	1.099†	--	--
% de especies con relación a las 117 especies reportadas en la región	17.09✓	12.82	14.53	12.82	9.40	15.38	2.56	0.85†	0.85†
% de especies con relación a las 44 especies reportadas en este estudio	45.45✓	34.09	38.64	34.09	25	40.91	6.82	2.27†	2.27†

Además de ser el sitio más diverso, 0 m presentó el mayor número de especies únicas, con 10. Los sitios con más especies únicas de reptiles fueron 0 m y 1000 m, mientras que 600 m fue el sitio con más especies únicas de anfibios. El sitio de 1400 m no tuvo especies únicas y cinco de los nueve sitios no tuvieron especies únicas de anfibios. Esto podría ser porque los anfibios son más cosmopolitas que los reptiles, o bien sus especies son más fáciles de ubicar y/o más abundantes.

Comparación de la riqueza, composición y dominancia de la herpetofauna de los diferentes sitios

La prueba de F de Friedman indicó que existen diferencias significativas en la composición y abundancia de especies entre los sitios, considerando todas las especies ($P < 0.0001$), los anfibios ($P = 0.0004$) y los reptiles ($P < 0.0001$), con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Esta prueba indicó que las abundancias por especies cambian a lo largo del gradiente altitudinal. Las Tablas 6 y 7 muestran resultados de la prueba *a posteriori* de Fj de Iman y Davenport (1980). Con los resultados de la prueba Fj se puede determinar que los sitios por arriba de los 1000 m snm en el volcán San Martín son significativamente diferentes a los demás sitios, aunque no se ve ese patrón en los anfibios. También se observa que estos mismos sitios no son significativamente diferentes entre ellos, conformando una unidad biológica. Debajo de los sitios superiores las diferencias no son tan claras. Hay una diferencia significativa entre 0 m y 800 m para todas las especies y para reptiles, entre 600 m y 800 m para todas las especies y anfibios; diferencias entre 400 m y 800 m para todas las especies, diferencias entre 200 m y 600 m para anfibios y diferencias entre 800 m y 1000 m para reptiles.

Tabla 5. Resultados de la prueba Fj de Iman y Davenport (1980) para todas las especies donde se muestran los valores de significancia entre los diferentes sitios. Los valores con asterisco indican diferencia a $p < 0.05$. Los asteriscos indican una diferencia a un nivel de $p < 0.05$.

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m
200 m	P = 0.1866							
400 m	P = 0.7126	P = 0.3406						
600 m	P = 0.8966	P = 0.1469	P = 0.6183					
800 m	P = 0.0122*	P = 0.2337	P = 0.0323*	P = 0.0084*				
1000 m	P = 0.5019	P = 0.5158	P = 0.7616	P = 0.4229	P = 0.0659			
1200 m	P < 0.0001*	P = 0.0002*	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P = 0.0089*	P < 0.0001*		
1400 m	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P = 0.002*	P < 0.0001*	P = 0.6336	
1600 m	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P < 0.0001*	P = 0.0023*	P < 0.0001*	P = 0.6648	P = 0.9654

Tabla 6. Resultados de la prueba de Fj de Iman y Davenport (1980) para anfibios (diagonal de la derecha) y reptiles (diagonal de la izquierda en cursivas) mostrando los valores de significancia entre los diferentes sitios. Los asteriscos indican una diferencia a un nivel de $p < 0.05$.

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
0 m		P = 0.3313	P = 0.415	P = 0.1589	P = 0.5513	P = 0.7301	P = 0.0337*	P = 0.0227*	P = 0.0178*
200 m	P = 0.385		P = 0.0747	P = 0.0178*	P = 0.7066	P = 0.5306	P = 0.2464	P = 0.1884	P = 0.1589
400 m	<i>P = 0.2713</i>	<i>P = 0.8167</i>		P = 0.5513	P = 0.1589	P = 0.2464	P = 0.0035*	P = 0.0021*	P = 0.0015*
600 m	<i>P = 0.259</i>	<i>P = 0.7943</i>	<i>P = 0.9769</i>		P = 0.0455*	P = 0.0799	P = 0.0005*	P = 0.0003*	P = 0.0002*
800 m	<i>P = 0.0052*</i>	<i>P = 0.0529</i>	<i>P = 0.0881</i>	<i>P = 0.0936</i>		P = 0.8019	P = 0.1252	P = 0.0912	P = 0.0747
1000 m	<i>P = 0.75</i>	<i>P = 0.5821</i>	<i>P = 0.4343</i>	<i>P = 0.4175</i>	<i>P = 0.0131*</i>		P = 0.0747	P = 0.0527	P = 0.0423*
1200 m	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P = 0.0002*</i>	<i>P = 0.0005*</i>	<i>P = 0.0005*</i>	<i>P = 0.0686</i>	<i>P < 0.0001*</i>		P = 0.8754	P = 0.8019
1400 m	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P = 0.0001*</i>	<i>P = 0.0001*</i>	<i>P = 0.0282*</i>	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P = 0.7065</i>		P = 0.925
1600 m	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P = 0.0001*</i>	<i>P = 0.0001*</i>	<i>P = 0.0303*</i>	<i>P < 0.0001*</i>	<i>P = 0.7281</i>	<i>P = 0.9769</i>	

Con los resultados de las correlaciones por rangos de Spearman se puede ver donde ocurren las correlaciones estadísticamente significantes entre los sitios. Como patrón más evidente se puede observar que las correlaciones significativas se presentan entre sitios cercanos, o colindantes, situados sobre o muy cerca de la diagonal de la matriz. Aparte de estos sitios colindantes, no se presentan correlaciones significativas. Para los anfibios se puede ver el mismo patrón que con todas las especies con un mayor número de correlaciones entre los sitios, y una fuerte correlación entre los sitios a partir de los 800 m. Para los reptiles se muestra muy poca correlación, sólo cuatro comparaciones se muestran significativas. Estas correlaciones significativas se presentan entre sitios de 200 m a 600 m.

Tabla 7. Correlación por rangos de Spearman donde muestra el valor de la correlación. t(N-2) es la aproximación de t de student y la probabilidad. Los valores significativos están indicados con asterisco (*).

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m
200 m R	0.339046							
t(N-2)	3.07919							
p-level	0.339046							
400 m R	0.461173	0.425317						
t(N-2)	4.440681	4.015175						
p-level	0.000031*	0.000142*						
600 m R	0.203486	0.311547	0.295407					
t(N-2)	1.775739	2.801272	2.64186					
p-level	0.079943	0.006512	0.010081*					
800 m R	0.036517	0.073643	0.294608	0.205122				
t(N-2)	0.312214	0.630921	2.634039	1.790639				
p-level	0.755768	0.530062	0.010295*	0.077497				
1000 m R	-0.05237	-0.03897	0.110441	0.236049	0.624721			
t(N-2)	-0.448064	-0.333213	0.949416	2.075455	6.835375			
p-level	0.655434	0.739928	0.345541	0.041468*	>0.0001*			
1200 m R	0.057344	0.02507	0.075706	0.050973	0.367654	0.314904		
t(N-2)	0.490756	0.214268	0.648691	0.436082	3.377805	1.834768		
p-level	0.625071	0.830935	0.518574	0.664064	0.001175*	0.005928*		
1400 m R	0.033502	-0.017557	0.063572	0.208577	0.366868	0.34846	0.683048	
t(N-2)	0.286399	-0.150029	0.544261	1.822155	3.369462	3.176322	7.990384	
p-level	0.775384	0.881155	0.587921	0.072527	0.001206*	0.002186*	>0.0001*	
1600 m R	-0.037156	0.015813	-0.031479	0.076144	0.172831	0.152131	0.570857	0.672374
t(N-2)	-0.317682	0.13512	-0.269091	0.652471	1.499234	1.315124	5.940453	7.760984
p-level	0.751633	0.892889	0.788619	0.516147	0.138125	0.192584	>0.0001*	>0.0001*

Tabla 8. Correlación por rangos de Spearman reptiles (diagonal a la izquierda) y anfibios (diagonal a la derecha) donde se muestra el valor de la correlación, t(N-2) es la aproximación de t de student y la probabilidad. Los valores significativos están indicados con asterisco (*).

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
0 m R		0.426733	0.387076	0.05785	0.08851	0.044087	0.116836	0.027184	0.426733
t(N-2)		2.541	2.2607	0.3121	0.4785	0.2376	0.6641	0.6335	0.1464
p-level		0.016663	0.031457*	0.757233	0.635871	0.813827	0.511847	0.531358	0.884583
200 m R	0.289574		0.547658	0.296249	0.65615	0.122843	0.074653	0.074675	0.133057
t(N-2)	1.96066		3.5248	1.6703	0.3541	0.6666	0.4031	0.4033	0.723
p-level	0.056573		0.001428*	0.105614	0.725817	0.510312	0.689801	0.689713	0.475492
400 m R	0.537975	0.386175		0.427635	0.477533	0.328132	0.151584	0.143954	0
t(N-2)	4.13599	2.71317		2.5476	2.9269	1.8706	0.8258	0.7834	0
p-level	0.000166*	0.009621*		0.01641*	0.006594*	0.071521	0.415634	0.439759	1
600 m R	0.329733	0.392965	0.163003		0.318895	0.414516	0.247737	0.241118	0.152361
t(N-2)	2.25888	2.7695	1.0707		1.8199	2.4529	1.377	1.3379	0.8302
p-level	0.029142	0.008323*	0.290419		0.08037	0.020423*	0.17904	0.191315	0.413218
800 m R	0.019294	0.131178	0.096939	0.92667		0.721047	0.466401	0.458604	0.316014
t(N-2)	0.12506	0.85754	0.63121	0.60315		5.604	2.8394	2.7791	1.7939
p-level	0.901071	0.396012	0.531322	0.549655		0.000005*	0.008175*	0.009465*	0.083295
1000 m R	-0.10837	-0.141285	-0.04838	0.141217	0.581777		0.500957	0.49441	0.390596
t(N-2)	-0.70648	-0.92491	-0.31391	0.92446	4.63559		3.1171	3.063	2.2849
p-level	0.483793	0.360295	0.755146	0.360529	0.000034*		0.004097*	0.004696*	0.029817*
1200 m R	-0.019453	0.01263	-0.00408	-0.189426	0.276889	0.17607		0.999703	0.861089
t(N-2)	-0.1261	0.08186	-0.02644	-1.25026	1.86746	1.15917		220.9252	9.12
p-level	0.900258	0.935147	0.97903	0.218127	0.068826	0.252934		>0.0001*	>0.0001*
1400 m R	-0.131605	-0.106807	-0.117312	0.142389	0.238119	0.263946	-0.041251		0.871126
t(N-2)	-0.86038	-0.69617	-0.76556	0.93228	1.58889	1.77346	-0.26756		9.5531
p-level	0.394464	0.490155	0.448222	0.356519	0.119586	0.083404	0.790344		>0.0001*
1600 m R	-0.131605	-0.106807	-0.117312	-0.106792	-0.08731	-0.121821	-0.041251	-0.023256	
t(N-2)	-0.86038	-0.69617	-0.76556	-0.69607	-0.568	-0.79542	-0.26756	-0.15076	
p-level	0.394464	0.490155	0.448222	0.49022	0.573057	0.430844	0.790344	0.88089	

La matriz de similitud generada por el índice de Sørensen presenta los datos que van de 0 para ninguna similitud a 100 para sitios idénticos. Como en las pruebas anteriores estas matrices fueron hechas para todas las especies (Tabla 10) y para anfibios y reptiles por separado (Tabla 11).

Tabla 9. Matriz de similitud generada por el índice de Sørensen para todas las especies.

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
200 m	50								
400 m	61.54	58.18							
600 m	45.46	46.43	52.31						
800 m	33.33	31.82	49.06	44.44					
1000 m	30	24	40.68	46.67	66.67				
1200 m	15	13.33	15.39	45	35.71	29.41			
1400 m	10.53	7.143	10.81	21.05	30.77	45	66.67		
1600 m	5.405	7.407	5.556	10.81	16	12.9	54.55	86.67	

Tabla 10. Matriz de similitud generada por el índice de Sørensen para anfibios (diagonal a la derecha y reptiles (diagonal a la izquierda y en cursivas).

	0 m	200 m	400 m	600 m	800 m	1000 m	1200 m	1400 m	1600 m
0 m		52.63	51.85	40	27.27	28.57	25	25	13.33
200 m	45.71		54.55	40	23.53	25	18.18	18.18	20
400 m	64.87	56.25		60.61	64	50	21.05	21.05	11.11
600 m	51.43	53.33	43.75		50	51.85	27.27	27.27	19.05
800 m	32.26	38.46	35.71	38.46		73.68	42.86	42.86	30.77
1000 m	31.58	24.24	34.29	42.42	62.07		46.15	46.15	33.33
1200 m	8.696	11.11	10	0	28.57	19.05		100	85.71
1400 m	0	0	0	12.5	16.67	10.53	0		85.71
1600 m	0	0	0	0	0	0	0	0	

Con las matrices generadas se puede observar que no hay correlaciones muy fuertes entre los diferentes sitios, ya que el índice de similitud en pocas ocasiones llega a alcanzar un valor de 50. También se puede observar una tendencia general a que los sitios tengan una menor similitud con sitios al incrementarse la altitud. Por ejemplo, para todas las matrices, 0 m presenta una menor similitud con sitios de mayor altitud. Esto tiende a indicar que las faunas se van haciendo más disímiles conforme aumenta la separación altitudinal. Para todas las especies se muestra una fuerte similitud entre los sitios por arriba de los 1000 m en el volcán de San Martín y la similitud más alta está entre los sitios 1200 m y 1400 m, como han evidenciado pruebas anteriores. La similitud más fuerte de

los sitios debajo de 1200 m es entre 800 m y 1000 m, como lo demuestra la prueba *a posteriori* de Fj de Iman y Davenport.

Para los anfibios las similitudes son variables pero, en general los valores son más altos, rara vez bajando de un valor de 20. Esto se podría explicar debido a la naturaleza un poco más cosmopolita de los anfibios especialmente de *Craugastor loki* y *Craugastor rhodopis*. La correlación más alta es nuevamente entre 1200 m y 1400 m donde se observa una similitud perfecta de 100, y en general los tres sitios más altos fueron los que tuvieron la mayor similitud. El valor de similitud más alto sin contar a los tres sitios superiores se encuentra entre 800m y 1000m, esta similitud también se observa en los resultados de reptiles y para toda la herpetofauna.

Para los reptiles, las similitudes son muy bajas y tienden a indicar que los sitios tienen diferente composición y abundancia entre sí. El valor más alto está entre 800 m y 1000 m, seguido por el valor entre 0 m y 400 m. Se puede ver una disimilitud total entre 1400 m y 1600 m.

Con las matrices de similitud de Sørensen mostradas anteriormente se efectuaron análisis de conglomerados utilizando el método de Ligamento promedio para todas las especies (Figura 17), anfibios (Figura 18) y reptiles (Figura 19). Se utilizó la prueba SIMPROF para tratar de encontrar las posibles relaciones entre los sitios indicando cuándo ya no tienen relación con otros sitios fuera de un grupo.

