

## **MICROCORYPHIA (INSECTA) DE UMA FLORESTA PERIODICAMENTE INUNDADA POR ÁGUA MISTA NA AMAZÔNIA CENTRAL: FENOLOGIA, DENSIDADE E ADAPTAÇÃO**

**José WELLINGTON DE MORAIS<sup>1</sup> e Joachim ADIS<sup>2†</sup>**

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Pesquisas em Entomologia (CPEN). C.P. 478, 69.011-970, Manaus, AM (BRASIL).

Email: morais@inpa.gov.br.

<sup>2</sup>Max-Planck-Institut für Evolutionsbiologie, Postfach 165, D-24302, Plön (GERMANY)

† Este trabalho é dedicado à memória do meu orientador, professor Dr. Joachim Adis que faleceu em 29 de agosto de 2007.

### **RESUMO**

Os Microcoryphia são na maioria noturnos que vivem na serrapilheira, sobre cascas de árvores, em fendas, sob pedras e troncos. Alimentam-se principalmente de algas, líquens, musgos, restos de vegetais e frutas em decomposição. No Brasil as informações sobre este grupo de insetos ainda são escassas. Este trabalho teve como objetivo estudar a fenologia, a abundância e a densidade dos Microcoryphia em uma área inundável por água mista na Amazônia Central. Foram feitas 2 coletas mensais com fotoelectores de solo, durante o período não inundado (agosto/1987 a maio/1988) para registrar a densidade de atividade e coletas semanais com fotoelectores arbóreos para registrar a migração nos troncos. Foram capturados 145 indivíduos, dos quais 37,2% (n = 54) foram coletados em fotoelectores de solo e 62,8% (n = 91) em fotoelectores arbóreos direcionados para cima e para baixo. As espécies coletadas foram: *Meinertellus adisi* Sturm, 1983; *Neomachilellus scandens* Wygodzinsky, 1978 e *N. adisi* Wygodzinsky, 1978. *N. scandens* foi coletado apenas na serrapilheira e sua reprodução ocorreu no início da época não inundada, com desenvolvimento pós-embriônico de aproximadamente 40 a 50 dias (de ovo a subadulto). A maioria de *M. adisi* foi de indivíduos imaturos, coletados nos troncos e a reprodução foi polivoltina. Não houve migração vertical no período em estudo. Não foram obtidos resultados estatisticamente significativos entre a densidade populacional de *N. scandens* ou de *M. adisi* e os fatores abióticos da área experimental.

**Palavras-chave:** Microchoryphia; áreas inundáveis; Amazônia central; invertebrados do solo.

### **RESUMEN**

Los Microcoryphia son en la mayoría de hábitos nocturnos, viven en la hojarasca, en la corteza de árboles, en hendiduras, sobre piedras y troncos. Se alimentan principalmente de algas, líquenes, musgos y restos de vegetales. En el Brasil las informaciones sobre este grupo de insectos todavía son escasas. Este trabajo tuvo como objetivo estudiar la fenología, la abundancia y la densidad de los Microcoryphia en una área inundada por agua mixta en la Amazonía central brasilera. Fueron realizadas 2 recolecciones mensuales con fotoelectores de suelo, durante el período no inundado (agosto/1987 a mayo/1988) para registrar la densidad de la actividad y recolecciones semanales con fotoelectores arbóreos para registrar la migración en los troncos. Fueron recolectados un total de 145 individuos, de los cuales 37,2% (n =

54) fueron realizados en fotoelectores de suelo y 62.8% (n = 91) en fotoelectores arbóreos direccionados para arriba y para abajo. Las especies encontradas fueron: *Meinertellus adisi* Sturm, 1983; *Neomachilellus scandens* Wygodzinsky, 1978 y *N. adisi* Wygodzinsky, 1978. *N. scandens* fue recolectada en la hojarasca y su reproducción ocurrió en el inicio de la época no inundada, con desarrollo post-embriionario de aproximadamente 40 a 50 días (del huevo a sub adulto). La especie *M. adisi* presentó una reproducción polivoltina durante el periodo de estudio. La mayoría de los individuos de *M. adisi* fueron juveniles, siendo encontrados en troncos. No fue observada migración vertical en el periodo de estudio. La correlación entre los factores abióticos del área experimental y la densidad poblacional de *N. scandens* y *M. adisi*, no fue estadísticamente significativa.

**Palabras clave:** Microchoryphia; áreas inundables; Amazonia central; invertebrados del suelo.

#### ABSTRACT

Most of the Microcoryphia are nocturnal that live in litter, soil cavities, on tree barks, under stones and logs. Essentially they feed on algae, lichens, plant remains and decaying fruits. In Brazil scientific information about this group of insects is scarce yet. The aim of the present work is to investigate the phenology, abundance and density of the Microcoryphia inhabiting flooded mixed-water forest in Central Amazon. Two monthly samplings with ground photo-electors, were carried out during the dry season (August/1987 to May/1988) to register the activity and density meanwhile weekly samplings with arboreal photo-electors were performed to detect vertical migration on trunks upwards and downwards. A total of 145 individuals were captured, from which 37.2% (n=54) were collected in ground photo-electors and 62.8% (n=91) in arboreal photo-electors. The species collected were: *Meinertellus adisi* Sturm, 1983; *Neomachilellus scandens* Wygodzinsky, 1978 e *N. adisi* Wygodzinsky, 1978. *N. scandens* were only collected on litter and their reproduction occurred at the beginning of the dry season with post-embryonic development of approximately 40 to 50 days (from egg to sub-adult). The majority of *M. adisi* were immature, collected on trunks and the reproduction was plurivoltine. No vertical migration was observed during the sampling periods. We found no statistical significance between the population density of neither *N. scandens* of *M. adisi* and abiotic factors in the studied area.

**Key-words:** Microchoryphia; flooded areas; Central Amazon; soil invertebrates.

#### INTRODUÇÃO

Os Microcoryphia são insetos ápteros, terrestres, cujo tamanho varia de 10 a 15 mm de comprimento. Sua forma é cilíndrica, olhos compostos com 3 ocelos (2 laterais e 1 mediano) bem desenvolvidos. Apresenta tórax um tanto arqueado, abdome com no mínimo 10 tergitos, bem desenvolvidos e, no mínimo, 9 esternitos, 2-9 estilos ventrais, três apêndices caudais (2 cercos e 1 filamento caudal mediano), corpo sempre coberto de escamas.