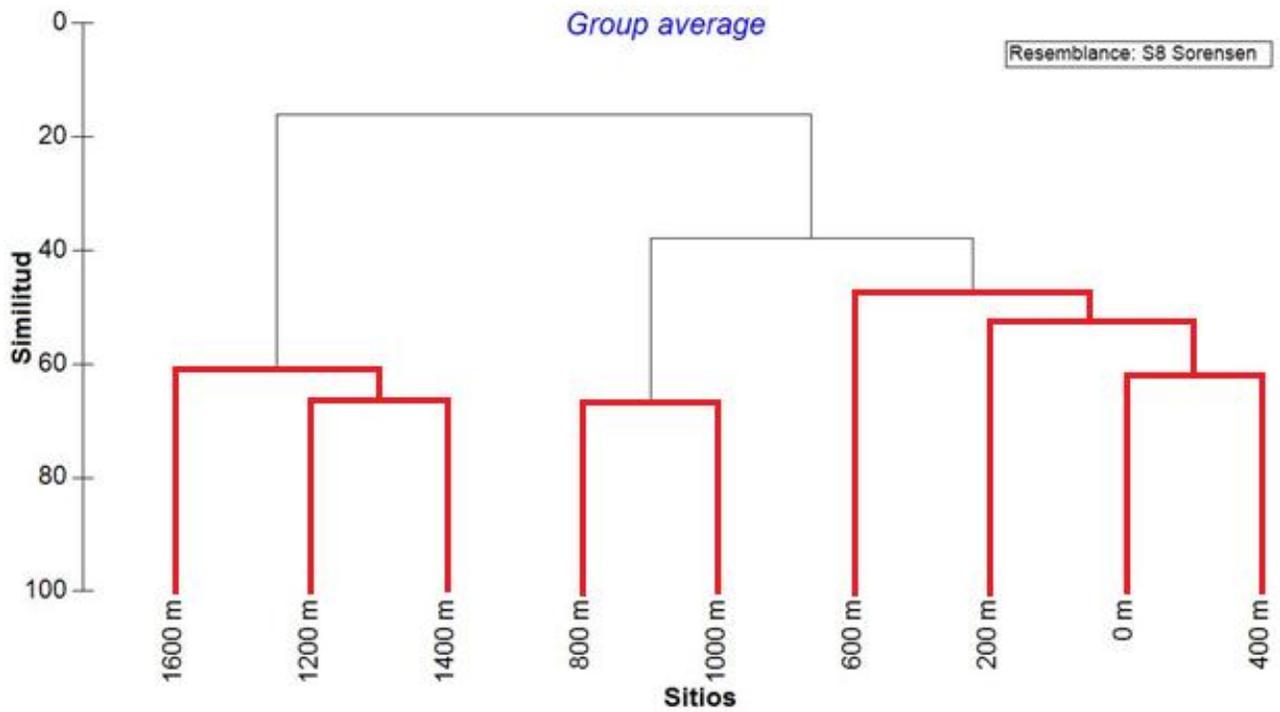


Figura 17. Análisis de conglomerados para todas las especies. Las uniones más gruesas son grupos que ya no tienen una unión significativa con otros grupos.

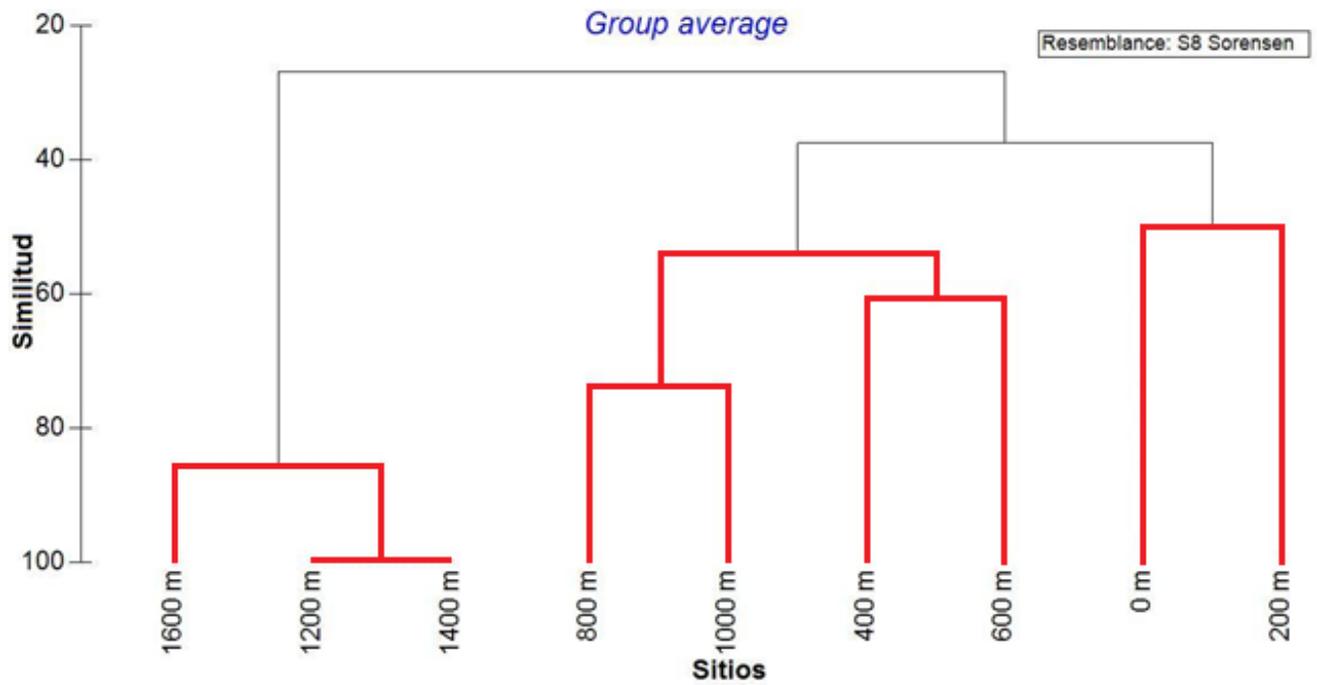


Figura 18. Análisis de conglomerados para anfibios. Las uniones rojas son grupos que ya no tienen una unión significativa con otros grupos.

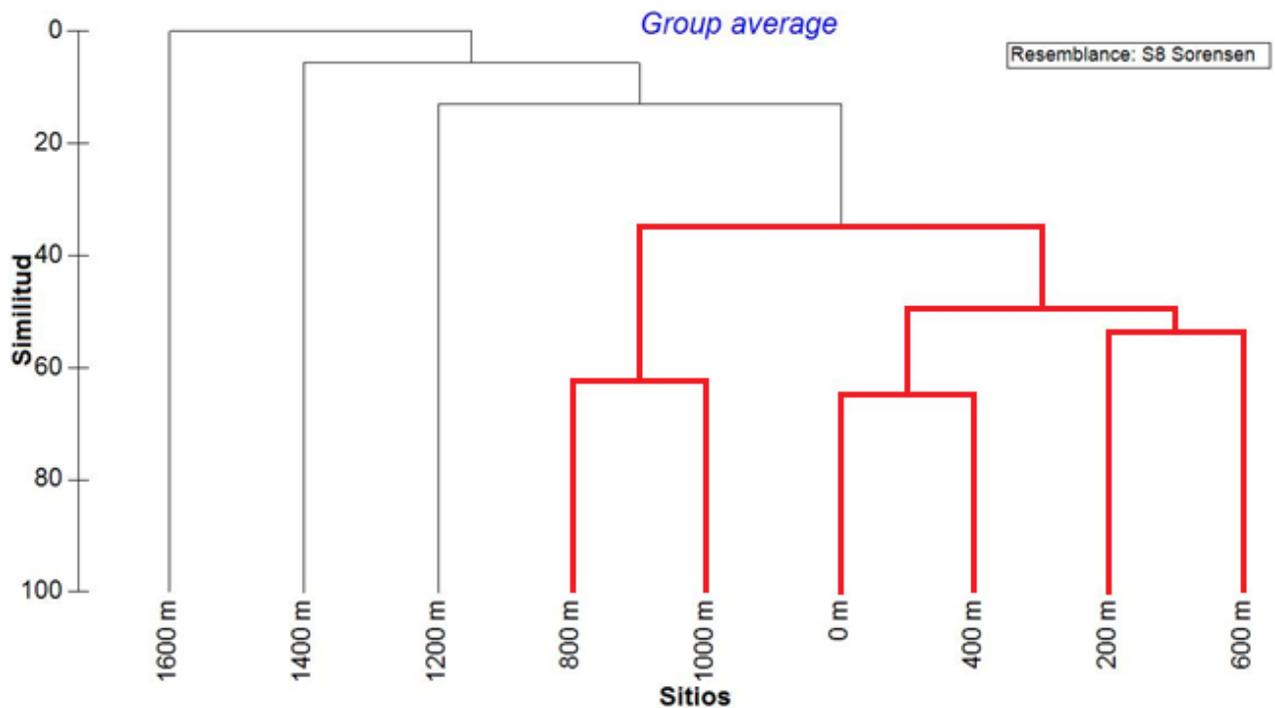


Figura 19. Análisis de conglomerados para reptiles. Las uniones rojas son grupos que ya no tienen una unión significativa con otros grupos.

Considerando a todas las especies, se puede observar claramente que en cuanto a su composición y abundancia, los nueve sitios se agrupan en tres grandes comunidades. El primer grupo está compuesto por los sitios de 0 m hasta 600 m, el segundo grupo está compuesto por 800 m y 1000 m y el último grupo está compuesto por los tres sitios más altos.

Al igual que con toda la herpetofauna, los anfibios por separado muestra un grupo formado por los tres sitios más altos (1200 m, 1400 m y 1600 m), pero las altitudes menores se agrupan de manera distinta a los patrones anteriores. El primer grupo está formado por 0 m y 200 m mientras que el grupo intermedio está compuesto por los sitios 400 m hasta 1000 m.

Debido a la falta de ejemplares de reptiles recolectados en los sitios de mayor elevación, no se pudo obtener una relación entre los sitios por arriba de los 1000 m creando la formación de grupos solitarios en el análisis de conglomerados. Los demás sitios están formados por un solo grupo, sitios de 0 m a 1000 m.

Diversidad Beta

Se estudió el recambio de especies a lo largo del gradiente altitudinal utilizando los índices de diversidad beta, como otra forma de determinar el comportamiento de la herpetofauna a lo largo del gradiente altitudinal. Como en las pruebas anteriores se calcularon estos índices para todas las especies (Tabla 12), para anfibios (Tabla 13) y para reptiles (Tabla 14). Los dos índices que se usaron dieron resultados diferentes debido al enfoque de cada uno (ver Método). Pero las tablas en general mostraron resultados similares a pruebas anteriores.

Los valores más altos de β_w para la herpetofauna total, para anfibios, y para reptiles, consistentemente estuvieron entre los sitios 1000 m y 1200 m. El segundo valor más alto estuvo entre 600 m y 800 m lo que es congruente con el análisis de conglomerados ya que en esa transición es donde se presenta un considerable recambio de especies para la herpetofauna en general. Los valores de uno en los índices para los reptiles no se tomaron en cuenta debido a las pocas especies e individuos recolectados en esos sitios.

Los resultados utilizando el índice de β_{sim} son un poco diferentes a los resultados de β_w en que los valores más altos están a la mitad del gradiente altitudinal, entre los

sitios 400 m y 600 m, para todas las especies y para los anfibios, y entre de 600 m y 800 m para reptiles. En cuanto a los segundos valores más altos, se encuentran junto con los valores más altos sugiriendo que existe una franja de recambio de especies entre los sitios 400 m y 800 m. Con los resultados se puede ver que el recambio de especies obedece a diferentes reglas ya que los anfibios presentan un recambio a menor altura que los reptiles.

Tabla 11. Índices de diversidad beta para todas las especies. Los valores con dos asteriscos son los valores más altos y los valores con solo un asterisco son los segundos valores más altos.

	0 m - 200 m	200 m - 400 m	400 m- 600 m	600 m- 800 m	800 m-1000 m	1000 m-1200 m	1200 m-1400 m	1400 m-1600 m
β_w	0.5	0.41818182	0.47692308	0.55555556*	0.33333333	0.70588235**	0.33333333	0.33333333
β_{sim}	0.391304	0.30434783	0.46875**	0.42857143*	0.23809524	0.28571429	0.2	0.25

Tabla 12. Índices de diversidad beta para anfibios. Los valores con dos asteriscos son los valores más altos y los valores con solo un asterisco son los segundos valores más altos.

	0 m - 200 m	200 m - 400 m	400 m- 600 m	600 m- 800 m	800 m-1000 m	1000 m-1200 m	1200 m-1400 m	1400 m-1600 m
β_w	0.5*	0.45454545	0.39393939	0.5*	0.26315789	0.53846154**	0	0.142857143
β_{sim}	0.285714	0.14285714	0.33333333**	0.3*	0.22222222	0.25	0	0

Tabla 13. Índices de diversidad beta para reptiles. Los valores con dos asteriscos son los valores más altos y los valores con solo un asterisco son los segundos valores más altos.

	0 m - 200 m	200 m - 400 m	400 m- 600 m	600 m- 800 m	800 m-1000 m	1000 m-1200 m	1200 m-1400 m	1400 m-1600 m
β_w	0.542857	0.4375	0.5625	0.61538462*	0.37931034	0.80952381**	1	1
β_{sim}	0.466667	0.4	0.53333333*	0.54545454**	0.18181818	0.33333333	1	1

Escalamiento Multidimensional

El escalamiento multidimensional intenta comparar a las variables del hábitat de los sitios donde viven los anfibios y reptiles, sin que la composición herpetofaunística influya en estas comparaciones. Así se podrán determinar las pequeñas diferencias entre los sitios para intentar evaluar qué factores de estos sitios crean las diferencias observadas a lo largo del gradiente altitudinal.

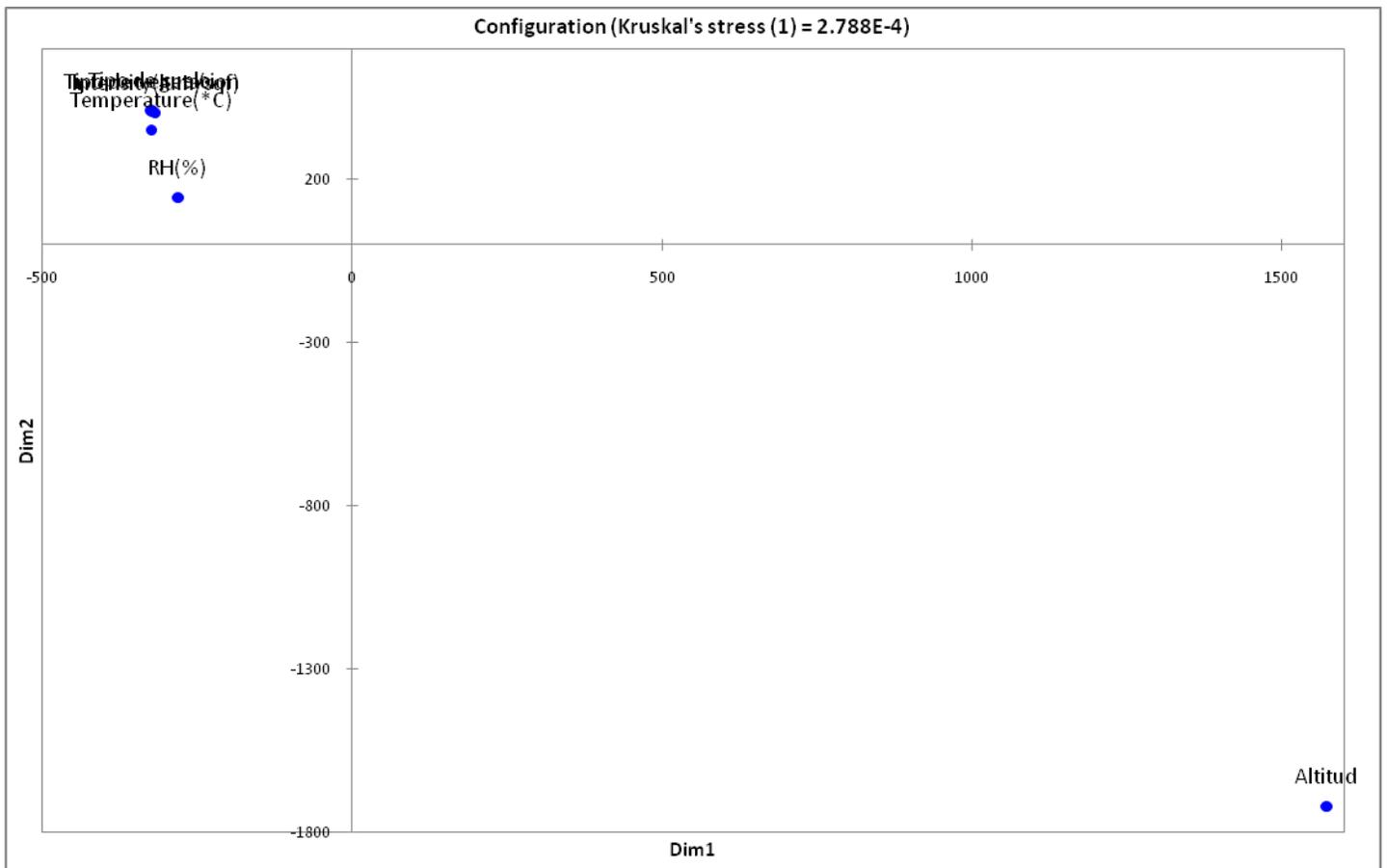


Figura 20. Análisis de escalamiento multidimensional donde se muestran las variables medidas a los sitios representadas en dos dimensiones organizadas con respecto a su comportamiento.

En la Figura 20 se puede ver claramente que la altitud es el factor que diferencia a los sitios de manera más importante sin la influencia de cualquier otra variable. Este resultado es el esperado, dado a que la altura es la variable independiente en los sitios. Las demás variables (luminosidad, tipo de vegetación general, sustrato principal y temperatura) se comportan correlacionados a tal grado que hasta podrían considerarse como un solo gran factor. El porcentaje de humedad relativa es la única variable que se ubica ligeramente fuera de este gran factor.

Análisis canónico de correspondencia

Todas las pruebas y análisis anteriores tenían el propósito de estudiar la herpetofauna o el ambiente donde habitan por separado. El análisis canónico de correspondencia intenta juntar los datos de incidencia con los datos ambientales y del hábitat donde se encontraron las especies, para intentar relacionar cuáles son los factores determinantes para la selección del hábitat de las mismas. Este análisis muestra la importancia que tuvieron los factores microclimáticos y del hábitat por separado en la organización de las especies.

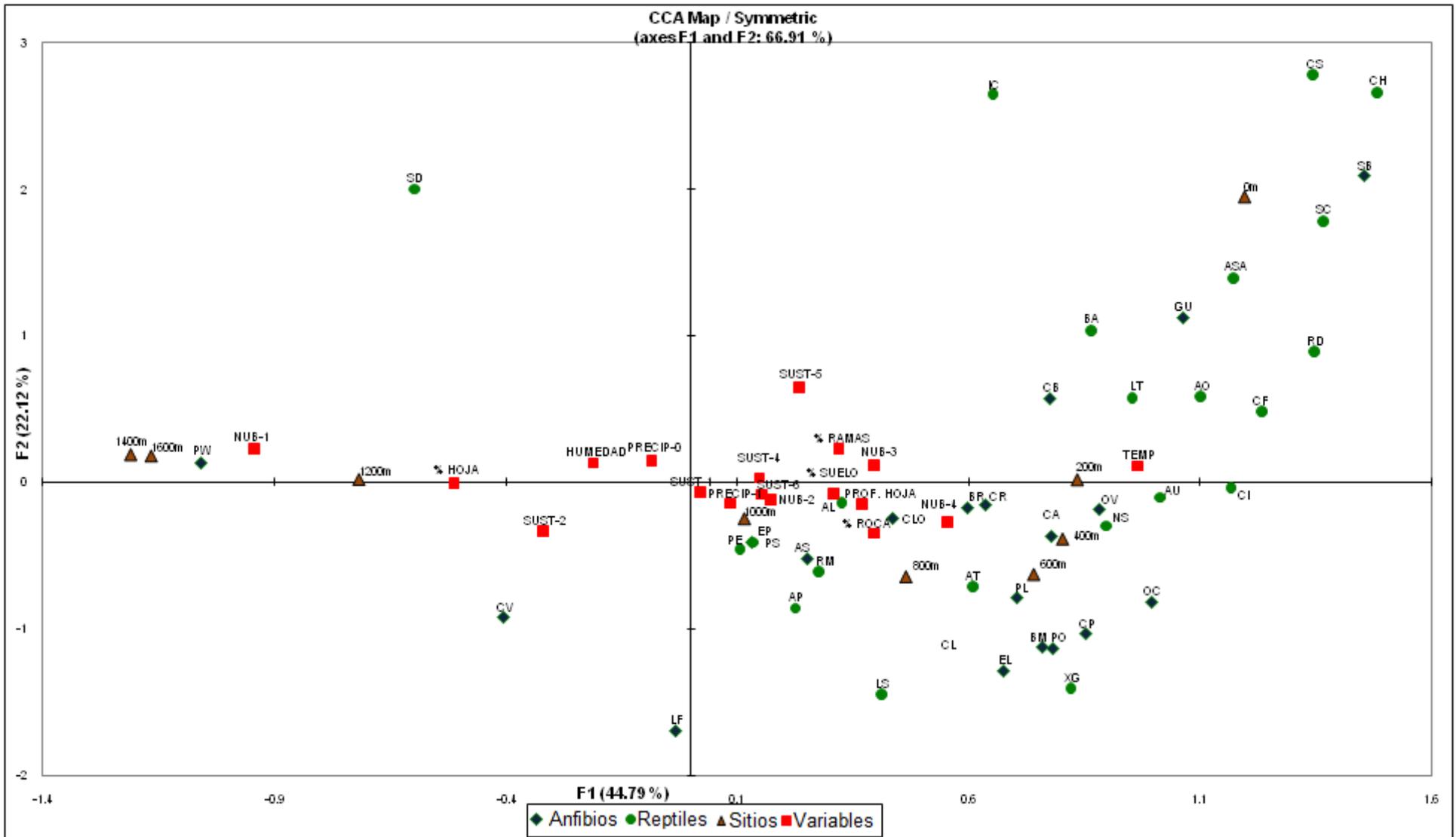


Figura 21. Análisis canónico de correspondencia mostrando los factores ambientales y del hábitat (naranja) junto con las especies muestreadas dentro de los transectos (azul y en rombos para los anfibios y círculos verdes para los reptiles). Las abreviaciones de las especies son: *Anothea spinosa* (AS), *Bolitoglossa mexicana* (BM), *Bolitoglossa rufescens* (BR), *Craugastor alfredi* (CA), *Craugastor berkenbuschii* (CB), *Craugastor laticeps* (CL), *Craugastor loki* (CLO), *Craugastor pygmaeus* (CP), *Craugastor rhodopis* (CR), *Craugastor vulcani* (CV), *Eleutherodactylus leprus* (EL), *Erytomops pustulosos* (EP), *Gastrophryne usta* (GU), *Leptodactylus fragilis* (LF), *Ollotis cavifrons* (OC), *Ollotis valliceps* (OV), *Pseudoeurycea lineola* (PL), *Pseudoeurycea orchimelas* (PO), *Pseudoeurycea werleri* (PW), *Smilisca baudinii* (SB), *Atropoides olmec* (AO), *Bothrops asper* (BA), *Clelia scytalina* (CS), *Coniophanes fissidens* (CF), *Coniophanes imperialis* (CI), *Corytophanes hernandezii* (CH), *Imantodes cenchoa* (IC), *Lepidophyma tuxtlae* (LT), *Leptodeira septentrionalis* (LS), *Ninia sebae* (AS), *Anolis lemuringus* (AL), *Anolis petersii* (AP), *Anolis sagrei* (ASA), *Anolis tropidonotus* (AU), *Anolis uniformis* (UN), *Plestiodon sumichrasti* (PS), *Pliocercus elapoides* (PE), *Rhadinea decorata* (RD), *Rhadinea macdougalli* (RM), *Sibon dimidiatus* (SD), *Sphenomorphus cherriei* (SC) y *Xenosaurus grandis* (XG).

Los factores F1 y F2 explicaron el 66.91% de la variación en la distribución. Los sitios siguen una organización relativamente ordenada a lo largo de F1, de derecha a izquierda. Los sitios 1400 m y 1600 m están invertidos, y el primero ocupa el extremo. Existen dos agrupaciones de sitios: el grupo constituido por los sitios 200 m, 400 m y 600 m; y otra pequeña agrupación con 1400 m y 1600 m.

Cuando se observan los diferentes factores microclimáticos medidos al momento de la captura se puede ver que la temperatura es el factor más alejado del origen, lo que indica que fue el factor que más influyó en la distribución de las especies y alrededor del cual prácticamente todas las especies gravitan. El segundo factor ambiental importante fue la humedad, la cual se encuentra en la dirección opuesta a la temperatura, pero con una importancia menor, ya que sólo los sitios de mayor altitud se vieron influenciados ampliamente por esta variable. Solamente cuatro especies gravitan alrededor de la humedad: *Pseudoeurycea werleri* en gran medida, *Sibon dimidiatus*, *Craugastor vulcani* de manera intermedia y en menor grado *Leptodactylus fragilis*.

Al observar los factores cuantitativos del hábitat que se consideraron, la hojarasca (%HOJA) fue el factor más influyente. Aunque sea un factor importante (mostrado por la distancia de este factor al origen) solamente cuatro especies fueron determinadas por este sustrato, las mismas asociadas con la humedad. De los factores ambientales que sí afectaron a la mayoría de las especies, el porcentaje de roca (% ROCA), que era indicativo de especies encontradas sobre rocas o sustrato rocoso, fue el factor más influyente. El porcentaje de ramas (% RAMAS) fue el segundo factor más influyente en la distribución de las especies seguido de cerca por suelo desnudo (% SUELO). El porcentaje de roca y el

de suelo desnudo tienen una misma influencia espacial, lo cual dificulta su análisis individual. En cuanto al último parámetro cuantitativo del hábitat considerado, la profundidad de la hojarasca (Prof. Hoja), se encuentra prácticamente en la misma trayectoria que el porcentaje de suelo desnudo pero teniendo una menor influencia.

Observando a los factores que se midieron de forma cualitativa (sustrato exacto, precipitación, nubosidad y actividad) las diferentes categorías para cada variable también fueron situadas en el espacio por separados (Figura 21). Considerando la distancia de cada categoría con respecto al origen, la mayoría tiene realmente poca influencia. Las diferentes categorías, en general, forman un grupo grande que hace difícil su interpretación por separado. Para las diferentes categorías de sustratos todas tienden a estar altamente relacionadas con su porcentaje de sustratos homólogo.

Tomando en cuenta a la precipitación, los dos valores tomados se comportan de forma opuesta, como esperado, pero ninguno de ellos presenta una gran influencia. El valor de “sin precipitación” (PRECIP-0) mostró una tendencia hacia la humedad, donde sólo *S. dimidiatus* y en un muy menor grado *P. werleri* mostraron afinidad. La presencia de lluvia (PRECIP-1) se encontró dentro del gran grupo de variables muy localizadas cercanas al origen, donde influyó más en anfibios que reptiles.

Para la variable cobertura de nubes, la opción de neblina (NUB-1) se observa altamente relacionada con los sitios de mayor altitud. Las demás opciones de nubosidad estuvieron ligadas hacia los cuadrantes influenciados por la temperatura. Asoleado (NUB-4) y nublado (NUB-2) se encontraron en la misma dirección espacial, siendo la primera

categoría más influyente. La categoría de medio nublado (NUB-3) se encontró en otro cuadrante adyacente.

Observando la distribución espacial de las especies en la Figura 21, la gran mayoría gravita hacia la temperatura como su principal influencia microclimática, salvo cuatro especies que gravitan hacia la humedad y están asociados a los sitios por arriba de los 1000 m. Los reptiles, como tendencia general, prefirieron los troncos y ramas, que incluye condiciones por arriba del nivel del suelo. Sólo tres anfibios se encuentran en este cuadrante (*Craugastor berkenbuschii*, *Gastrophryne usta* y *Smilisca baudinii*). Las demás especies, en donde destacan los anfibios, tienden a gravitar con respecto a los sustratos de suelos desnudos y sustratos con rocas. Los reptiles que favorecen estas condiciones son de diversas historias de vida, pero generalmente son considerados organismos terrestres.

DISCUSIÓN

Esfuerzo de muestreo

En comparación con resultados de trabajos similares, se concluye que el esfuerzo de muestreo fue suficientemente adecuado para poder describir los patrones generales de la región. La mayoría de las curvas de rarefacción mostraron una tendencia hacia la asíntota. Esto es similar a los reportes de Poynton *et al.* (2007), Pauwels *et al.* (2006) y Pearman (1997) en los que también se analizan los reptiles y anfibios en gradientes altitudinales en zonas tropicales. En estos trabajos, al igual que este estudio, hubo una acumulación de especies incluso hasta el final de la temporada de muestreo. Esto se podría explicar debido a que las selvas tropicales muestran una gran diversidad de especies lo que requiere un esfuerzo de recolecta muy grande para poder obtener registros de todas las especies presentes, sobre todo para el caso de las serpientes.

Cuando se observan los patrones de anfibios y reptiles por separado, se puede observar que los anfibios estuvieron mejor representados al mostrar curvas de acumulación de especies en las que casi se alcanza la asíntota. Este resultado es común y congruente con los patrones descritos por Pauwels *et al.* (2006) en Gabón. Considerando la naturaleza de los reptiles, en particular el hecho que las serpientes son especies raras, es de esperarse no encontrar todas las especies de una región durante muestreos de poca duración.

La efectividad de la recolecta también se pudo observar al comparar los valores del estimador Chao2 con los valores de la riqueza observada en los sitios. Se puede ver que,

en general, el valor de integridad es relativamente alto en anfibios, mientras que en los reptiles este valor muestra porcentajes bajos que reflejan una menor efectividad en el muestreo. Este mismo patrón también se reporta en el trabajo de Urbina y Reynoso (2005) para la misma región. Aun así con la captura de las especies más abundantes, características de cada sitio, asumimos que las tendencias generales encontradas en este trabajo sí reflejan los patrones reales que ocurren en esta área de estudio. Los resultados obtenidos para cada sitio son comparables entre sí, debido a que el esfuerzo de muestreo fue el mismo en cada uno.

Resultados Generales del Muestreo

Las 75 especies (31 anfibios y 44 reptiles) encontradas, casi la mitad de las especies registradas incluyendo especies marinas y acuáticas, representa un muy buen número de especies considerando que se muestreó en una pequeña zona enfocándose en tres de los 11 tipos de vegetación de la región. Sin considerar especies acuáticas ni organismos a más de 2 m de altura en el dosel y se cubriendo sólo una ladera del volcán. Esto indica que, aun cuando la región está altamente fragmentada, todavía mantiene un importante nivel de diversidad en cuanto a la herpetofauna. Como punto de comparación, en trabajos similares para otras regiones cercanas a Los Tuxtlas se han registrado 35 especies en zonas al sur de Veracruz y Tabasco (Reynoso *et al.*, 2005), 61 especies en selvas medianas al sur de México (Calderón *et al.*, 2008), y 23 especies de anfibios y 41 reptiles (64 en total) para un muestreo a lo largo del año en la región baja del volcán de San Martín (Urbina *et al.*, 2006).

Hubo un claro patrón de dominancia de unas cuantas especies, cuatro especies con mayor abundancia dominaron el paisaje a diferentes niveles del gradiente y en los sitios particulares: *Pseudoeurycea werleri*, *Craugastor loki*, *Anolis uniformis* y *Craugastor rhodopis*. Este patrón de dominancia por aparte de unas cuantas especies es común en comunidades de anfibios y reptiles. Urbina *et al.* (2006) para las zonas bajas del volcán de San Martín indicaron que *Anolis uniformis* y *Craugastor loki*, son especies muy dominantes. Por su parte, Dodd *et al.* (2007) encontraron en un área protegida en Florida, que la especie dominante para todo su estudio también, fue la que dominó en los diferentes tipos de vegetación analizados por separado. Poynton (2003), por su parte, encontró un recambio de las especies dominantes de sapos a lo largo de un gradiente altitudinal en la planicie costera y zonas montañosas al Este de Tanzania. La gran abundancia de pocas especies se podría atribuir a sus historias de vida con una alta tasa reproductiva y una alta supervivencia posiblemente causada por hábitos generalistas.