A maioria dos Microcoryphia é noturna. Eles vivem sobre cascas, na serrapilheira, em fendas de pedras, alimentam-se principalmente de algas, mas comem também líquens, musgos, restos de vegetais, frutas em decomposição e materiais similares. Várias espécies comem suas exúvias e fragmentos de outros artrópodos foram encontrados no interior do seu intestino. Sua reprodução é geralmente sexual e sazonal (Borror *et al.* 1976, Wallace & Mackerras 1973).

O nome Microcoryphia refere-se a cabeça pequena com uma única articulação (monocôndilica). É uma ordem relativamente pequena (Sturm & Bach de Roca 1992)

e em dados recentemente publicados por Mendes (2002a), ficou estabelecido 64 gêneros e 493 espécies, mesmo considerando eventuais sinonímias.

Existem apenas duas famílias: Machilidae, que está concentrada principalmente no Hemisfério norte, e Meinertellidae, predominantemente distribuídas no Hemisfério sul. Ambas ocorrem no Norte da América e no México (Sturm & Bach de Roca 1992).

No Brasil ocorre apenas Meinertellidae (Sturm & Adis 1984, Morais, 1995). Os primeiros dados sobre a história natural e ecologia dos Meinertellidae na Amazônia Central (Adis & Sturm 1987a) indicaram a existência de representantes dos gêneros *Neomachillellus* e *Meinertellus* na região próxima de Manaus/AM.

Nos estudos desenvolvidos até o momento foram abordados aspectos referentes a mudanças evolutivas na biologia reprodutiva (Goldbach 2000), taxonomia (Wygodzinsky 1978, Sturm 1983, 1984, 2001a, Sturm & Bach de Roca 1993, Sturm & Messner 1995, Sturm & Machida 2001, Mendes 1996, 1998, 2002a, 2002b), relações filogenéticas, zoogeografia, comportamento e evolução (Sturm & Bach de Roca 1988, Sturm 2001b). Outros estudos envolvendo a descrição de novas espécies foram baseados em material fóssil (Sturm & Poinar Jr. 1997, Mendes 1997, Labandeira *et al.* 1988, Bitsch & Nel 1999). Estes registros são fundamentais para se entender a história da evolução não só dos Microcoryphia como dos insetos. No Brasil as informações ecológicas ainda são bastante escassas e são conhecidos apenas os trabalhos de Sturm & Adis (1984), Adis & Sturm (1987a,b), Adis (1992b), Wolf & Adis (1992).

Este trabalho teve como objetivo estudar a fenologia, a abundância e a distribuição vertical dos Microcoryphia em áreas periodicamente inundadas por água mista da Amazônia Central.

### ÁREA DE ESTUDO

A área experimental localiza-se na região do Lago Janauari (03° 20' S, 60° 17' W), uma faixa de terra entre o Rio Negro e o Rio Solimões, distante aproximadamente 10 Km de Manaus. A área de água mista (várzea e igapó; Amaral *et al.* 1997) sofre influência da inundação do Rio Solimões durante o período de enchente e, do Rio Negro, durante a vazante. Não existe conexão direta da área experimental com áreas de terra firme não inundáveis (Adis & Righ 1989).

**Clima.** Estudos desenvolvidos por Ribeiro & Adis (1984) sobre a variação anual da precipitação na região amazônica, confirmaram a existência de uma época seca (= menos chuvosa) de junho a novembro e uma época chuvosa de dezembro a maio. Os dados foram baseados na precipitação registrada durante o período de 1910 a 1979 em Manaus. Assim, a época menos chuvosa foi caracterizada com uma precipitação média de 550,8 mm e a época chuvosa com uma precipitação média de 1.553,8 mm. A precipitação anual registrou 2.105mm, com aproximadamente 75% de precipitação

referente à época de chuva e foi menor nas regiões inundadas. Os padrões de intensidade, frequência e hora de chuva variaram de acordo com o local. Os dados registraram que meses de maior precipitação são, geralmente, de janeiro a abril e os meses de menor precipitação são de julho a setembro.

Na área experimental a precipitação pluviométrica variou de 81,5 a 291,3 mm, sendo que, durante a estação menos chuvosa, foi registrado um total de 814 mm (de julho a novembro/1987 e junho/1988) e, durante a estação chuvosa foi registrado um total de 1.200 mm (de dezembro/1987 a maio 1988). A temperatura do ar variou de 21,5 °C a 29,8 °C e a umidade relativa do ar de 73,0 % a 100 %. Na camada de solo de 0-3,5 cm de profundidade a umidade variou de 10,8 % a 23,3 %, a temperatura de 24,7 °C a 27,0 °C e o pH de 4,1 a 5,5. O teor de argila nos primeiros 3,5 cm de profundidade foi de 33,2 % e o teor de silte foi de 61,6 %.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os Microcoryphia foram coletados no período de julho/1987 a junho/1988. A inundação da área em estudo ocorreu no final de julho/1987 e a partir de junho/1988 (fase aquática). O período não inundado foi de agosto/1987 a maio/1988 (fase terrestre). Os Microcoryphia foram coletados na superfície do solo, durante o período não inundado através de 4 fotoelectores de solo (Funke 1971, Adis & Schubart 1984, Adis 2002) e nos troncos, durante o período não inundado e inundado através de 1 fotoelector arbóreo direcionado para cima e 1 fotoelector arbóreo direcionado para baixo (Funke 1971, Adis 1981, Adis 2002) colocados em árvores separadas.

Foram feitas duas coletas mensais com fotoelectores de solo, ao longo do período não inundado (agosto/1987 a maio/1988), sendo a primeira coleta entre os dias 14 e 16 de cada mês e a segunda entre os dias 29 e 02 do mês seguinte. Para registrar a migração nos troncos, as coletas com fotoelectores arbóreos foram feitas semanalmente. O fotoelector de árvore direcionado para cima foi instalado em *Virola surinamensis* (Rol.) Wars. (Myristicaceae), conhecida regionalmente como Ucuúba. O fotoelector de árvore direcionado para baixo foi instalado em *Hevea spruceana* Muell.(Euphorbiaceae), conhecida regionalmente como seringueira. Ambas foram instaladas a uma altura de aproximadamente 3 metros, acima do nível máximo da enchente. A montagem dos fotoelectores de árvores foi feita durante o período do nível mais alto do rio. Maiores informações sobre técnicas de amostragem e estudo da área são fornecidas por Morais (1995), Adis (1981) e Funke (1971). O material coletado foi conservado em álcool 70% glicerinado para posterior identificação.

Foram coletadas também amostras de solo, a 14 cm de profundidade, para extração dos invertebrados em laboratório através do aparelho de extração Kempson (Kempson *et al.* 1963, Adis 1987).

A abundância de *Microcorypha* foi avaliada com os fatores abióticos locais (temperatura, pH, umidade do solo, temperatura do ar, umidade relativa do ar e precipitação pluviométrica), com testes de correlação linear (Cavalli-Sforza 1972).