La mayoría de las especies ocupan regiones particulares del gradiente (Fischer y Lindenmayer, 2005; Raxworthy y Nussbaum, 1993). En el volcán de San Martín, *Anolis uniformis* fue el reptil más dominante de las zonas de altitud baja desde el nivel del mar hasta los 600 m, donde fue reemplazado por otra especie *Anolis lemurinus*. Por otro lado, *Craugastor loki* dominó desde el nivel del mar a los 1000 m, y *Pseudoeurycea werleri*, fue dominante a partir de los 1200 m alcanzando su mayor abundancia a los 1600 m. Esto indica que las especies prefieren climas diferentes, *Anolis uniformis* en sitios más cálidos y *Pseudoeurycea werleri* en climas relativamente templados, mientras que *C. loki* no fue afectada ampliamente por la temperatura. El que las especies más abundantes

limitaran su dominancia del nivel del mar a los 600 m, y entre los 1000 m y 1200 m, indica presencia de zonas altitudinales de transición de especies. Los cambios notorios de diversidad beta también se dieron a estas altitudes para reptiles y anfibios respectivamente.

Craugastor loki fue la especie más cosmopolita de todas encontrándose en todos los sitios. De manera análoga, en el Sureste de Tanzania, también se observó que solo una especie fue encontrada a lo largo de todo el gradiente altitudinal (Poynton, 2003). Existen otras especies generalistas que se encontraron esparcidas a lo largo del gradiente altitudinal, pero ninguna de ellas se encontró en todos los sitios ni en tal grado de abundancia.

Riqueza, dominancia y diversidad

La herpetofauna presenta diferencias en cuanto a la riqueza, abundancia y composición a lo largo del gradiente altitudinal del volcán de San Martín. Este patrón se ha visto en diversos estudios (e.g. Fischer y Lindenmayer 2005; Lips *et al.*, 2004; Ishwar *et al.*, 2000; Rahbek, 1995). Incluso en China, Quian *et al.* (2007) encontraron que la altitud explica el 30% de la varianza de la herpetofauna a nivel de todo el país.

La herpetofauna de la región del volcán de San Martín se comporta de acuerdo al patrón general de distribución de la herpetofauna mundial, en donde hay más diversidad en latitudes y altitudes bajas (Rahbek, 1995; Poynton, 2003; Lips *et al.*, 2004). En el caso de la región, la diversidad no desciende de forma gradual sino marcadamente a partir de los 1200 m. Este nivel altitudinal es un límite importante que modifica la estructura de la

comunidad de anfibios y reptiles en el volcán de San Martín. En relación a esto, Rahbek (1995) discute que el descenso de la diversidad con el aumento de la altitud no es lineal, sino que puede presentar uno o más picos. La curva general de riqueza de la herpétofauna en el volcán de San Martín es polinómica (Figura 22). Para los anfibios la curva muestra una tendencia hacia a una curva unimodal, en la que hay una menor pendiente al inicio, que posteriormente se incrementa, especialmente a partir de los 1200 m. Para los reptiles la curva muestra un descenso prácticamente uniforme a lo largo del gradiente, habiendo mayor diversidad a menor altitud. La disminución conforme se incrementa la altitud no sólo se observa en los anfibios y reptiles, sino en una gran cantidad de grupos, como escarabajos de estiércol (Escobar *et al.*, 2007; 2005), aves (Kattan y Franco, 2004) y mamíferos pequeños (McCain, 2005) lo que indica un efecto común para las especies terrestres.

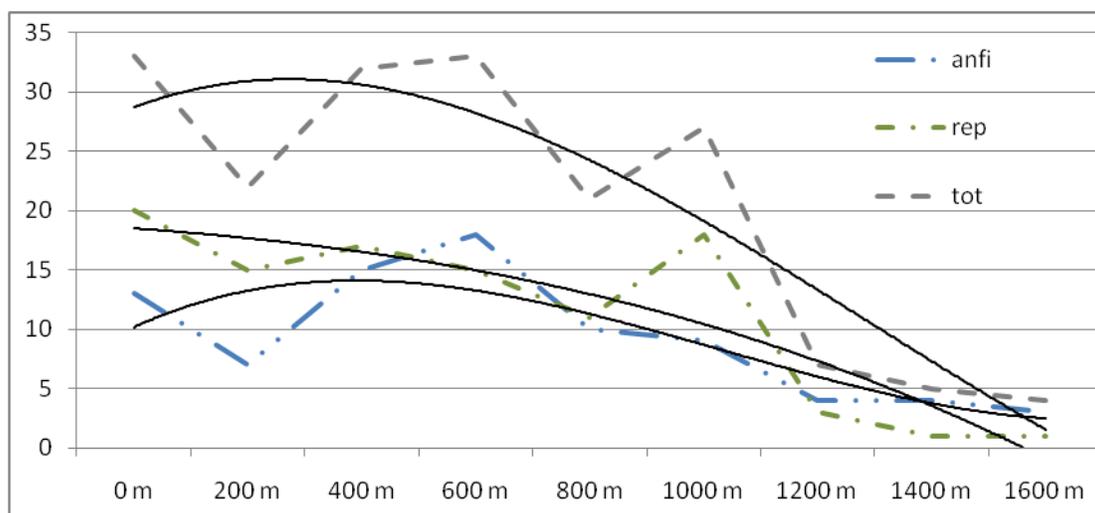


Figura 22. Riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal con curva de tendencia para todas las especies (gris y línea discontinua), y para anfibios (azul y línea y dos puntos) y reptiles (verde y punto y línea) por separado.

Varios trabajos sobre la herpetofauna a lo largo del gradiente altitudinal en zonas tropicales muestran una tendencia hacia una mayor diversidad en altitudes medias (Fischer y Lindenmayer, 2005; Lips *et al.*, 2004; Ishwar *et al.*, 2000), donde se unen comunidades de altitudes bajas y altas. Esto también se ha reportado para otros grupos taxonómicos como mamíferos (McCane, 2005) y aves (Kattan y Franco, 2004). Estos últimos autores destacan que el patrón unimodal de riqueza a lo largo del gradiente altitudinal se incrementa cuando hay especies tropicales presentes.

Este patrón no lineal de diversidad en el volcán de San Martín se puede atribuir al origen biogeográfico de las especies. Primero, la fauna de origen neotropical no está bien adaptada para condiciones climáticas frías, y así se evita la colonización de regiones de mayor altitud. Este efecto biogeográfico crea un sesgo y una tendencia a que se establezca una mayor diversidad en zonas cálidas y por ende de baja altura (Kattan y Franco, 2004; Huey, 1978). Segundo, el aislamiento geográfico de la cima del volcán con respecto a otras regiones montañosas evita el establecimiento de especies adaptadas a esas condiciones (Poynton *et al.*, 2007). Para llegar a colonizar las cimas de los volcanes, la única vía de acceso es a través de altitudes bajas. Las especies adaptadas a condiciones climáticas templadas no estarían en sus condiciones óptimas y tendrían que competir con especies nuevas solo para la posibilidad de llegar a las cimas de esos picos aislados. En este caso es poco probable que errores humanos al momento del muestreo afectaran los resultados del muestreo (Rahbek, 1995) ya que el esfuerzo de muestreo fue equivalente en cada uno de los sitios muestreados.

Comparación de la riqueza, composición y dominancia de la herpetofauna de los diferentes sitios

La altitud es un factor que influye en la composición de especies y su distribución en el volcán de San Martín. Estadísticamente hay diferencias significativas en la composición y abundancia entre los sitios de mayor altitud con los de menor altitud. Estas mismas diferencias también se ven reflejadas cuando se compara a los anfibios y reptiles por separado. No es difícil pensar que los sitios de mayor altitud sean diferentes considerando las pocas especies capturadas a partir de los 1200 m y la gran dominancia de *P. werleri*. El otro sitio que presentó diferencias significativas fue el de los 800 m, debido al bajo número de especies e individuos capturados. A pesar de que los sitios fueron escogidos con criterios muy particulares para homogeneizar los muestreos, las diferencias podrían deberse a que el muestreo a 800 m se realizó en una zona con mayor perturbación que los otros sitios, al colindar con potreros en dos de sus lados. También a los 800 m se reduce considerablemente el área de selva, haciéndola la parte más estrecha de la zona núcleo norte de la reserva de Los Tuxtlas. Para los anfibios, los tres sitios de mayor altitud no muestran diferencias con algunos de los sitios de altitudes bajas, especialmente con los que presentan una baja riqueza de especies, aunque la composición sí cambia entre sitios. Esto significa que la estructura de las comunidades de anfibios se comporta de una forma más uniforme a lo largo del gradiente.

La composición y abundancia de las especies muestran correlaciones significativas entre sitios colindantes o muy cercanos., lo que indica que el cambio en la riqueza y abundancia de las especies es gradual a lo largo del gradiente altitudinal. Este patrón

ocurre hasta el escalón entre los 1000 m y 1200 m snm donde se presenta un abrupto recambio de especies. Una relativamente alta correlación se mantiene entre estos dos sitios, a pesar que ninguna otra prueba lo indique así, debido a que la estructura de la comunidades de anfibios es similar entre estos dos sitios con sus dos especies dominantes (*P. werleri* y *C. loki*). El hecho de que solo se presenten correlaciones entre sitios cercanos se explica porque la mayoría de las especies tienen una distribución altitudinal pequeña (Raxworthy y Nussbaum, 1993). La mayoría de las especies no se distribuyeron en más de tres sitios (Figura 7), especialmente los reptiles que mostraron una menor distribución altitudinal, en comparación con los anfibios, y un mayor número de especies únicas por sitio. Resultados similares fueron publicados por Ishwar *et al.* (2000) para la reserva del tigre de Kalakad-Mundanthurai, al sur de India.

En general se puede ver que con las matrices de similitud, los valores entre sitios no llegan a ser muy altos. Esto indica que existen ciertas diferencias entre los sitios, comprobando que la selección de nueve sitios a lo largo del gradiente altitudinal fue adecuada para mostrar cambios graduales a causa de la altitud. Otra evidencia de la presencia del efecto del gradiente altitudinal es la disminución gradual en similitud mientras se va incrementando la altitud, y nuevamente la mayor similitud entre sitios colindantes. La composición de anfibios en general, presenta una mayor similitud entre sitios en comparación con los reptiles y con la herpetofauna total. Este hecho contribuye a pensar que los anfibios tienen a una mayor distribución altitudinal, debido a sus determinantes ambientales. Mientras que los reptiles tradicionalmente responden a la temperatura (Poter, 1972), los anfibios tienen una mayor tolerancia a los cambios

térmicos y responden a la humedad (Marsh y Pearman, 1997). En la región del volcán de San Martín, la humedad permanece constante a lo largo del gradiente y es la temperatura la que cambia.

Al utilizar las matrices de similitud, se generaron diferentes agrupaciones de sitios. Estas agrupaciones presentan una secuencia lógica, donde los grupos creados incluyen a sitios cercanos en altitud. Esto es congruente con Huey (1978) que encontró que la similitud entre sitios es inversamente proporcional a la separación elevacional. En el sitio de baja altura, 0 m y 400 m presentan una mayor similitud en comparación con 200 m y 600 m. La mayor similitud entre estos dos sitios se pudiera explicar debido a que el sitio de 200 m tiene el mayor grado de conservación en comparación con los demás sitios. Esto es similar a los resultados vistos para Menegon y Salvido (2005) donde sitios altitudinalmente separados se agruparon debido a condiciones similares de tipo de vegetación entre ellos.

Para toda la herpetofauna y para los anfibios, se puede hablar de tres grandes comunidades herpetofaunísticas para el volcán de San Martín. Estos grupos son congruentes con los diferentes tipos de vegetación presentes a lo largo del gradiente altitudinal. Es de esperarse encontrar diferentes comunidades a diferentes altitudes, considerando que los cambios en el clima afectan a todas las especies, de acuerdo a lo que mencionan Ramanamanjato *et al.* (2002) en Madagascar. Se puede hablar de una comunidad herpetofaunística de zonas bajas en selva alta perennifolia (0 m a 600 m); una comunidad media en una zona de transición entre selva alta perennifolia y bosque mesófilo (800 m a 1000 m); y finalmente una comunidad de las zonas altas en bosque mesófilo de montaña, caracterizada por su pobreza en reptiles (1200 m a 1600 m). El

hecho que el gradiente altitudinal se dividiera en tres comunidades herpetofaunísticas es un patrón común que se ha visto en otras regiones del mundo (Poynton, 2003; Ramanamanjato *et al.*, 2002; Raxworthy y Nussbaum, 1993).

Para los anfibios, la comunidad de altitudes medias se extiende para incluir dos sitios adicionales de menor altitud, abarcando desde los 400 m a 1000 m. Esto se puede atribuir a la mayor tolerancia a los cambios de temperatura, lo que hace que se extiendan los límites de distribución que definen sus comunidades. El resultado de esto es que los sitios de menor altitud, 0 m y 200 m, sean diferentes en cuanto a la composición de especies, presentándose varias especies de anfibios únicas para estos dos sitios. Que los sitios de menor altitud presenten composiciones distintas al resto del gradiente también lo reporta Menegon y Salvido (2005) para los anfibios y reptiles en la reserva de Udzungwa en Tanzania donde el gradiente empieza a partir de los 800 m.

Diversidad Beta

Se puede determinar una gran zona de recambio de especies entre los 400 m hasta los 800 m. Esta gran franja altitudinal sirve como una zona de transición donde se mezclan las especies de zonas bajas y de zonas altas. La zona es el inicio de la distribución de *P. werleri*, y donde *A. uniformis* termina su distribución. Existe otra zona de recambio importante entre los 1000 m y los 1200 m, donde la distribución de la mayoría de las especies termina e inicia la distribución de especies como *C. vulcani* y *A. rodriguezi*. El encuentro de zonas de transición para anfibios y reptiles, donde se mezclan dos comunidades faunísticas, es común en otras regiones como por ejemplo en el Montagne

D'Ambre, en Madagascar (Raxworthy y Nussbaum, 1993), e incluso se han encontrado regiones con dos zonas de transición al sureste de Tanzania (Poynton, 2003).

Las dos zonas de recambio de especies detectadas por los índices de diversidad utilizados son en virtud del enfoque de cada índice. El índice de β_w toma en cuenta principalmente a la riqueza de especies, por eso muestra los valores más altos entre 1000 m y 1200 m influenciado por la gran disminución en riqueza que ocurre entre estos dos sitios. Por otro lado, el índice de β_{sim} le da más importancia a las especies compartidas entre sitios, por lo que los valores más altos se encuentran en la mitad del gradiente, donde ocurre un recambio de especies importante. La zona de recambio entre 1000 m y 1200 m se observa para los anfibios y reptiles por separado. Sin embargo, la zona de recambio de altitudes medias difiere entre los diferentes grupos. Para los anfibios los valores máximos de recambio se encuentra entre los 400 m y 600 m, enfatizando una diferencia entre las especies de altitudes bajas con respecto a los demás sitios. Para los reptiles, los valores más altos de recambio se dan entre los 600 m y 800 m, debido a que es entre estos sitios donde desaparece la especie dominante *A. uniformis* y es remplazada por *A. lemurinus*.

Comparación de las variables medidas en los sitios

Para las variables medidas en los diferentes sitios, se observa que la altitud fue una variable totalmente independiente. En general, se puede decir que las variables climáticas y del hábitat cambian de forma gradual con respecto a la altitud (Poynton, 2003; C.N.A., 1983; MacArthur, 1972), lo que influye en el tipo de vegetación en cada sitio. La

temperatura disminuye conforme se incrementa la altitud. La luminosidad se incrementa a lo largo del gradiente alcanzando un aumento importante a partir de los 1200 m. El incremento de luminosidad se explica por el tipo de vegetación presente la cual permite una mayor entrada de luz. El único factor que se aleja ligeramente del comportamiento general del grupo de variables, es la humedad. La humedad relativa, presenta una tendencia uniforme a lo largo del gradiente altitudinal con valores por encima de 90%. Considerando que la región entera se encuentra en los trópicos, y que el volcán crea una barrera topográfica causando lluvias en la montaña, esta alta humedad sin fluctuaciones mayores es de esperarse (Soto y Gama, 1997).