A identificação das espécies foi feita por um especialista em Microcoryphia, Prof. Dr. Helmut Sturm da Universidade de Hildesheim, Hildesheim, Alemanha.

## RESULTADOS

Foram capturados 145 indivíduos, dos quais 37% (n = 54) foram coletados em fotoelectores de solo (Tabela I) e 63% (n = 91) em fotoelectores arbóreos direcionados para cima e para baixo (Tabela II). Nenhum indivíduo foi coletado nas amostras de solo extraído através do método de Kempson (Kempson *et al.* 1963, Adis 1987, Adis 2002). As espécies coletadas em fotoelectores arbóreos e fotoelectores de solo foram: *Meinertellus adisi* (n = 23); *Neomachilellus scandens* (n = 31) e *N. adisi* (n = 1).

**Tabela I.** Captura mensal dos estágios de desenvolvimento de *Neomachilellus scandens* e *Meinertellus adisi* (Meinertellidae: Microcoryphia) na serrapilheira, em 4 fotoelectores de solo, no período de agosto/ 1987 a maio/1988, na floresta inundada por água mista (número de captura, percentagem (%), média, indivíduos/m<sup>2</sup> e desvio padrão (S)).

Espécies-meses	ago. 87	set	out	nov	dez	jan. 88	fev	mar	abr	mai	Total	%	Média	Ind. m2	S
1)- <i>N. scandens</i>															
Imaturos	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	45	1.4	3,5	4.4
Machos	0	2	1	2	1	0	1	0	0	0	7	23	0.7	1.8	0.8
Fêmeas	0	6	0	2	1	0	0	1	0	0	10	32	1	2.5	1.9
Total	14	8	1	4	2	0	1	1	0	0	31	100			
Ind. m2	3.5	2	0.3	1	0.5	0	0.3	0.3	0	0	7.8				
%	45	26	3	13	7	0	3	3							
2)- <i>M. adisi</i>															
Imaturos	2	1	13	0	0	0	3	1	0	0	20	87	2	0.5	4
Machos	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	9	0.2	0	0.4
Fêmeas	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	4	0.1	0	0.3
Total	2	1	13	0	0	2	3	2	0	0	23	100	2.3	6	
Ind. m2	0.5	0.3	3.3	0	0	0.5	0.8	0.5	0	0	5.8				
%	9	4	56	0	0	9	13	9							
Soma (1) - (2)	16	9	14	4	2	2	4	3	0	0	54	100	5.4	13.5	
Ind. m2	4.0	2.2	3.5	1.0	0.5	0.5	1.0	1.8	0.0	0.0	13				
%	30	26	16	7	4	4	7	6	0.0	0.0					

**Captura na serrapilhera.** A densidade média de *Microcoryphia*, capturados com fotoelectores de solo, foi de aproximadamente 13 indivíduos/m<sup>2</sup>/mês. A época de maior abundância ocorreu durante o período menos chuvoso com 80% do total capturado.

Aproximadamente 45% da população de *N. scandens* foi representada por imaturos, e 55%, por adultos. Os imaturos ocorreram somente no início do período não inundado. A maior abundância ocorreu durante o período menos chuvoso, com 87% do total capturado, enquanto 13% foi capturado no período chuvoso. A maior densidade populacional ocorreu no início do período não inundado (agosto/1987), com aproximadamente 45% do total (Tabela I)

No que diz respeito a *Meinertellus adisi*, aproximadamente 87% dos indivíduos coletados foram representados por imaturos e 13%, por adultos. Os imaturos coletados em fotoelectores de solo foram mais jovens do que aqueles capturados nos troncos. Com relação às estações anuais, *M. adisi* foi mais abundante durante a estação menos chuvosa com 70%, enquanto na estação chuvosa foi capturado 30% do total. Ao longo do ano, a maior abundância ocorreu durante o mês de outubro/1987, com 56% do total capturado (Tabela I).

Apenas um exemplar de *Neomachilellus adisi* (fêmea) foi capturado durante a época de coleta, através de fotoelectores de solo, em janeiro/1988.

**Tabela II.** Captura mensal e estágios de desenvolvimento de *Meinertellus adisi* (Meinertellidae: Microcoryphia), em fotoelector de árvore direcionado para cima e para baixo, no período de julho/1997 a junho/1988, na floresta inundada por água mista (número de captura, percentagem (%), média e desvio padrão (S)).

<i>M. adisi</i>	jul.87	ago	set	out	nov	dez	jan.88	fev	mar	abr	mai	jun	Total	%	Média	S
Imaturos																
Cima	0	2	1	7	7	5	6	13	7	6	1	0	55	60	6,6	3,9
Baixo	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	3	3	0,3	0,6
Machos (cima)	0	3	0	3	2	1	2	3	1	0	0	0	15	17	1,2	1,3
Fêmeas (cima)	0	0	0	4	5	3	1	3	2	0	0	0	18	20	1,5	1,8
Total	0	5	1	16	14	9	9	19	10	7	1	0	91	100	7,58	
%	0	5	1	18	15	10	10	21	11	8	1					

**Captura nos troncos.** Foi capturado apenas *Meinertellus adisi*. Em fotoelectores direcionados para cima foram coletados 88 indivíduos e apenas 3 em fotoelector de árvore direcionado para baixo (Tabela II). Aproximadamente 64% dos indivíduos capturados foram imaturos e 36% foram adultos (Figura 1). A maior

freqüência ocorreu durante o período chuvoso com 60% do total capturado, enquanto no período menos chuvoso foi capturado 40% do total. A maior densidade populacional de *M. adisi*, nos troncos, ocorreu em fevereiro/1988 com 21% do total coletado (Tabela II).

Não foram obtidos resultados estatisticamente significativos entre a densidade populacional de *N. scandens* e *M. adisi* e os fatores abióticos da área experimental.

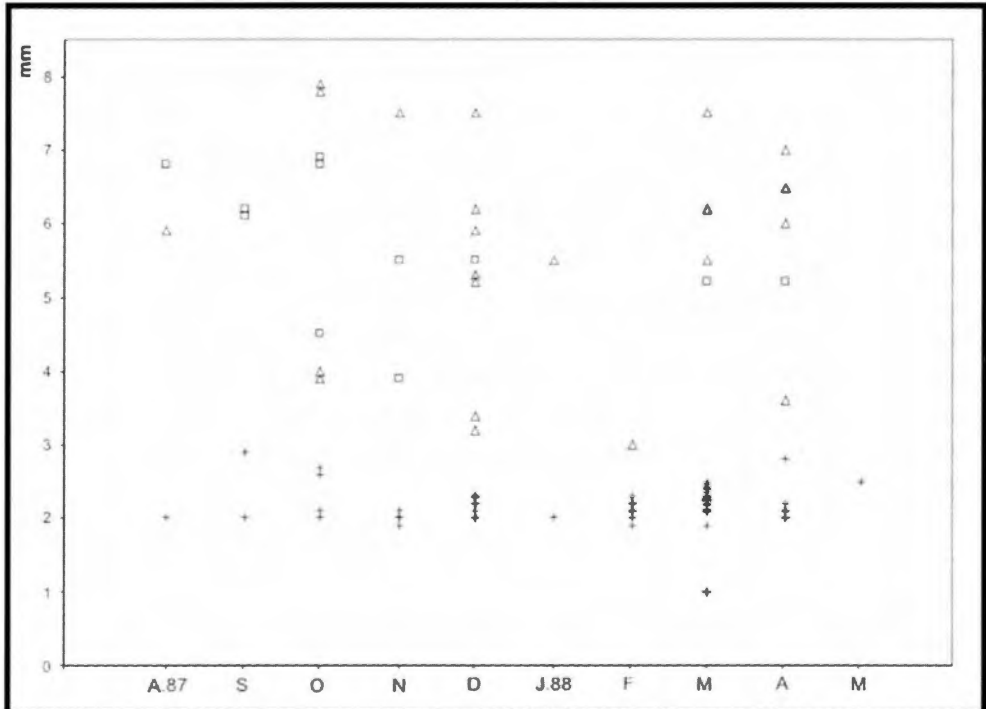


Figura 1-. Ocorrência dos estágios de desenvolvimento baseada nas medições do comprimento da cabeça (mm) e datas de captura mensal de *Meinertellus adisi* (Microcoryphia: Meinertellidae), em fotoelector de árvore direcionado para cima, na floresta inundada por água mista (agosto/1987 a maio/1988). Δ = fêmeas adultas; □ = machos adultos e + = imaturos.

## DISCUSSÃO

*Neomachilellus scandens* foi coletado apenas na serrapilheira. A presença de imaturos pequenos, somente no início da época não inundada (agosto/1987; Tabela I), indica um período definido de reprodução. A eclosão dos ovos deve ter ocorrido no início deste período, pois, no mês seguinte (setembro/1987), apenas adultos foram capturados, indicando, que a espécie apresenta um desenvolvimento pós-embrionário

rápido, de aproximadamente 40 a 50 dias (de ovo a subadulto). Nenhum indivíduo foi coletado descendo ou subindo nos troncos indicando que todo o desenvolvimento ocorre no solo. Sendo, portanto, *N. scandens* considerada uma espécie terrícola não migrante e univoltina. Os ovos sobrevivem à inundaç o durante um per odo de 5 a 6 meses e eclodem no in cio do per odo n o inundado (Adis & Sturm 1987a, 1987b).

Ao contr rio, em floresta prim ria e secund ria de terra firme, *N. scandens* praticamente n o foi coletada no solo (Penny & Arias 1982, Morais 1985, Rodrigues 1986, Morais & Adis 2008) e neste ambiente de terra firme   considerada uma esp cie arbor cola. Vive principalmente nas regi es mais baixas do tronco e apresenta um per odo de reprodu o polivoltino ao longo do ano (Adis & Sturm 1987a). A mais alta densidade de atividade de *N. scandens*, na  rea experimental do Lago Januari, ocorreu em agosto/1987 (3,5 indiv duos/m<sup>2</sup>) (Tabela I), durante a eclos o, e foi duas vezes mais baixa que a encontrada para florestas inund veis por  gua preta (7 indiv duos/m<sup>2</sup>) (Adis & Sturm 1987a).

Estudos gen ticos desenvolvidos com eletroforese, utilizando animais provenientes da  rea experimental, e comparados com  reas inundadas por  gua preta e regi es de terra firme, indicam que, apesar de morfologicamente "id nticas", existe uma grande diferen a gen tica entre as popula es das duas regi es. Uma parte dos indiv duos da floresta inundada por  gua mista apresentou caracter sticas gen ticas da popula o existente em floresta inundada por  gua preta, enquanto outra parte apresentou caracter sticas gen ticas da popula o de floresta de terra firme, e, segundo Wolf & Adis (1992) as duas esp cies s o consideradas simp tricas. Morfologicamente estas duas popula es n o podem ser distinguidas com o microsc pio de luz (Sturm & Adis 1984). Muito provavelmente a popula o de terra firme vizinha (= colinas ilhadas) migrou para a floresta inundada de  gua mista devido a um desmatamento, resultando na destrui o do seu habitat (Wolf & Adis 1992). A mudan a de *N. scandens* de um ciclo de vida polivoltino para univoltino e, portanto, sazonal, representa uma adapta o ecol gica ao "pulso de inunda o" (Junk *et al.* 1989).

A maioria dos indiv duos de *Meinertellus adisi* foi coletada nos troncos (Tabela II), sendo a maior parte representada por imaturos, os quais ocorreram durante todo o ano indicando (Figura 1), deste modo, uma reprodu o polivoltina. N o houve aumento significativo na atividade, para cima e para baixo, suficiente para caracterizar uma migra o vertical no per odo de estudo (Tabela II). Somente alguns imaturos (n = 3) foram coletados ocasionalmente no sentido da copa para o solo (outubro/1987 e abril/1988). Um macho e uma f mea foram obtidos por fumiga o de copas com piretr ide em agosto de 1979 durante a fase aqu tica (Sturm 1983). Deste modo, *M. adisi* pode ser caracterizada, na  rea experimental, como uma esp cie arbor cola n o migrante, conforme indicam os trabalhos de Adis (1992a, b). A esp cie foi mais ativa nos troncos durante o per odo n o inundado e somente



alguns indivíduos imaturos e adultos desceram até o solo. Estes dados diferem dos apresentados por Adis & Sturm (1987a) para floresta inundada por água preta, onde *M. adisi* aparentemente apresenta um período definido de reprodução (bivoltina ou univoltina) e têm a sua ocorrência limitada à região da copa e parte superior do tronco. Somente durante o período menos chuvoso os animais desceram temporariamente para a região mais baixa do tronco, mas não chegaram até o solo como ocorreu na floresta inundada por água mista. Segundo Adis & Sturm (1987a) em floresta primária de terra firme, *M. adisi* apresentou uma reprodução polivoltina, e a atividade se limitou às áreas da copa e do tronco. Entretanto, em floresta secundária de terra firme, alguns subadultos e últimos estágios imaturos foram capturados no solo durante a estação menos chuvosa, aparentemente para procurar alimentação que é menos abundante na copa neste período (Adis, não publicado). Na floresta inundada por água mista, o número de indivíduos capturados nos troncos (n = 91; Tabela II) foi intermediário ao encontrado em florestas primária e secundária de terra firme. A quantidade de indivíduos capturados nos troncos da área em estudo foi duas vezes menor que à registrada na floresta secundária (n = 195) por Adis e Sturm (1987a) e superior à registrada na floresta primária. Para saber se *M. adisi* que vive na região de água mista representa uma população originada de áreas ilhadas da terra firme vizinha faz-se necessário um estudo genético comparativo.