Efecto del ambiente y del hábitat en la distribución de los anfibios y reptiles

Los dos factores que se utilizaron para el ordenamiento gráfico de las variables en el CCA, F1 y F2, logran explicar el 66.91% de la varianza. Como estos factores son creados calculando la importancia de cada variable con respecto a su ordenación (Palmer, 1993), el bajo porcentaje indica que las interacciones entre los diferentes factores son complejas. El primer factor, F1, explica más la varianza y está influenciado principalmente por factores microclimáticos como la temperatura y la presencia de neblina, mientras que el segundo factor, F2, está influenciado por el tipo de sustrato de ramas y el porcentaje de roca. Considerando la importancia de las variables microclimáticas y del hábitat en los factores, se puede determinar que son las variables microclimáticas las que más afectan a la distribución de las especies en el volcán de San Martín.

Si se observa el ordenamiento de los sitios (Figura 21), se puede ver que están organizados de forma ascendente a lo largo del eje horizontal (F1), excepto por los dos sitios de mayor altitud. Esto se debe a la influencia que tiene la humedad en estos dos sitios, donde 1400 m presenta valores ligeramente más altos de humedad en comparación con 1600 m. Este ordenamiento también refleja la disminución de la riqueza de especies conforme se incrementa en altitud en cuanto a los transectos. Los sitios no están muy influenciados por el eje de F2, lo que significa que el tipo de sustrato presente en cada sitio no es la característica más importante. El sitio de 0 m es la excepción, difiriendo ampliamente de los demás sitios. Este sitio se caracteriza por especies con afinidad hacia lugares elevados del suelo, como árboles o troncos caídos. Esta afinidad se debe a que el sitio presenta un estrato herbáceo muy abundante, lo que hace la detección de organismos al nivel del suelo muy difícil y evita que los reptiles puedan asolearse a nivel del suelo. Que el sitio de menor altitud se comporte de forma diferente a los demás dentro del gradiente altitudinal también se ha visto en Menegon y Salvido (2005) en la reserva de Udzungwa en Tanzania debido a la mayor presencia de agua en esas zonas.

Entre las variables ambientales, dos se destacaron como influencias importantes: la temperatura en gran medida y la humedad con un menor efecto (solo cuatro especies *P. werleri*, *C. vulcani*, *L. fragilis* y *S. dimidata* se asociaron con esta última). Incluso cuando la humedad se considera como una variable importante para los anfibios y es publicado frecuentemente (Quian *et al.*, 2007; Soares y Brito, 2007; Marsh y Pearman, 1997) no fue el factor determinante para la distribución de las especies en el estudio. El que la temperatura se mostrara más importante que la humedad en la distribución de la gran

mayoría de especies se debe a que la humedad permanece constante y no se pudo evaluar su efecto adecuadamente. Este patrón también lo reporta Pearman (1997) para la selva Amazónica, donde la humedad no afecta en gran medida a las especies debido a la uniformidad de esta variable a lo largo del gradiente.

De manera similar, sólo dos variables del hábitat mostraron una influencia importante, el sustrato de ramas y troncos y la hojarasca. La hojarasca, en particular, influye sobre las mismas cuatro especies asociadas con la humedad. Este patrón difiere a lo visto en el trabajo de Urbina *et al.* (2006) donde la hojarasca fue uno de los factores que definió la distribución de la mayoría de las especies en la parte baja de Los Tuxtlas. Para explicar las diferencias en los resultados habría que considerar la temperatura. Debido a que su efecto es mayor al efecto del hábitat, la gran mayoría de las especies están definidas por la temperatura, haciendo que la hojarasca pase a segundo término. Urbina *et al.* (2006) realizaron sus muestreos solamente a altitudes bajas, donde la temperatura es más uniforme, haciendo que esta variable mostrara poca influencia. En cambio este estudio consideró todo el gradiente altitudinal, con cambios más notorios en la temperatura. Aunque la hojarasca sólo definió a cuatro especies directamente *P. werleri*, *C. vulcani*, *L. fragilis* y *S. dimidata*, esta variable mostro ser influyente en las especies aunque no determinante.

El sustrato de ramas y troncos influyó sobre casi la mitad de las especies recolectadas dentro de los transectos, especialmente en sitios de menor altitud y más reptiles que anfibios. Las demás especies, generalmente terrestres y la mayoría de los anfibios, están influenciadas por el conjunto de variables de suelo desnudo y de roca. Es

difícil determinar la influencia individual del suelo desnudo y de roca sobre las especies debido a que estos dos factores están altamente correlacionados. El hecho que los suelos desnudos y de roca tuvieran una influencia similar, aunque sean sustratos distintos, se debe a la mayor facilidad de detección de especies sobre suelo desnudo y roca, que entre la hojarasca. Además, las especies están ampliamente influenciadas por la temperatura lo cual disminuye la posibilidad de determinar cómo estas variables del hábitat influyen sobre las especies por separado. La profundidad de la hojarasca, influye de igual manera que los suelos desnudos y sustratos rocosos. Su influencia sobre las especies también es difícil de explicar, incluso Urbina *et al.* (2006) decidieron eliminarla de los análisis por estar altamente correlacionada con la cobertura foliar y densidad del sotobosque. El efecto de la profundidad de la hojarasca parece cambiar, dependiendo de la región. Otros trabajos, como el de Marsh y Pearman (1997) en los Andes, encontraron que la profundidad de la hojarasca sí fue significativa considerando unas cuantas especies de ranas tropicales.

La precipitación tuvo muy poca influencia en la distribución de las especies. Las dos categorías, sin precipitación y presencia de precipitación, se comportaron de forma inversa, como sería lo esperado considerando que son condiciones opuestas. La categoría de sin precipitación mostró una tendencia hacia los sitios de mayor altitud donde ocurrieron muy pocos registros de capturas durante las lluvias. La influencia de la precipitación fue realmente pequeña debido a la dificultad que brinda la lluvia al momento de observar a los organismos y al recorrer los transectos, especialmente en los sitios de mayor altitud. Se registraron pocos individuos en presencia de lluvias a lo largo de los diferentes sitios haciendo que la variable tuviera poca influencia, posiblemente

debido a un sesgo en el muestreo. Sin embargo, se puede observar en los datos que con la presencia de precipitación, la mayoría de los registros son de anfibios que requieren la presencia de agua y alta humedad. La influencia positiva de la precipitación sobre los anfibios se ha reportado para otros trabajos (Quian *et al.*, 2007; Soares y Brito, 2007).

Para la variable de nubosidad, la neblina presentó una gran influencia sobre las especies y se observa altamente relacionada con los sitios de mayor altitud. Esto es congruente con lo que se observó en campo, donde aquellos de mayor altitud se encontraban bajo neblina durante gran parte del tiempo. Las mismas cuatro especies que son altamente influenciadas por la humedad y la hojarasca, en especial *P. werleri*, mostraron una afinidad por esta categoría. La influencia negativa de la neblina en la mayoría de las especies también lo reporta Soares y Brito, (2007) para el Parque Nacional Peneda-Gerês en Portugal. Las categorías de soleado, medio nublado y nublado influyen en las especies de forma similar y opuesta a la neblina, con diferentes grados de magnitud. Esas categorías también se asocian con la temperatura, ya que la intensidad del sol de cierta forma afecta a la temperatura. La categoría de soleado muestra la mayor relación con la temperatura y mayor influencia sobre las especies, seguida por la categoría de medio nublado y finalmente la categoría de nublado, la cual muestra poco efecto sobre las especies. Las categorías de soleado y medio nublado fueron importantes para los reptiles, los cuales presentan el comportamiento de asolearse. En cambio, para los anfibios la exposición directa al sol crea problemas de deshidratación (Pearman, 1997), y se ven influenciados por la categoría de nublado.

CONCLUSIONES

- El volcán de San Martín todavía alberga una gran diversidad de anfibios y reptiles, a pesar de que está altamente perturbado por el impacto del hombre.
- En el gradiente altitudinal, solo cuatro especies fueron dominantes: *Pseudoeurycea werleri*, *Craugastor loki*, *Anolis uniformis* y *Craugastor rhodopis*: de ellas, *C. loki* fue la única que se encontró a lo largo de todo el gradiente altitudinal.
- Se puede determinar que existen claras diferencias en la composición, abundancia y riqueza de especies entre los sitios, donde la riqueza disminuye con la altitud, particularmente a partir de los 1200 m snm.
- La herpetofauna del volcán de San Martín forma tres comunidades principales a lo largo del gradiente altitudinal, en base a la composición de especies. Una para altitudes bajas, desde el nivel del mar hasta los 600 m, en selva alta perennifolia; otro grupo compuesto por 800 m y 1000 m, en una zona de transición de selva alta y bosque mesófilo; y un grupo a partir de los 1200 m en bosque mesófilo y bosque enano.
- Ocurre un importante recambio de especies entre los 1000 m y 1200 m, y una franja grande de recambio que va desde los 400 m hasta los 800 m. Estas zonas de recambio de especies son congruentes con los límites de los grupos herpetofaunísticos propuestos.

- Los factores microclimáticos son los que más influyen en la distribución de las especies, especialmente la temperatura la cual define la distribución de prácticamente todas las especies.
- En cuanto a los factores del hábitat, el sustrato con hojarasca presentó una influencia importante. Debido a la dominancia del efecto de la temperatura no es claro cómo esta variable afectó a las especies individuales. El sustrato de ramas y troncos mostró una mayor influencia en los reptiles que en anfibios, mientras que los sustratos de roca y suelo desnudo la influyeron más en anfibios.
- Se requiere de más estudios en la zona para determinar si la composición, abundancia y riqueza de la herpetofauna y las comunidades propuestas se mantienen a lo largo del año, o cambian con las diferentes estaciones a lo largo del año.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta A., G. Fagua y M. Diazgranados. 2006. "Variación de la comunidad de ortópteros, anuros y vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en bosque andino del municipio de Encino (Santander, Colombia). Informe final, Vicerrectoría académica, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia. 39 p.
- Alexander G. y J. R. Hillard. 1969. Altitudinal and seasonal distribution of Orthoptera in the Rocky Mountains of northern Colorado. *Ecological Monographs* **39**: 385-431.
- Alford A. A. y J. R. Richards 1999 Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual reviews in Ecology and Systematics*. **30**: 133-165.
- Arita, H. T. y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*, número especial **7**: 13-22.
- Arita H. T. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* **25**: 541-553.
- Avery R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation 93-166 p. En. Gans C. y F. H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia* vol. 12. Academic Press. New York, EUA.
- Barnosky A. D., E. A. Hadly, B. A. Maurer y M. I. Chrisie. 2001. Temperate terrestrial vertebrate faunas in North and South America: interplay of ecology, evolution, and geography with biodiversity. *Conservation Biology*. **15**: 658-674.
- Blanche K. R. y J. A. Ludwig. 2001. Species richness of gall-inducing insects and host plants along an altitudinal gradient in Big Bend National Park, Texas. *The American Midland Naturalist*. **145**(2): 219-232.
- Both C., S. Bouwhuis, C.M. Lessells y M. E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* **441**(4): 81-82.
- Borchers D. L., W. Zucchini y R. M. Fewster. 1998. Mark-recapture models for line transect surveys. *Biometrics*. **54**: 1207-1220.
- Brehm G. y K. Fiedler. 2003. Faunal composition of geometrid moths changes with altitude in an Andean montane rain forest. *Journal of Biogeography*. **30**(3): 431-440.
- Brehm G. y K. Fiedler. 2004. Ordinating tropical moth ensembles from an elevational gradient: a comparison of common methods. *Journal of Tropical Ecology*. **20**: 165-172.
- Brehm G., J. Homeier y K. Fiedler. 2003. Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions* **9**: 351-366.
- Brown W. C. y A. C. Alcalá. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forest of Cuernos Negros, Philippine Islands. *Ecology* **42**: 628-636.

- Bruijnzeel L. A. y E. J. Veneklaas. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* **79**(1): 3-9.
- Buckland S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham y J. L. Laake. 1993. *Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall. London, UK. 446 p.
- Burnham K. P., D. R. Anderson y J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* **72**: 1-202.
- Cadle J. E. y J. L. Patton. 1988. Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the Eastern Andean slope of Southern Peru. En: Heyer W. R. y P. E. Vanzolini (eds.). *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro. 225-244 p.
- Calderón-Mandujano R. R., C. Galindo-Leal, y J. R. Cedeño-Vázquez. 2008. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.). **24**(1): 95-114.
- Campbell, J. A. & J. M. Savage. 2000. Taxonomic reconsideration of Middle American frogs of the *Eleutherodactylus rugulosus* group (Anura: Leptodactylidae): A reconnaissance of subtle nuances among frogs. *Herp Monographs* **14**: 186-292.
- Casagrandi R. y M. Gatto. 1999. A mesoscale approach to extinction risk in fragmented habitats. *Nature*. **400**: 560-562.
- Castillo-Campos G y J. Laborde 2004. La vegetación. En: Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 288 p.
- Cedeno-Vasquez J. R., R. R. C. Mandujano y C. C. P. de la Tijera. *Guía Rustica de los Anfibios de la Región Calakmul, Campeche, México*. Museo de Zoología ECOSUR/Chetumal, Chetumal, Campeche, México.
- Chao A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*. **43**: 783-791.
- Claridge M. F. y J. S. Singhrao. 1978. Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (Acridoidea) on a Mediterranean mountain. *Journal of Biogeography*. **5**(3): 239-250.
- Clarke, KR, Gorley, RN, 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, KR (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**: 117-143.
- CNA (Consejo Nacional Agropecuario). 1983-1992. *Estadísticas Básicas del Sector Agropecuario, 10 años de Actividad Agropecuaria en México*.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la estación de biología "Los Tuxtlas"*. UNAM. 151 p.

- Colwell, R. K. 2006. Estimate S: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL<purl.oclc.org/estimates>
- Cornell H. V. y J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.* **61**: 1-12.
- Crump M. L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. Occasional Paper of the Museum of Natural History. University of Kansas **3**: 1-62.
- Davis M. A., K. J. Wragge, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, T. Schaeffer y C. Muermann. 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* **145**: 341-350
- Dirzo R. y M. C. Garcia 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* vol. **6**(1): 84-90.
- Dodd C. K., W. J. Barichivich, S. A. Johnson y J. S. Staiger. 2007. Changes in a northwestern Florida gulf coast herpetofaunal community over a 28-y period. *American Midland Naturalist*. **158**: 29-48.
- Donovan S. E., P. Eggleton y A. Martin. 2002. Species composition of termites of the Nyika plateau forests, northern Malawi, over an altitudinal gradient. *African Journal of Ecology*. **40**(4): 379-385.
- Duellman W. E. 1970. The Hylid Frogs of Middle America. Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas. Kansas, EUA. **1**: 1-753
- Duellman W. E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**(1): 79-104.
- Emlen J. T. 1971. Population Densities of birds derived from transect counts. *Auk*. **88**: 323-342.
- Epstein P. R., H. F. Diaz, S. Elias, G. Grabherr, N. E. Graham, W. J. M. Martens, E. Mosley-Tompson y J. Susskind. 1998. Biological and physical signs of climate change: focus on mosquito-borne diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **79**(3): 409-417.
- Erelli M. C., M. P. Ayres y G. K. Eaton. 1998. Altitudinal patterns in host suitability for forest insects. *Oecología* **117**: 133-142.
- Escobar F., J. M. Lobo, G. Halffter. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*. **14**: 327-337.
- Escobar F., G. Halffter y L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*. **30**: 193-208.
- Fagua G. 1999. Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental (Colombia) 317-355 p. En: Amat G., M. G. Andrade y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia* vol. 2. Editorial Guadalupe Ltda. Colombia.