Na floresta inundável por água mista da região do Lago Janauari, *M. adisi*, é uma espécie arborícola não migrante com reprodução polivoltina e *N. scandens* é uma espécie terrícola não migrante, com reprodução univoltina, cujos ovos sobrevivem à inundações durante um período de 5 a 6 meses e eclodem no início do período não inundado.

**Agradecimientos.** Este estudo é parte da tese de doutorado do primeiro autor e teve apoio financeiro da Academia Alemã de Intercâmbio (DAAD) que lhe forneceu bolsa de estudo. Agradecemos também ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/INPA-Coordenação de Pesquisas em Entomologia-CPEN e ao Prof. Dr. W. J. Junk coordenador aposentado do Grupo de Trabalho em Ecologia Tropical do Instituto Max-Planck de Biologia e Evolução para Limnologia em Plön, Alemanha e ao Márcio Alexandre Silva, pela leitura crítica do texto.

#### LITERATURA CITADA

- Adis, J. 1981. Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests. *Amazoniana* 7: 87-173.
- \_\_\_\_\_. 1987. Extraction of arthropods from Neotropical soils with a modified Kempson apparatus. *Journal of Tropical Ecology* 3: 131-8.
- \_\_\_\_\_. 1992a. How to survive six months in a flooded soil: Strategies in Chilopoda and Symphyla from Central Amazonian floodplains. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 27: 117-129.
- \_\_\_\_\_. 1992b. Überlebensstrategien terrestrischer Invertebraten in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 33: 21-114.
- \_\_\_\_\_. 2002. Recommended sampling techniques. Pp. 555-569 In: J. Adis, (Ed). *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft Publ., Sofia, Bulgaria.

- Adis, J. & G. Righ.** 1989. Mass migration and life cycle adaptation - a survival strategy of terrestrial earthworms in Central Amazonian inundation forests. *Amazoniana* 11: 23-30.
- Adis, J. & H. O. R. Schubart.** 1984. Ecological research on arthropods in Central Amazonian forest ecosystems with recommendations for study procedures. Pp:11-114. In: J. H. Cooley and F. B. Gooley (Eds). *Trends in ecological research for the 1980.*, Series I: Ecology, NATO Conference Series. Plenum Press, New York.
- Adis, J. & H. Sturm.** 1987a. On the natural history and ecology of Meinertellidae (Archaeognatha, Insecta) from dryland and inundation forests of Central Amazonia. *Amazoniana* 10: 197-218.
- \_\_\_\_\_. 1987b. Flood resistance of eggs and life-cycle adaptation, a survival strategy of *Neomachillellus scandens* (Meinertellidae, Archaeognatha) in Central Amazonian inundation forests. *Insect Science and its Application* 8: 523- 528.
- Amaral, I. L. do, J. Adis & G. T. Prance.** 1979. On the vegetation of a seasonal mixedwater inundation forest near Manaus, Brazilian Amazonia. *Amazoniana* 14: 335-347.
- Bitsch, J. & A. Nel.** 1999. Morphology and classification of the extinct Archaeognatha and related taxa (Hexapoda). *Annales de la Societe Entomologique de France* 35: 17-29.
- Borror, D.J, D.M. Delong & C.A. Triplehorn.** 1976. *An introduction to the study of insects*. Saunders College, New York.
- Cavalli-Sforza, L.** 1972. *Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik*. G. Fischer, Stuttgart.
- Funke, W.** 1971. Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. *Ecological Studies* 2: 81-93.
- Goldbach, B.** 2000. The evolutionary chances in the reproductive biology of the Archaeognatha (Insecta). *Zoologischer Anzeiger* 239: 215-229.
- Kempson, D., M. Lloyd & R. Ghelardi.** 1963. A new extractor for woodland "litter". *Pedobiologia* 3: 1-21.
- Junk, W.J., P. B. Bayley & R. E. Sparks.** 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- Labandeira, C.C., B. S. Beall & F. M. Hueber.** 1988. Early insect diversification: Evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec. *Science* 242: 913-916
- Mendes, L. F.** 1996. Novos dados e descrição de tisanuros (Microcoryphia e Zygentona: Insecta) da América do Sul. *Garcia de Orta Serie de Zoologia* 21: 129-144.
- Mendes, L. F.** 1997. On a new fossil Microcoryphia (Insecta: Apterygota) from South- American Copal. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia* 18: 245-251.
- Mendes, L. F.** 1998. On the quoted uniformity of Machiloides (Microcoryphia: Meinertellidae), with description of two new genera, a new subgenus and one new species. *Garcia de Orta Serie de Zoologia* 22: 45-53.
- \_\_\_\_\_. 2002a. Taxonomy of Zygentoma and Microcoryphia historical overview, present status and goals for the new millennium. *Pedobiologia* 46: 225-233.
- \_\_\_\_\_. 2002b. Novos dados sobre tisanuros (Microcoryphia e Zygentona: Apterygota) e descrição de uma nova espécie do Brasil. *Garcia de Orta Serie de Zoologia* 24: 81-87.
- Morais, J. W. de.** 1985. *Abundância e distribuição vertical de Arthropoda do solo numa floresta primária não inundada. Manaus, AM.* Dissertação de Mestrado - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- \_\_\_\_\_. 1995. *Abundância, distribuição vertical e fenologia da fauna de Arthropoda de uma região de água mista, próxima de Manaus, AM.* Tese de Doutorado Universidade de São Paulo-USP/Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"-ESALQ, Piracicaba, São Paulo.
- Morais, J. W. de. & J. Adis.** 2008. *Arthropoda do solo: distribuição vertical e abundância*. In: C.R.V. Fonseca, C. Magalhães, J.A. Rafael and E. Franklin (Eds). *A fauna de artrópodos da Reserva*

- Florestal Adolpho Ducke. Estado atual do conhecimento taxonômico e biológico.* Manaus (no prelo).
- Penny, N. D. & J. R. Arias.** 1982. *Insects of an Amazon Forest.* Columbia University Press. New York.
- Ribeiro, M. N. G. & J. Adis.** 1984. Local rainfall variability - a potential bias for biological studies in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 14: 159-74.
- Rodrigues, J. M. G.** 1986. *Abundância e distribuição vertical de Arthropoda do solo em Capoeira de terra firme.* Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus.
- Sturm, H.** 1983. Contribucion al conocimiento de los machiloidea de Colombia (Archaeognatha; Insecta). *Caldasia* 13: 787-816.
- \_\_\_\_\_. 1984. Zur Systematik, Biogeographie und Evolution der südamerikanischen Meinertellidae (Machiloidea, Archaeognatha, Insecta). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 22: 27-44.
- \_\_\_\_\_. 2000. El comportamiento de algunos artrópodos colobianos y europeos y su significado evolutivo. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 25: 429-433.
- \_\_\_\_\_. 2001. *Machilinus meyi* sp. n., eine neue *Machilinus*-Art (Meinertellidae, Archaeognatha, Insecta) aus den Hochanden Chiles. *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg* 13: 289-293.
- Sturm, H. & J. Adis.** 1984. Zur Entwicklung und zum Paarungsverhalten zentralamazonischer Meinertelliden (Machiloidea, Archaeognatha, Insecta). *Amazonian* 8: 447-73.
- Sturm, H. & G. O. Poinar Jr.** 1997. A new *Neomachilellus* species from Miocene amber of the Dominican Republic and its phylogenetic relationships (Archaeognatha: Meinertellidae). *Entomologia Generalis* 22:157-170.
- Sturm, H. & C. Bach de Roca.** 1988. Archaeognatha (Insecta) from the Krakatau Islands and the Sunda strait area, Indonesia. *Memoirs of Museum of Victoria* 49: 367-383.
- \_\_\_\_\_. 1992. New American Meinertellidae (Archaeognatha, Machiloidea) *Pan-Pacific Entomologist* 68: 174-191.
- \_\_\_\_\_. 1993. On the systematics of the Archaeognatha (Insecta). *Entomologia Generalis* 18: 55-90.
- Sturm, H. & R. Machida.** 2001. Archaeognatha (im Druck) *In: N.P. Kristensen. and R.G. Beutel (Eds). Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta.* Berlin.
- Sturm, H. & B. Messner.** 1995. Chetotaxy of tergites in the Archaeognatha (Insecta) and its taxonomic significance. *Zoologischer Anzeiger* 234: 85-100.
- Wallace, M. M H. & I. M. Mackerras.** 1973. The entognathous Hexapods, Pp 205-216. *In: CSIRO (Eds). The Insects of Australia. A textbook for students and research workers.* Melbourne Univ. Press. Victoria.
- Wolf, H. G. & J. Adis.** 1992. Genetic differentiation between population of *Neomachilellus scandens* (Meinertellidae: Archaeognatha, Insecta) inhabiting neighbouring forest in Central Amazonia. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 33: 5-13.
- Wygodzinsky, P.** 1978. Two new species of *Neomachilellus* Wygodzinsky (Meinertellidae, Microcoryphia) from the state of Amazonas, Brazil. *Acta Amazonica* 8: 303-307.

Recibido: 31 de enero de 2008

Acceptado: 21 de marzo de 2008

## **ESTACIONALIDAD Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS Y REPTILES DE CHAMELA, JALISCO, MÉXICO**

**GARCÍA, A<sup>1</sup>. y A. CABRERA-REYES<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ap. Postal 21, San Patricio, Melaque, Jalisco, 48980, MEXICO, correo electrónico: chanoc@ibiologia.unam.mx, teléfono (01-315) 3510202.

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, 62209, MEXICO

### **RESUMEN**

Se evaluó el efecto de la estacionalidad ambiental y la estructura de la vegetación en los patrones espacio-temporales de la comunidad (composición, diversidad, riqueza y abundancia relativa) de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco. Tres sitios fueron muestreados, mediante un diseño de bloque dentro de una matriz de vegetación de arroyo (VA) y bosque tropical caducifolio (BTC) utilizando tres técnicas complementarias de muestreo (trampeo; parcelas de búsqueda intensiva y transectos visuales) durante la época de secas y de lluvias. Se registraron 34 especies (25 de reptiles y nueve de anfibios). Las curvas de acumulación de especies y los índices predictores de riqueza, sugieren que el esfuerzo de muestreo fue el adecuado. Los valores más altos de riqueza, diversidad y abundancia se registraron en la VA. Se registraron mayores fluctuaciones estacionales en anfibios que en reptiles, y en el BTC que en la VA. Se documenta un recambio de especies, tanto espacial (matriz de vegetación VA-BTC) como temporal (estacional), más marcado en anfibios cuyo registro de individuos fue mínimo durante la época de secas y solo dentro de la VA. La VA es importante para el mantenimiento de la diversidad herpetofaunística, no sólo por su menor estacionalidad y mayor productividad, sino por su mayor complejidad estructural. Se encontró una mayor respuesta de los anfibios hacia los cambios en la estructura de la vegetación que los reptiles, los cuales estuvieron más ampliamente distribuidos espacial y temporalmente.

**Palabras clave:** bosque tropical caducifolio; herpetofauna; estacionalidad ambiental; vegetación; estructura de la comunidad

### **ABSTRACT**

The effect of effect of environmental seasonality and habitat structure on the spatial and temporal patterns of the reptile and amphibian communities in Chamela, Jalisco, Mexico was evaluated. Three complementary sampling techniques (plots, visual transects and sampling arrays with drift fences and pitfall traps) were used in three sites during the wet and dry seasons using a block design to sample the seasonally dry tropical forest (SDTF) and its adjacent arroyo forest (VA). Thirty-four species were recorded (25 of reptiles and 9 of amphibians). The species accumulation curves and richness predictors suggested sampling effort was appropriated. Highest values of species richness, diversity and relative abundance were recorded in the VA when compared with the SDTF. Seasonal fluctuations were marker in the amphibian community and in the SDTF than in reptiles and the VA respectively. There is a marked species turn over both spatially (along the VA and SDTF) and temporally (across the seasons) more

especially evident in amphibians. Arroyo forest is important for the maintenance of species diversity, especially for amphibians, because in this vegetation environmental seasonality is less marked, and both productivity and vegetation structure is higher. The response of amphibians to changes in vegetation structure was more marked than those recorded in reptiles.