- Fauth J. E., B. I. Crother y J. B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf litter herpetofauna. *Biotropica*. **21**: 178-185.
- Fischer J. y D. B. Lindernmayer. 2005. The sensitivity of lizards to elevation: A case study from south-eastern Australia. *Diversity and Distributions* **11**: 225-233.
- Fisher B. L. 1996. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Naturelle Integrale d' Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoologica* **85**: 93-108.
- Fleisman E., G. T. Austin y A. Weiss. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* **79**: 2472-2483.
- Flores-Villela O. 1991. Análisis de la Distribución de la Herpetofauna de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological Diversity of Mexico. Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York.
- Flores, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo. CONABIO/UNAM, México.
- García E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koopen. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Gastón K. J. y T. M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford. 377 p.
- Gaston K. J. Spicer J. I. 1998 Biodiversity: An Introduction. Blackwell Science Ltd. Oxford UK. 113 p.
- Geissert D 2004 La Geomorfología. En Guevara S., J Laborde y G. Sánchez. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 288 p.
- Gibbon J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy y C. T. Winne 2000. The Global decline of reptiles, Déjà vu amphibians. *BioScience*. **50**(8): 653-666.
- Gonzales-Azuara A. 2006. Reserva de la biosfera de Los Tuxtlas orgullo de Veracruz, patrimonio de la nación. **Quinta Reunión Preliminar: "Usos Agrícolas, Pesqueros y Desarrollo Forestal"**. Consejo del Sistema Veracruzano del Agua 1-39 p.
- Google Earth@ <http://earth.google.com>
- Grytnes J. A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* **26**: 291-300.
- Guevara S., J. Laborde, G. Sánchez-Rios 2004. La Fragmentación. En Guevara S., J Laborde y G. Sánchez. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 288 p.

- Gutiérrez D. y R. Menéndez. 1995. Distribution and abundance of butterflies in a mountain area in the northern Iberian peninsula. *Ecography*. **18**(3): 209-216.
- Halffter G. y C. E. Moreno. 2005. Significado Biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gama. 5-18 p. En Halffter G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic. *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. M3m: Monografías Tercer Milenio vol. 4 Zaragoza, España.
- Harper J. L. y D. L. Hawksworth. 1995. Preface. 5-12 p. En. *Biodiversity: Measurement and estimation*. Hawksworth D. L. (ed). London, UK. Chapman & Hall.
- Harrison S., S. Ross y J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.* **67**: 151-158.
- Hebert P. D. N. 1980. Moth communities in montane Papua New Guinea. *Journal of Animal Ecology*. **49**: 593-602.
- Heywood V. H. (ed.). 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge, UK. Cambridge University Press. 1152 p.
- Hodkinson I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*. **80**: 489-513.
- Hubbell S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ. Princeton University Press. 448 p.
- Huey R. B. 1978. Latitudinal pattern of between-altitude faunal similarity: mountains might be "higher" in the tropics. *The American Naturalist* **112**(983): 225-229.
- Ibarra-Manríquez G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997 La vegetación. En González Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. (eds.) *1997 Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México D. F. 647 p.
- Iman, R. I. y J. M. Davenport. 1980. Approximations of the critical region of Friedman statistic. *Communication Statistics Theoretical Methods* **A9**: 571-595.
- Inger R. F. y R. K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs*. **47**(3): 229-253.
- Inouye D. W., B. Barr, K. B. Armitage y B. D. Inouye. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *PNAS*. **97**(4): 1630-1633.
- Instituto Alexander Von Humboldt (IAvH). 1999. Caracterización de la biodiversidad en áreas prioritarias de la vertiente oriental de la cordillera oriental. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Colombia. 25 p.

- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 1996. Veracruz. Resultados definitivos. Tabulados básicos. Censo 95 de población y vivienda. INEGI, México. Formato digital, 1 disco compacto.
- Ioannidis Y., G. Chiras, N. Kardakari. 2008. Comparison of reptiles communities in three types of thermophilous Mediterranean forest in southern Greece. *Journal of Natural History*. Vol. **42**(5): 421-433.
- Ishwar N. M., R. Chellam y A. Kumar. 2001. Distribution of forest floor reptiles in the rainforest of Kalakad-Mundanthurai Tiger Reserve, South India. *Current Science* vol. **80**(3): 413-418.
- Janzen D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*. **54**(3): 687-708.
- Janzen D. H., M. Aataroff, M. Farinas, S. Reyes, N. Rincón, A. Soler, R. Soriano y M. Vera. 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica* **3**: 193-203.
- Johnston C. A. 1998. *Geographic Information Systems in Ecology*. Oxford. Blackwell Science Ltd. 239 p.
- Kahurananga J. 1981. Population estimates, densities and biomass of large herbivores in Simanjiro Plains, Northern Tanzania. *African Journal of Ecology*. **19**: 745-752.
- Kappelle M. 2008. *Diccionario de la Biodiversidad*. Instituto Nacional de Biodiversidad Costa Rica 400 p.
- Kattan G. H. y P. Franco. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*. **13**: 451-458.
- Keister A. R. 1971 Species density of North American amphibians and reptiles. *Systematic Zoology*. Vol. **20**(2): 127-137.
- Kenkel N. C. y L. Orlóci. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology*. **67**(4): 919-928.
- Köhler G. 2003. *Reptiles of Central America*. Herpeton. Offenbach, Alemania. 367 p.
- Koleff P., K. J. Gaston y J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**: 367-382.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecological Evolution* **15**: 513-514.
- Laborde J. 2004. La reserva de la Biósfera. En Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 272-278 p.
- Lawton J. H., M. Macgarvin y R. A. Heads. 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insects herbivores on bracken. *Journal of Animal Ecology* **56**: 147-160.

- Lee J. C. 2000. A field Guide to the Amphibians and Reptiles of the Maya World. Cornell University Press. New York, EUA. 402 p.
- Lehtinen R. M., J. Ramanamanjato y J. G. Raveloarison 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation* **12**: 1357-1370.
- Lips K. R., J. R. Mendelson III, A. Muñoz-Alonso, L. Canseco-Márquez, D. G. Mulcahy 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys of historical localities. *Biological Conservation* **119**: 555-564.
- Lobo J. M. y G. Halffer. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* **93**: 115-126.
- Loeza A. 2004. Caracterización altitudinal de la herpetofauna en la región de Cerro Grande, Reserva de la Biosfera de Manantlan Jalisco-Colima. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM. México D.F. 85 p.
- Lomolino M. B. 2001. Elevation gradients of species density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* **10**: 3-13.
- Luddecke H. 1997. Colonization of the eastern Andes of Colombia by anurans: evidence from natural history data of *Hyla labialis*. *Salamandra* **33**: 111-132.
- Lynch J. D. 1987. Origins of the high Andean herpetological fauna. En Vuilleumier F. y M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Oxford 478-499 p.
- Lynch J. D. 2000. The relationship of an ensemble of Guatemalan and Mexican frogs (*Eleutherodactylus*), *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*. **24**(90): 129-156.
- MacArthur R. H. 1972. *Geographical ecology, patterns in the distribution of species*. Princeton University Press. Princeton, NJ 288 p.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Editorial Blackwell Publishing, USA. 256 p.
- Marsh D. M. y P. B. Pearman. 1997. Effects of hábitat fragmentation on the abundance of two species of leptodactylid frogs in an Andean montane forest. *Conservation Biology*. **11**:6. p. 1323-1328.
- Martín-Del Pozzo. 1997. Geología. En E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt Editores. *Historia Natural de Los Tuxtles*. 1997. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. UNAM.
- McCain C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* **86**(2): 366-372.
- McCoy E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* **58**: 313-332.

- Melton D. A. 1983. Population dynamics of waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus*) in the Umfolozi Game Reserve. *African Journal of Ecology*. **21**: 77-91.
- Menegon M. y S. Salvido. 2005. Amphibian and reptile diversity in the southern Udzungwa scrap forest reserve, south-eastern Tanzania. *Proc. 5th Intern. Symp. Trop. Biol.*
- Mittermeier, R. y C. Goettsch. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. In Sarukhán, J. y R. Dirzo. (eds.), México Ante los Retos de la Biodiversidad. CONABIO, México.
- Morales-Mavil, J.E., G. Pérez- Higareda y A. González Romero. 1995. Anfibios y reptiles de la región de Los Tuxtlas: Situación actual y perspectiva. Ponencia presentada en: Congreso Los Tuxtlas, conservación y desarrollo sustentable. Del 5 al 17 de noviembre de 1995.
- Morón M. A. y R. A. Terrón. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la sierra norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* **3**: 1-47.
- Nathan R. y Y. L. Werner. 1999. Reptiles and breeding birds on Mt. Hermon: patterns of altitudinal distribution and species richness. *Israel Journal of Zoology* **45**: 1-33.
- Navas C. A. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **133**: 469-485.
- Novotny V., G. D. Weiblen. 2005. From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici*. **42**: 463-475.
- Olson D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology*. **10**(2): 129-150.
- Palmer M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*. **74**(8): 2215-2230.
- Pauwels O. S. G., M. Burger, W. R. Branch, E. Tobi, J. Yoga y E. Mikolo. 2006. Reptiles of the Gamba complex of protected areas, Southwestern Gabon. *Bulletin of the Biological Society of Washington*. **12**: 309-318.
- Pearman P. B. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology* **11**(5): 1211-1225.
- Pechmann J. H. K. y H. M. Wilbur. 1994. Putting declining amphibian populations into perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetológica*. **50**: 65-84.
- Pennington T. D. y J. Sarukhan. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Secretaría de Agricultura y Ganadería México. 413 p.
- Pearfur J. E. y W. E. Duellman. 1980. Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia* **1976**: 155-170.

- Peres C. A. 1999. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates*. **7**(1): 11-16.
- Pérez-Higareda G., R. C. Vogt y O. A. Flores-Villela- 1987. Lista anotada de los anfibios y reptiles de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología, UNAM. México D.F. 23 p.
- Pérez-Higareda G., M. A. López-Luna y H. M. Smith. 2007. Serpientes de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: guía de identificación ilustrada. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 189 p.
- Peterson A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeir y D. R. B. Stockwell. 2002 Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*. **416**: 626-629.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity*. Wiley Interscience Publishers, New York. 165 p.
- Porter, K. R. 1972 *Herpetology*, W.B. Saunders, Co., Philadelphia, México p. 524 p.
- Pounds J. A., M. P. L. Fogden y J. H. Campbell 1999 Biological response to climate change on a tropical mountain *NATURE* **398**: 611-615.
- Poynton J. C. 2003. Altitudinal species turnover in southern Tanzania shown by anurans: some zoogeographical considerations. *Systematics and Biodiversity* **1**(1): 117-126.
- Poynton J. C., S. P. Loader, E. Sherratt y B. T. Clarke. 2007. Amphibian diversity in East African biodiversity hotspots: altitudinal and latitudinal patterns. *Biodivers Conserv* **16**: 1103-1118.
- Pressey R. L., C. L. Humpries, C. R. Margules, R. Vane-Wright y P. H. Williams. 1993. Beyond opportunism: key principals for systematic reserve selection. *Trends in Ecological. Evolution* **8**: 124-128.
- Pressey R. L., I. R. Johnson y P. D. Wilson. 1994. Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiversity. Conservation*. **3**: 242-262.
- Pyrz T. W. y J. Wojtusiak. 2002. The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) along an elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. *Global Ecology and Biogeography*. **11**(3): 211-221.
- Qian H, X. Wang, S. Wang y Y. Li. 2007. Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography*. **30**: 471-482.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**: 200-205.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224-239.

- Ramanamanjato J., P. B. McIntyre y R. A. Nussbaum. 2002. Reptile, amphibian, and lémur diversity of the Malahelo forest, a biogeographical transition zone in southeastern Madagascar. *Biodiversity and Conservation*. **11**: 1791-1807.
- Ramírez-Bautista A. y A. Nieto-Montes de Oca. 1997. Ecogeografía de Anfibios y Reptiles. En González Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. (eds.) 1997 *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México D. F. 647 p.
- Rand A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology*. **45**: 745-752.
- Randall M. G. M. 1982. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology*. **51**: 993-1016.
- Raxworthy C. J. y R. A. Nussbaum. 1994. A rainforest survey of amphibians, reptiles and small mammals at Montagne D'Ambre, Madagascar. *Biological Conservation* **69**: 56-73.
- Reynolds C.S., 2002. Ecological pattern and ecosystem theory. *Ecological Modeling* **158**: 181-200.
- Reynoso-Rosales V. H., F. Mendoza-Quijano, C. S. Valdespino-Torres y X. Sánchez-Hernández 2005. Anfibios y Reptiles. En. Bueno J., F. Álvarez y S. Santiago (eds.) 2005. *Biodiversidad del Estado de Tabasco*. CONABIO e Instituto de Biología. México DF, México 241-260 p.
- Ricklefs R. E. y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press Chicago. 414 p.
- Rincón M. E. 1999. Estudio preliminar de la distribución altitudinal y espacial de los tricópteros en la Cordillera Oriental (Colombia). *Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* **2**: 267-282.
- Ríos J. F. 2006. Variación de la estructura de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal, en un bosque andino del Santuario de Fauna y Flora Guanentá-Alto Río Fonce Santander, Colombia). Trabajo de grado, Carrera de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 96 p.
- Rodrigues A. S., K. J. Gaston y R. Gregory 2000. Using presence/absence data to establish reserve selection procedures that are robust to temporal species turnover *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**: 1-6.
- Rodríguez P., J. Soberón y H. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (N. S.)* **89**: 241-259.
- Routledge R. D. 1984. Estimating ecological components of biodiversity. *Oikos* **42**: 23-29.
- Rzedowski J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempre verde en Norteamérica continental. *Vegetatio* vol. **11**: 173-198.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 p.

- Rzedowski J. 1991. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana*. **15**: 47-64.
- Sánchez O. 1999 Biodiversidad, conservación, y manejo de vida silvestre. 13-23 p. En Sánchez O, y E. Vázquez-Domínguez (Eds.) *Diplomado en Manejo de Vida Silvestre: Conservación y Manejo de Vertebrados de Norte Árido y Semiárido de México*, Conabio, SERMARNAP-INE, US Fish and Wildlife service, Univ. Aut. De Nuevo León, México DF.
- Sánchez-Cordero V. 2001. Elevational gradients of diversity for bats and rodents in Oaxaca Mexico. *Global Ecology and Biology*. **10**: 63-76.
- Sanders N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* **25**: 25-32.
- Sarmiento G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En. Vuilleumier F. y M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press New York, EUA. 11-46 p.
- Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in high beta-diversity country. 246-263 p. En F. Di Castri and T. Younes (eds.). *Biodiversity, science and development. Towards a new partnership*. CAB International-IUBS, Paris.
- Savage J. M. 1975 Systematics and distribution of the Mexican and Central American Stream frogs related to *Eleutherodactylus rugulosus*. *Copeia* 1975: 254-306
- Savage J. M. 1987. Systematics and distribution of the Mexican and Central American rainfrogs of the *Eleutherodactylus Gollmeri* group (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana Zoology (new ser.)* **33**: 1-57.
- Scott, N. J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter *Biotropica*, **8**: 41-58.
- Scott J. M., E. A. Norse, H. T. Arita, A. Dobson, J. A. Eses, M. Foste, B. Gilbert, D. Jensen, R. L. Knight, D. Mattson y M. E. Soulé. 1999. The issue of scale in selecting and designing biological reserves. 19-37 p. En Soulé M. E. y J. Terborgh (eds.) *Continental Conservation, scientific foundation of regional reserve networks*. Island Press, Washington D. C.
- Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 1998. Decreto de Reserva de la Biosfera, la región de Los Tuxtlas. *Diario Oficial de la Federación* 23 de Noviembre de 1998. 6-21 p.
- Sergeev A. M. 1940. Researches in the viviparity of reptiles. *Moscow Society of Naturalists (Jubilee Issue)*. 1-34 p.
- Shannon F. A. y J. E. Werler. 1955. Notes on Amphibians of the Los Tuxtlas Range of Veracruz, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science* **58**(3): 360-386.