**Keywords:** seasonally tropical dry forest; herpetofauna; environmental seasonality; vegetation; community structure

## INTRODUCCIÓN

La estacionalidad ambiental afecta la estructura de las comunidades ecológicas a través de los cambios temporales en la disponibilidad de los recursos (espacio y alimento), temperatura, agua y fotoperíodo. Las especies animales deben sincronizar aspectos básicos de su biología y ecología como son, la reproducción, el crecimiento, la actividad diaria y anual y la distribución espacial, entre otros, ante las variaciones estacionales. Lo anterior provoca fluctuaciones estacionales en la riqueza, composición, abundancia y diversidad de las comunidades (Lister 1980, Leighton & Leighton 1983, Wolda 1988, Allmond 1991, Duellman 1995, Duellman & Thomas 1996). Sin embargo, la importancia de estos factores ambientales difiere entre regiones, siendo las fluctuaciones estacionales en temperatura más importantes en regiones templadas, mientras que las de precipitación lo son en regiones tropicales y áridas (Leighton & Leighton 1983, Wolda 1988, Potts 2003).

En otro contexto, la complejidad estructural del hábitat, como una forma de heterogeneidad espacial, puede promover una mayor diversidad al ofrecer diversas alternativas de hábitat a las especies, sobre todo de aquellas que tienen preferencias por un tipo de hábitat particular (MacArthur & MacArthur 1961, Tews *et al.* 2004). De esta manera, la existencia de zonas de transición o gradientes de vegetación será un promotor de la diversidad si se registran patrones definidos en la asociación de las especies con los distintos tipos de vegetación presentes en un área o con algunas de sus características en particular (Brown & Lomolino 1998, Coulson 1993, Williams *et al.* 1997, Sanders & Edge 1998).

El bosque tropical caducifolio (BTC) es uno de los principales tipos de vegetación del occidente de México (Trejo-Vázquez 1998, García 2006). Se caracteriza por una prolongada época de secas que puede durar hasta ocho meses, y una corta época de lluvias que por lo general ocurre entre julio y octubre (e.g. Murphy & Lugo 1986, Bullock *et al.* 1995; Noguera *et al.* 2002). En la región de Chamela, en la costa de Jalisco, el paisaje está dominado por pequeños lomeríos cubiertos por BTC y por vegetación de arroyo (VA) que se desarrolla en los pequeños valles adyacentes (Lott *et al.* 1987, Noguera *et al.* 2002). Si bien, ambos tipos de vegetación se encuentran en las mismas condiciones climáticas, la topografía permite la acumulación de agua en el lecho de los arroyos donde se desarrolla la VA, por lo que, en ésta hay más especies perenifolias, mayor productividad, complejidad estructural y menor estacionalidad en la disponibilidad de recursos al compararla con el BTC, diferencias

que son aún más marcadas durante la época de secas (Bullock *et al.* 1995, Lott *et al.* 1987, Noguera *et al.* 2002). De esta manera, ambos tipos de vegetación forman una matriz VA-BTC, la cual muestra marcados contrastes estacionales en su fisonomía, estructura y productividad (Lott *et al.* 1987, Ceballos 1989, 1990, 1995, Martínez-Yrizar *et al.* 1996, García 2003). La estacionalidad ambiental y las características contrastantes de la VA y BTC, representan un excelente escenario para estudiar el efecto de la estacionalidad ambiental y estructura de vegetación sobre la riqueza, diversidad y abundancia de la herpetofauna de la región de Chamela, lo que constituye el objetivo principal de este estudio.

En México, el BTC está fuertemente amenazado por la modificación del hábitat, con una tasa de deforestación anual del 2% (Trejo-Vazquez y Dirzo 2000), así como por la amenaza del calentamiento global con sus impactos negativos en la estructura de las comunidades y la distribución de sus especies (Villers-Ruiz & Trejo-Vázquez 1997). Problemas tan graves como la aparente declinación global de las poblaciones de anfibios (Beebee 2002) requieren de la creación de base de datos y marcos de referencia que permitan establecer los alcances de este fenómeno, su caracterización y posible manejo o solución. Si bien el BTC y sus especies asociadas han comenzado a ser estudiadas en mayor detalle (ej. Bullock 1995, Noguera *et al.* 2002), existiendo algunos estudios sobre comunidades herpetofaunísticas de este tipo de vegetación en Centro América (e.g. Scott 1976, Fauth *et al.* 1989, Duellman & Thomas 1996), en México los estudios de comunidades de reptiles y anfibios del BTC son escasos.

## MÉTODOS

**Área de estudio.** El estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM que forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala en la costa de Jalisco, Municipio de la Huerta y que protege un poco más de 13000 has de BTC (Ceballos *et al.* 1999). El acceso a la Estación se ubica en el Km. 59 de la carretera Federal 200, que une Barra de Navidad y Puerto Vallarta (Fig. 1). El paisaje de la región está dominado por pequeños lomeríos cubiertos por el BTC y valles donde se desarrolla la VA (Lott *et al.* 1987). La información general sobre las características físicas y biológicas del área pueden obtenerse de varias fuentes (e.g. Bullock 1986, Lott *et al.* 1987, Ceballos *et al.* 1999, Noguera *et al.* 2002). La zona de estudio se caracteriza por una marcada estacionalidad en la precipitación, con una corta temporada de lluvias (julio-octubre) y una prolongada sequía. La temperatura media anual es de 24.9° C y la precipitación promedio anual de 748 mm. Existen 10 tipos de vegetación, entre los que sobresalen por su cobertura, el BTC, la selva mediana subperenifolia y la VA. La diversidad florística y faunística de la región es considerable, no sólo en términos de riqueza de especies, sino también de endemismos. En la actualidad se tienen registradas aproximadamente 1200 especies de plantas vasculares (Lott *et al.* 1987, Noguera *et*