- Shine R. 1987. Reproductive mode may determine geographic distributions in Australian venomous snakes (*Pseudechis*, Elapidae). *Oecologia* **71**: 608-612.
- Shine R., E. G. Barrott y M. J. Elphick. 2002. Some like it hot: effects of forest clearing on nest temperatures of montane reptiles. *Ecology* **83**(10): 2808-2815.
- Soares C. y J. C. Brito. 2007. Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity Conservation* **16**: 1087-1102.
- Soberón 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. 2004 El Clima. En Guevara S., J Laborde y G. Sánchez. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. 288 p.
- Soto M., L. Gama 1997. Climas. En: Gonzales-Soriano, E., R. Dirzo & R. Vogt (eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM-CONABIO, México D.F., 7-23 p.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las Leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* **39**: 121-161.
- Spelleberg, I. F. 1991. *Monitoring Ecological Change*. Cambridge University Press. Cambridge UK. 410 p.
- Stafford P J. y J. R. Meyer. 2000. *A Guide to the Reptiles of Belize*. Academic Press. London, UK. 356 p.
- StatsDirect Ltd. StatsDirect statistical software. <http://www.statsdirect.com>. England: StatsDirect Ltd. 2008.
- Stiling P. D. 1999. *Ecology, theories and applications*. Tercera Edición. Prentice-Hall. New Jersey. USA. 638 p.
- Suárez-Badillo H. A. y M. P. Ramírez-Pinilla. 2004. Anuros del gradiente altitudinal de la estación experimental y demostrativa El Rasgón (Santander, Colombia). *Caldasia* **26**(2): 395-416.
- Ter Braak C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. **67**: 1167-1179.
- Ter Braak C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*. **69**: 69-77.
- Tinkle D. W. y J. W. Gibbons. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* **154**: 1-55.
- Toledo V. M. y M. J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En Ramamoorthy T.P. Fa. (eds.) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM. 739- 755 p.

- Troft C. A., A. S. Rand y M. Clark. 1982. Population dynamics and seasonal recruitment in *Bufo typhonius* and *Colostethus nubicola* (Anura). En. Leigh E. G., A. S. Rand y D. M. Windsor (eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Washington, EUA. Smithsonian Institution Press. 397-403 p.
- Uetz, P. 2000. How many reptiles species? Herpetological Review **31**(1): 13-15
- 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. En. Halffler G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. COMABIO, SEA, DIVERSITAS y CONACYT. Vol. 4. Editorial Monografías Tercer Milenio. Zaragoza, España. 191-207 p.
- Urbina-Cardona, J. N. Olivares-Pérez, M., Reynoso V. H. 2006. Herpetofaunal diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, México. Biological Conservation **132**: 61-75.
- Vogt R. C., J. L. Villarreal, G. Pérez-Higareda. 1997. Lista Anotada de Anfibios y Reptiles. En González Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. (eds.) 1997 Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM. México D. F. 647 p.
- Wendt T. 1993. Composition floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En: Ramamoorthy T.P. et al. (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York, 595-680 p.
- Whitesides G. H., J. F. Oates, S. M. Green y R. P. Klubrdanz. 1988. Estimating primate densities from transects in a west African rain forest: a comparison of techniques. Journal of Animal Ecology **57**: 345-367.
- Whittaker R. H. 1960. Vegetation in the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs vol. **30**: 279-338.
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon **21**: 213-251.
- Wolda H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. Biological Journal of the Linnean Society **30**: 313-323.
- XLSTAT 2008 Addinsoft©
- Young B., K. Lips, J. Reaser, R. Ibáñez, A. Salas, R. Cedeño, L. Coloma, S. Ron, E. LaMarca, J. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chavez y D. Romo 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. Conservation Biology **15**: 1213-1223.
- Zar J. H. 1999 Biostatistical Analysis 4th ed. Upper Saddle River, N.J. Prentice Hall 929 p.

APÉNDICES

1. Tabla de de especies encontradas durante el muestreo con nombre común (cuando disponible), número total de individuos encontrados por especie y por sitio, grado de amenaza según la NOM-ECOL-059 (2008) [Pr significa bajo protección especial y A significa amenazada], y el grado de endemismo, indicando si la especie es endémica al país o a la región de Los Tuxtlas. Las especies con un asterisco (*) a lado del número significa que sólo se encontró la especie en el muestreo por vagabundeo.
2. Hoja para anotar todos los datos al momento de la captura de un organismo durante el muestreo.
3. Ejemplo de la Guía de campo para anfibios.
4. Ejemplo de la Guía de campo para reptiles.
5. Tablas de abundancia relativa para cada sitio incluyendo a todas las especies.
6. Tablas de abundancia relativa de anfibios para cada sitio.
7. Tablas de abundancia relativa de reptiles para cada sitio.

1. Listado de especies encontradas durante el mes de muestreo

GÉNERO	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	# TOTAL	0m	200m	400m	600m	800m	1000m	1200m	1400m	1600m	NOM-ECOL	Endemismo
<i>Incilius</i>	<i>cavifrons</i>	Sapo de montaña	1				1						Pr	Los Tuxtlas
<i>Incilius</i>	<i>valliceps</i>	Sapo común	43	5	29	3	6							
<i>Rhinella</i>	<i>marina</i>	Sapo gigante	17*	5*	1*	9*	2*							
<i>Craugastor</i>	<i>alfredi</i>	Rana ladrona de Alfredo	7			3	3	1*						
<i>Craugastor</i>	<i>berkenbuschii</i>	Rana ladrona de Berkenbush	2			1		1					Pr	México
<i>Craugastor</i>	<i>laticeps</i>	Rana ladrona de cabeza ancha	11			3		3	5					
<i>Craugastor</i>	<i>loki</i>	Rana ladrona de Los Tuxtlas	386	20	155	53	30	32	54	29	13*			Los Tuxtlas
<i>Craugastor</i>	<i>megalotympanum</i>	Rana ladrona de San Martín	2*			1*	1*						Pr	Los Tuxtlas
<i>Craugastor</i>	<i>pygmaeus</i>	Rana ladrona pigmea	27			2*	10		3*			12		
<i>Craugastor</i>	<i>rhodopis</i>	Rana ladrona polimorfa	113	8	43	3	31	3	25					México
<i>Craugastor</i>	<i>vulcani</i>	Rana ladrona del Volcán San Martín	9							3	1	5		Los Tuxtlas
<i>Eleutherodactylus</i>	<i>leprus</i>	Rana chirriadora leprosa	1				1							
<i>Agalychnis</i>	<i>callidryas</i>	Rana de ojos rojos	1*	1*										
<i>Anotheca</i>	<i>spinosa</i>	Rana de cuernos	7				1	1*	5					
<i>Dendropsophus</i>	<i>ebraccatus</i>	Ranita amarillenta	5*	5*										
<i>Dendropsophus</i>	<i>microcephalus</i>	Rana arborícola grillo amarilla	15*	15*										
<i>Scinax</i>	<i>staufferi</i>	Ranita arborícola	1*	1*										
<i>Smilisca</i>	<i>baudinii</i>	Rana arbórea mexicana	11	3	5	3*	1*							
<i>Smilisca</i>	<i>cyanosticta</i>	Rana de árbol mexicana de puntos azules	18				18*							
<i>Trachycephalus</i>	<i>venulosus</i>	Rana arbórea	1*				1*							
<i>Engystomops</i>	<i>pustulosus</i>	Rana tungara	1						1					
<i>Leptodactylus</i>	<i>fragilis</i>	Ranita labios blancos	5	1*		1*		3						
<i>Gastrophryne</i>	<i>usta</i>	Sapo boca angosta huasteco	11		9	2*							Pr	

Tabla 2 (cont.).

<i>Gastrophryne</i>	<i>elegans</i>	Sapo boca angosta elegante	7*		7*								Pr	
<i>Lithobates</i>	<i>berlandieri</i>	Rana leopardo	7*	6*		1*							Pr	
<i>Bolitoglossa</i>	<i>alberchi</i>	Salamandra lengua hongueada de alberch	2*	2*										Los Tuxtlas
<i>Bolitoglossa</i>	<i>mexicana</i>	Salamandra lengua hongueada mexicana	2				2						Pr	México
<i>Bolitoglossa</i>	<i>rufescens</i>	Salamandra lengua hongueada rojiza	30	4		6	3	7	5	4	1*			
<i>Pseudoeurycea</i>	<i>lineola</i>	Salamandra lombriz veracruzana	9			1	2	5	1*					México
<i>Pseudoeurycea</i>	<i>orchimelas</i>	Salamandra lombriz de Los Tuxtlas	2				2							Los Tuxtlas
<i>Pseudoeurycea</i>	<i>werleri</i>	Tlaconete de Werler	470				2	3	32	107	135	191	Pr	Los Tuxtlas
<i>Boa</i>	<i>constrictor</i>	Boa constrictor	3	2*			1*						A	
<i>Adelphicos</i>	<i>quadrivirgatus</i>		1*				1*							
<i>Clelia</i>	<i>scytalina</i>		3	3										
<i>Coniophanes</i>	<i>bipunctatus</i>		2*		1*	1*								
<i>Coniophanes</i>	<i>fissidens</i>		3	1		2*								
<i>Coniophanes</i>	<i>imperialis</i>		3		2	1*								
<i>Drymobius</i>	<i>margaritiferus</i>		1	1										
<i>Ficimia</i>	<i>publia</i>	Coral falso de espina	1*									1*		
<i>Imantodes</i>	<i>cenchoa</i>	Culebra corderilla chata	18	5	6*	2*		1*	3	1*			Pr	
<i>Imantodes</i>	<i>gemmistratus</i>	Culebra corderilla centroamericana	1*						1*				Pr	
<i>Lampropeltis</i>	<i>triangulum</i>	Culebra real coralillo	1*			1*							A	
<i>Leptodeira</i>	<i>septentrionalis</i>	Serpiente ojos de gato	11	2			5*		4					
<i>Masticophis</i>	<i>mentovarius</i>	Culebra chirriadora neotropical	1*	1*									A	México
<i>Ninia</i>	<i>sebae</i>	Culebrilla del café	4	3*		1								
<i>Oxyrhopus</i>	<i>petola</i>	Coralillo falso	1*						1*					
<i>Pliocercus</i>	<i>elapoides</i>	Falsa coralillo	1						1					
<i>Rhadinaea</i>	<i>decorata</i>		1		1									
<i>Rhadinaea</i>	<i>macdougalli</i>	Culebra Café	5					2	2	1*			Pr	México
<i>Sibon</i>	<i>dimidiatus</i>	Tragababosa espalda coral	2						2					
<i>Tantillita</i>	<i>lintoni</i>	Culebra cola corta de Linton	1*						1*				Pr	
<i>Tretanorhinus</i>	<i>nigroluteus</i>	Buceadora	1*		1*									

Tabla 2 (cont.).

<i>Basiliscus</i>	<i>vittatus</i>	Basilisco café	2*	2*										
<i>Corytophanes</i>	<i>hernandesii</i>	Turipache de Hernández	25	18	6*	1*							Pr	
<i>Micrurus</i>	<i>diastema</i>	Serpiente coralillo variable	1*	1*									Pr	México
<i>Micrurus</i>	<i>limbatus</i>	Serpiente coralillo de Los Tuxtlas	3*				2*		1*				Pr	Los Tuxtlas
<i>Iguana</i>	<i>iguana</i>	Iguana verde	5*	1*		4*							Pr	
<i>Anolis</i>	<i>lemurinus</i>	Anolis lémur	43	2		2		6	33					
<i>Anolis</i>	<i>petersii</i>	Anolis de Peter	3			1*			2					
<i>Anolis</i>	<i>rodriguezi</i>	Anolis de Rodríguez	1*							1*				
<i>Anolis</i>	<i>sagrei</i>	Anolis café	7		6		1*							
<i>Anolis</i>	<i>tropidonotus</i>	Anolis grande de selva	34		7		14	1	12					
<i>Anolis</i>	<i>uniformis</i>	Anolis escamoso menor	149	20	64	40	25							
<i>Sceloporus</i>	<i>variabilis</i>	Lagartija de vientre rosado	38*	12*		1*	24*		1*					
<i>Mabuya</i>	<i>unimarginata</i>	Salamanquesa de rayas	2*			1*	1*							
<i>Plestiodon</i>	<i>sumichrasti</i>		11	2*	1*	1*	3*	1*	3					
<i>Scincella</i>	<i>gemmingeri</i>	Skink café del bosque	2*					1*	1*				Pr	México
<i>Sphenomorphus</i>	<i>cherriei</i>		25	9	11*	3*	2*							
<i>Ameiva</i>	<i>undulata</i>	Ameiva arcoíris	8*	1*	1*		6*							
<i>Aspidoscelis</i>	<i>deppei</i>	Lagartija corredora de siete líneas	1*		1*									
<i>Atropoides</i>	<i>olmec</i>	Nauyaca de Los Tuxtlas	4					2	2*				A	Los Tuxtlas
<i>Bothrops</i>	<i>asper</i>	Nauyaca	11	2	3	3*	1*	1*	1*					
<i>Lepidophyma</i>	<i>pajapanensis</i>	Lagartija nocturna puntos amarillos	1*					1*					Pr	México
<i>Lepidophyma</i>	<i>tuxtlae</i>	Lagartija nocturna de Los Tuxtlas	23	3	14	1	4*	1					Pr	Los Tuxtlas
<i>Xenosaurus</i>	<i>grandis</i>	Lagartija escorpión	8				1	1*	5		1*		Pr	México

2. Hoja para anotar todos los datos al momento de la captura de un organismo durante el muestreo.

Sitio: _____ Transecto: _____ Fecha: _____

Hora inicio: _____ Hora final: _____

Nubosidad: Neblina Nublado Medio nublado Asoleado

Género: _____ especie: _____

Longitud: _____ Sexo: _____ Gravidéz: _____

Actividad: reposando, comiendo, asoleando, durmiendo, cortejando copulando otras:

Distancia perpendicular: _____ Arriba Abajo

Distancia en el transecto: _____

Número de captura: _____ Recaptura: _____

Fijado o liberado: _____ No. Fotografía: _____

Lluvia Tormenta Temp: _____ Humedad: _____

Sustrato: Suelo, Hojarasca, Roca, Tronco, Rama, Hoja, Otro _____

Prof. hojarasca: _____

% de suelo: _____ % de roca: _____ % de hojarasca: _____

Recorrido libre

Hora inicio: _____ Hora final: _____

Especie: _____

Hora de captura: _____

3. Ejemplo de Guía de campo para anfibios.



Nombre científico: *Smilisca baudinii*
(Duméril and Bibron, 1841)

Nombre común: Rana arbórea mexicana

Nombre local:

Características:

- Tamaño mediano a grande los machos miden 5.5cm de LHC , y las hembras son mas grandes, sobrepasando a los machos por 1 cm en promedio.
- Su patrón de coloración es extremadamente variable, desde verde pálido con manchas verde olivo, verde olivo con machas de color café, o café pálido con marcas café oscuro.
- Las marcas dorsales son de forma irregular. Una barra oscura interorbital está presente. Las extremidades presentan barras transversales oscuras. El labio superior tiene barras oscuras verticales.
- Los machos tienen un par de sacos vocales subgulares.

Hábitos:

- Nocturna



Anfibio

Anura

Hylidae

S. cyanosticta carece de verrugas en el brazo, además los labios son oscuros con el borde de color claro y el color interno de las extremidades posteriores es púrpura.



J.A. Campbell

4. Ejemplo de Guía de campo para reptiles.



Nombre científico: *Boa constrictor* (Linnaeus, 1758).

Nombre común: boa.

Nombre local: mazacoata, gobernadora, tatuana, ratonera.

Características:

- Serpiente de cuerpo grueso y cola corta.
- Llega a sobrepasar los 300 cm de longitud.
- La cabeza es ancha alargada hacia la parte anterior y el hocico achatado.
- La parte dorsal de la cabeza esta cubierta por numerosas y pequeñas escamas.
- 220 ventrales.
- Dorsalmente de color pardo con manchas oscuras de forma variable, con el centro claro.
- Posee una franja oscura en la parte posterior del ojo.

Hábitos:

- Diurna y nocturna.
- Arborícola.
- Se encuentra en varios tipos de vegetación, en elevaciones menores a los 1500 m.s.n.m.
- Se alimenta de mamíferos de talla mediana y pequeños.



Reptil

Squamata

Henophidia

Boidae

Por su tamaño y forma de cuerpo, además de la forma de las escamas de la cabeza es muy difícil confundir a estas serpientes con otra.



5. Tablas de abundancia relativa para cada sitio incluyendo a todas las especies.

0 m		200 m		
	Especie	Número		
1	<i>Craugastor loki</i>	20	1 <i>Craugastor loki</i>	155
2	<i>Anolis uniformis</i>	20	2 <i>Anolis uniformis</i>	64
3	<i>Corytophanes hernandesii</i>	18	3 <i>Craugastor rhodopis</i>	43
4	<i>Dendropsophus microcephalus</i>	15	4 <i>Ollotis valliceus</i>	29
5	<i>Sceloporus variabilis</i>	12	5 <i>Lepidophyma tuxtlae</i>	14
6	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	9	6 <i>Sphenomorphus cherriei</i>	11
7	<i>Craugastor rhodopis</i>	8	7 <i>Gastrophryne usta</i>	9
8	<i>Lithobates berlandieri</i>	6	8 <i>Gastrophryne elegans</i>	7
9	<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	5	9 <i>Anolis tropidonotus</i>	7
10	<i>Ollotis valliceus</i>	5	10 <i>Corytophanes hernandesii</i>	6
11	<i>Rhinela marina</i>	5	11 <i>Imantodes cenchoa</i>	6
12	<i>Imantodes cenchoa</i>	5	12 <i>Anolis sagrei</i>	6
13	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	4	13 <i>Smilisca baudinii</i>	5
14	<i>Smilisca baudinii</i>	3	14 <i>Bothrops asper</i>	3
15	<i>Clelia scytalina</i>	3	15 <i>Coniophanes imperialis</i>	2
16	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	3	16 <i>Rhinela marina</i>	1
17	<i>Ninia sebae</i>	3	17 <i>Ameiva undulata</i>	1
18	<i>Bolitoglossa alberchi</i>	2	18 <i>Aspidoelis deppei</i>	1
19	<i>Basiliscus vittatus</i>	2	19 <i>Coniophanes bipunctatus</i>	1
20	<i>Boa constrictor</i>	2	20 <i>Plestiodon sumichrasti</i>	1
21	<i>Bothrops asper</i>	2	21 <i>Rhadinea decorata</i>	1
22	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	2	22 <i>Tetranorrrinus nigroluteous</i>	1
23	<i>Anolis lemurinus</i>	2		
24	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	2		
25	<i>Agalychnis callidryas</i>	1		
26	<i>Leptodactylus fragilis</i>	1		
27	<i>Scinax staufferi</i>	1		
28	<i>Ameiva undulata</i>	1		
29	<i>Coniophanes fissidens</i>	1		
30	<i>Drymobius margaritiferus</i>	1		
31	<i>Iguana iguana</i>	1		
32	<i>Masticophis mentovarius</i>	1		
33	<i>Micrurus diastema</i>	1		

400 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	53
2	<i>Anolis uniformis</i>	40
3	<i>Rhinela marina</i>	9
4	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	6
5	<i>Iguana iguana</i>	4
6	<i>Craugastor laticeps</i>	3
7	<i>Craugastor rhodopis</i>	3
8	<i>Craugastor alfredi</i>	3
9	<i>Ollotis valliceps</i>	3
10	<i>Smilisca baudinii</i>	3
11	<i>Bothrops asper</i>	3
12	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	3
13	<i>Craugastor pygmaeus</i>	2
14	<i>Gastrophryne usta</i>	2
15	<i>Coniophanes fissidens</i>	2
16	<i>Imantodes cenchoa</i>	2
17	<i>Anolis lemurinus</i>	2
18	<i>Craugastor megalotympanum</i>	1
19	<i>Craugastor berkenbushii</i>	1
20	<i>Leptodactylus fragilis</i>	1
21	<i>Lithobates berlandieri</i>	1
22	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	1
23	<i>Coniophanes imperialis</i>	1
24	<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1
25	<i>Corytophanes hernandesii</i>	1
26	<i>Lampropeltis triangulum</i>	1
27	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	1
28	<i>Mayua brachypoda</i>	1
29	<i>Ninia sebae</i>	1
30	<i>Anolis petersi</i>	1
31	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1
32	<i>Sceloporus variabilis</i>	1

600 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor rhodopis</i>	31
2	<i>Craugastor loki</i>	30
3	<i>Anolis uniformis</i>	25
4	<i>Sceloporus variabilis</i>	24
5	<i>Smilisca cyanosticta</i>	18
6	<i>Anolis tropidonotus</i>	14
7	<i>Craugastor pygmaeus</i>	10
8	<i>Ollotis valliceps</i>	6
9	<i>Ameiva undulata</i>	6
10	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	5
11	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	4
12	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	3
13	<i>Craugastor alfredi</i>	3
14	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	3
15	<i>Bolitoglossa mexicana</i>	2
16	<i>Pseudoeurycea orchimelas</i>	2
17	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	2
18	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	2
19	<i>Rhinela marina</i>	2
20	<i>Micurus limbatus</i>	2
21	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	2
22	<i>Anotheca spinosa</i>	1
23	<i>Craugastor megalotympanum</i>	1
24	<i>Eleutherodactylus leprus</i>	1
25	<i>Ollotis cavifrons</i>	1
26	<i>Smilisca baudinii</i>	1
27	<i>Trachycephalus venulosa</i>	1
28	<i>Adelphicos visoninum</i>	1
29	<i>Boa constrictor</i>	1
30	<i>Bothrops asper</i>	1
31	<i>Mayua brachypoda</i>	1
32	<i>Anolis sagrei</i>	1
33	<i>Xenosaurus grandis</i>	1

800 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	32
2	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	7
3	<i>Anolis lemuringus</i>	6
4	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	5
5	<i>Craugastor laticeps</i>	3
6	<i>Craugastor rhodopis</i>	3
7	<i>Leptodactylus fragilis</i>	3
8	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	3
9	<i>Atropoides olmec</i>	2
10	<i>Rhadinea macdougalli</i>	2
11	<i>Anotheca spinosa</i>	1
12	<i>Craugastor berkenbushii</i>	1
13	<i>Craugastor alfredi</i>	1
14	<i>Bothrops asper</i>	1
15	<i>Imantodes cenchoa</i>	1
16	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	1
17	<i>Lepidophyma pajapanensis</i>	1
18	<i>Anolis tropidonotus</i>	1
19	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1
20	<i>Scincella gemmingeri</i>	1
21	<i>Xenosaurus grandis</i>	1

1000 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	54
2	<i>Anolis lemuringus</i>	33
3	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	32
4	<i>Craugastor rhodopis</i>	25
5	<i>Anolis tropidonotus</i>	12
6	<i>Anotheca spinosa</i>	5
7	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	5
8	<i>Craugastor laticeps</i>	5
9	<i>Xenosaurus grandis</i>	5
10	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	4
11	<i>Craugastor pygmaeus</i>	3
12	<i>Imantodes cenchoa</i>	3
13	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	3
14	<i>Atropoides olmec</i>	2
15	<i>Anolis petersi</i>	2
16	<i>Rhadinea macdougalli</i>	2
17	<i>Sibon dimidiata</i>	2
18	<i>Erythromops pustulosus</i>	1
19	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	1
20	<i>Bothrops asper</i>	1
21	<i>Imantodes geninistratus</i>	1
22	<i>Micurus limbatus</i>	1
23	<i>Oxyrhopus petola</i>	1
24	<i>Pliocercus elapoides</i>	1
25	<i>Sceloporus variabilis</i>	1
26	<i>Scincella gemmingeri</i>	1
27	<i>Tantilla lintoni</i>	1

lkjas

1200 m		
	Especie	Número
1	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	107
2	<i>Craugastor loki</i>	29
3	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	4
4	<i>Craugastor vulcani</i>	3
5	<i>Imantodes cenchoa</i>	1
6	<i>Anolis rodriguezi</i>	1
7	<i>Rhadinea macdougalli</i>	1

1400 m		
	Especie	Número
1	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	135
2	<i>Craugastor loki</i>	13
3	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	1
4	<i>Craugastor vulcani</i>	1
5	<i>Xenosaurus grandis</i>	1

1600 m		
	Especie	Número
1	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	191
2	<i>Craugastor loki</i>	12
3	<i>Craugastor vulcani</i>	5
4	<i>Ficimia publia</i>	1

6. Tablas de abundancia relativa de anfibios para cada sitio.

0 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	20
2	<i>Dendropsophus microcephalus</i>	15
3	<i>Craugastor rhodopis</i>	8
4	<i>Lithobates berlandieri</i>	6
5	<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	5
6	<i>Ollotis valliceps</i>	5
7	<i>Rhinela marina</i>	5
8	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	4
9	<i>Smilisca baudinii</i>	3
10	<i>Bolitoglossa alberchi</i>	2
11	<i>Agalychnis callidryas</i>	1
12	<i>Leptodactylus fragilis</i>	1
13	<i>Scinax staufferi</i>	1

400 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	53
2	<i>Rhinela marina</i>	9
3	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	6
4	<i>Craugastor laticeps</i>	3
5	<i>Craugastor rhodopis</i>	3
6	<i>Craugastor alfredi</i>	3
7	<i>Ollotis valliceps</i>	3
8	<i>Smilisca baudinii</i>	3
9	<i>Craugastor pygmaeus</i>	2
10	<i>Gastrophryne usta</i>	2
11	<i>Craugastor megalotympanum</i>	1
12	<i>Craugastor berkenbushii</i>	1
13	<i>Leptodactylus fragilis</i>	1
14	<i>Lithobates berlandieri</i>	1
15	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	1

200 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	155
2	<i>Craugastor rhodopis</i>	43
3	<i>Ollotis valliceps</i>	29
4	<i>Gastrophryne usta</i>	9
5	<i>Gastrophryne elegans</i>	7
6	<i>Smilisca baudinii</i>	5
7	<i>Rhinela marina</i>	1

600 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor rhodopis</i>	31
2	<i>Craugastor loki</i>	30
3	<i>Smilisca cyanosticta</i>	18
4	<i>Craugastor pygmaeus</i>	10
5	<i>Ollotis valliceps</i>	6
6	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	3
7	<i>Craugastor alfredi</i>	3
8	<i>Bolitoglossa mexicana</i>	2
9	<i>Pseudoeurycea orchimelas</i>	2
10	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	2
11	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	2
12	<i>Rhinela marina</i>	2
13	<i>Anotheca spinosa</i>	1
14	<i>Craugastor megalotympanum</i>	1
15	<i>Eleutherodactylus leprus</i>	1
16	<i>Ollotis cavifrons</i>	1
17	<i>Smilisca baudinii</i>	1
18	<i>Trachycephalus venulosa</i>	1

800 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	32
2	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	7
3	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	5
4	<i>Craugastor laticeps</i>	3
5	<i>Craugastor rhodopis</i>	3
6	<i>Leptodactylus fragilis</i>	3
7	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	3
8	<i>Anotheca spinosa</i>	1
9	<i>Craugastor berkenbushii</i>	1
10	<i>Craugastor alfredi</i>	1

1000 m		
	Especie	Número
1	<i>Craugastor loki</i>	54
2	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	32
3	<i>Craugastor rhodopis</i>	25
4	<i>Anotheca spinosa</i>	5
5	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	5
6	<i>Craugastor laticeps</i>	5
7	<i>Craugastor pygmaeus</i>	3
8	<i>Erytomops pustulosus</i>	1
9	<i>Pseudoeurycea lineola</i>	1

1200 m		
	Especie	Número
1	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	107
2	<i>Craugastor loki</i>	29
3	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	4
4	<i>Craugastor vulcani</i>	3

1400 m		
	Especie	Número
1	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	135
2	<i>Craugastor loki</i>	13
3	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	1
4	<i>Craugastor vulcani</i>	1

1600 m		
	Especie	Número
1	<i>Pseudoeurycea werleri</i>	191
2	<i>Craugastor loki</i>	12
3	<i>Craugastor vulcani</i>	5

7. Tablas de abundancia relativa de reptiles para cada sitio.

0 m		
	Especie	Número
1	<i>Anolis uniformis</i>	20
2	<i>Corytophanes hernandesii</i>	18
3	<i>Sceloporus variabilis</i>	12
4	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	9
5	<i>Imantodes cenchoa</i>	5
6	<i>Clelia scytalina</i>	3
7	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	3
8	<i>Ninia sebae</i>	3
9	<i>Basiliscus vittatus</i>	2
10	<i>Boa constrictor</i>	2
11	<i>Bothrops asper</i>	2
12	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	2
13	<i>Anolis lemurinus</i>	2
14	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	2
15	<i>Ameiva undulata</i>	1
16	<i>Coniophanes fissidens</i>	1
17	<i>Drymobius margaritiferus</i>	1
18	<i>Iguana iguana</i>	1
19	<i>Masticophis mentovarius</i>	1
20	<i>Micrurus diastema</i>	1

200 m		
	Especie	Número
1	<i>Anolis uniformis</i>	64
2	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	14
3	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	11
4	<i>Anolis tropidonotus</i>	7
5	<i>Corytophanes hernandesii</i>	6
6	<i>Imantodes cenchoa</i>	6
7	<i>Anolis sagrei</i>	6
8	<i>Bothrops asper</i>	3
9	<i>Coniophanes imperialis</i>	2
10	<i>Ameiva undulata</i>	1
11	<i>Aspidoelis deppei</i>	1
12	<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1
13	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1
14	<i>Rhadinea decorata</i>	1
15	<i>Tetranorrrinus nigroluteous</i>	1

400 m		
	Especie	Número
1	<i>Anolis uniformis</i>	40
2	<i>Iguana iguana</i>	4
3	<i>Bothrops asper</i>	3
4	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	3
5	<i>Coniophanes fissidens</i>	2
6	<i>Imantodes cenchoa</i>	2
7	<i>Anolis lemurinus</i>	2
8	<i>Coniophanes imperialis</i>	1
9	<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1
10	<i>Corytophanes hernandesii</i>	1
11	<i>Lampropeltis triangulum</i>	1
12	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	1
13	<i>Mayua brachypoda</i>	1
14	<i>Ninia sebae</i>	1
15	<i>Anolis petersi</i>	1
16	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1
17	<i>Sceloporus variabilis</i>	1

600 m		
	Especie	Número
1	<i>Anolis uniformis</i>	25
2	<i>Sceloporus variabilis</i>	24
3	<i>Anolis tropidonotus</i>	14
4	<i>Ameiva undulata</i>	6
5	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	5
6	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	4
7	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	3
8	<i>Micurus limbatus</i>	2
9	<i>Sphenomorphus cherriei</i>	2
10	<i>Adelphicos visoninum</i>	1
11	<i>Boa constrictor</i>	1
12	<i>Bothrops asper</i>	1
13	<i>Mayua brachypoda</i>	1
14	<i>Anolis sagrei</i>	1
15	<i>Xenosaurus grandis</i>	1

800 m		
	Especie	Número
1	<i>Anolis lemurinus</i>	6
2	<i>Atropoides olmec</i>	2
3	<i>Rhadinea macdougalli</i>	2
4	<i>Bothrops asper</i>	1
5	<i>Imantodes cenchoa</i>	1
6	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	1
7	<i>Lepidophyma pajapanensis</i>	1
8	<i>Anolis tropidonotus</i>	1
9	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	1
10	<i>Scincella gemmingeri</i>	1
11	<i>Xenosaurus grandis</i>	1

1200 m		
	Especie	Número
1	<i>Imantodes cenchoa</i>	1
2	<i>Anolis rodriguezi</i>	1
3	<i>Rhadinea macdougalli</i>	1

1600 m		
	Especie	Número
1	<i>Ficimia publia</i>	1

1000 m		
	Especie	Número
1	<i>Anolis lemurinus</i>	33
2	<i>Anolis tropidonotus</i>	12
3	<i>Xenosaurus grandis</i>	5
4	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	4
5	<i>Imantodes cenchoa</i>	3
6	<i>Plestiodon sumichrasti</i>	3
7	<i>Atropoides olmec</i>	2
8	<i>Anolis petersi</i>	2
9	<i>Rhadinea macdougalli</i>	2
10	<i>Sibon dimidiata</i>	2
11	<i>Bothrops asper</i>	1
12	<i>Imantodes geninistratus</i>	1
13	<i>Micurus limbatus</i>	1
14	<i>Oxyrhopus petola</i>	1
15	<i>Pliocercus elapoides</i>	1
16	<i>Sceloporus variabilis</i>	1
17	<i>Scincella gemmingeri</i>	1
18	<i>Tantilla lintoni</i>	1

1400 m		
	Especie	Número
1	<i>Xenosaurus grandis</i>	1