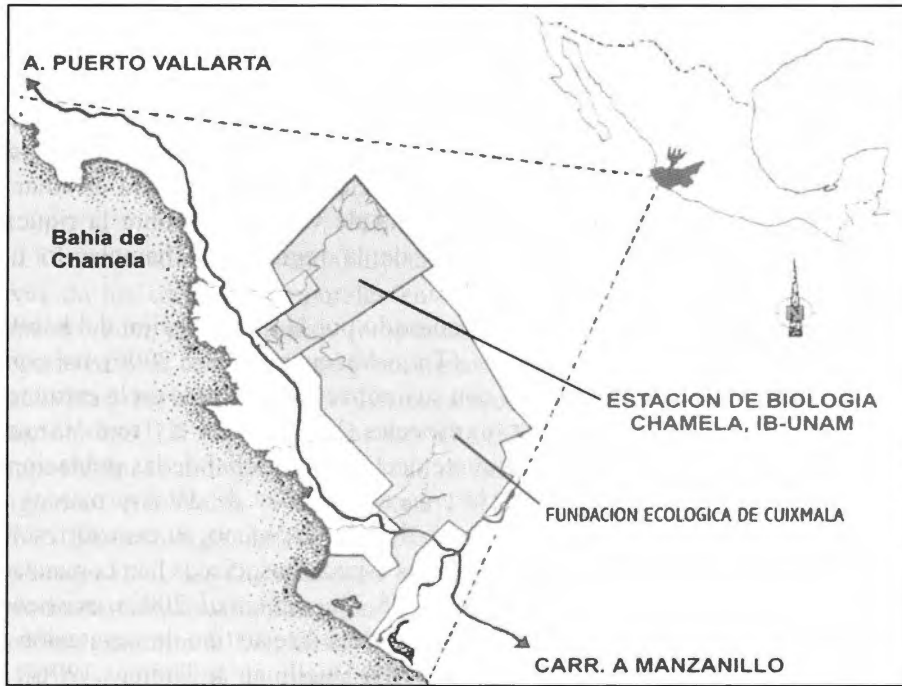


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

al. 2002) y 430 de vertebrados con un endemismo del 10 y 19% respectivamente (Ceballos *et al.* 1999, Noguera *et al.* 2002). La herpetofauna de Chamela está compuesta por 87 especies que incluyen 68 de reptiles y 19 de anfibios (García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994, Ramírez-Bautista & García 2002, Ramírez-Bautista & Moreno 2006).

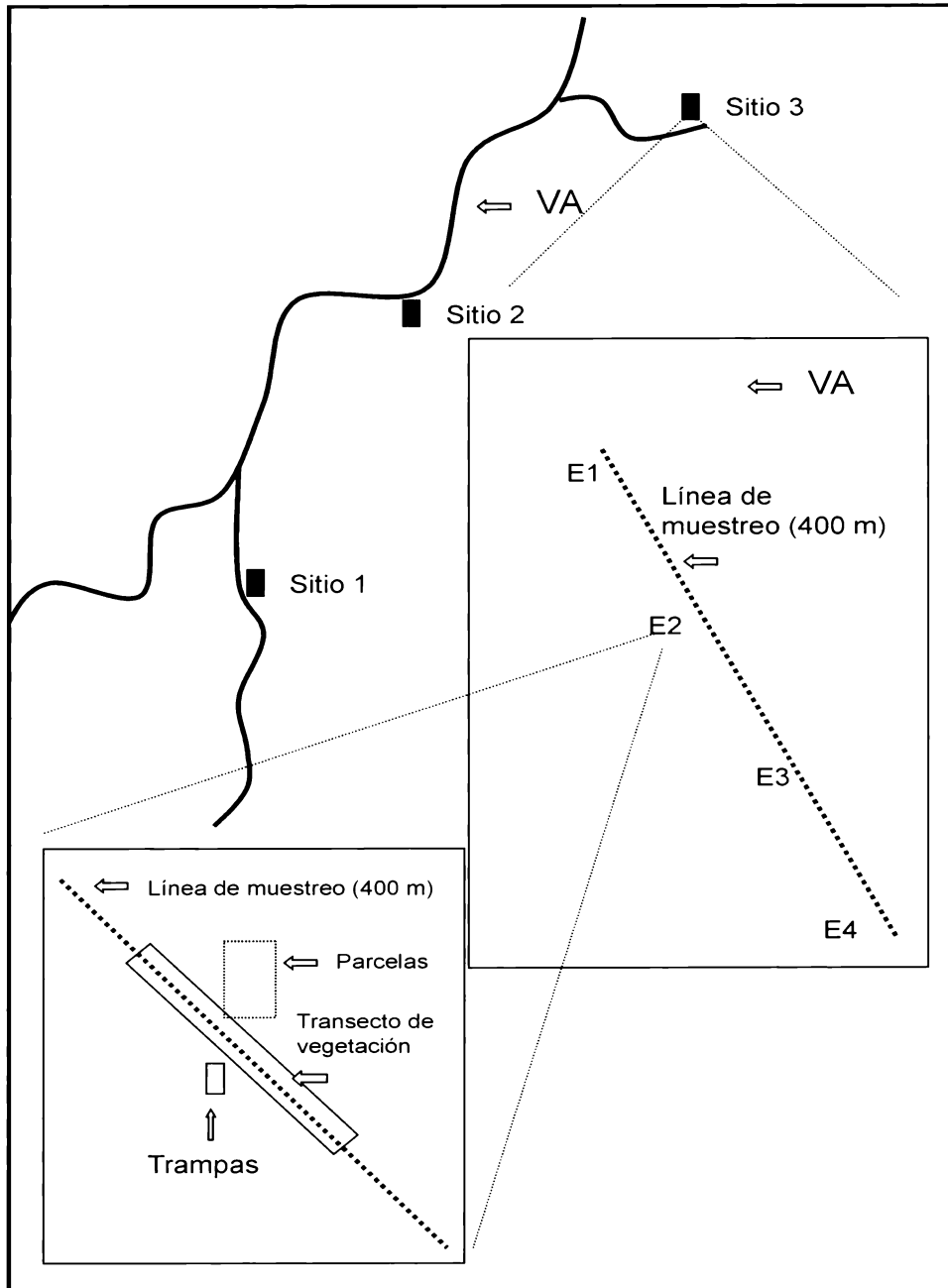
**Muestreo de especies.** El muestreo se realizó durante los bimestres de abril-mayo y agosto-septiembre del 2004, éstos coinciden con el pico de las épocas de seca y lluvias respectivamente. Se eligieron tres sitios de muestreo (Sitio 1 Búho, Sitio 2 Calandria y Sitio 3 Hornitos), separados por un km de distancia aproximadamente, todos en zonas de contacto de BTC y VA. En cada sitio de muestreo se trazó una línea de 400 m de longitud donde se ubicaron cuatro estaciones de muestreo (E1, E2, E3 y E4) espaciadas por 130 m iniciando desde el centro de la VA (E1) hasta un sitio con BTC siguiendo el gradiente en estructura de vegetación y microclima registrado en el mosaico VA-BTC (Lott *et al.* 1987). En cada estación de muestreo se utilizaron tres técnicas complementarias de muestreo (ver adelante en el texto). La instalación de estaciones de muestreo (con una, o diferentes técnicas de muestreo) espaciadas regularmente a lo largo de líneas extensas de muestreo (Fig. 2),

es recomendada en estudios que como éste, investigan los cambios en las comunidades herpetofaunísticas a lo largo de gradientes o a través de ecotonos (e.g. Szaro & Belfit 1986, Pearman *et al.* 1995, Hoffer *et al.* 1999). La longitud de esta línea (400 m) está dada por la separación que existe entre el centro de la VA y la cima del lomerío adyacente cubierto de BTC. De esta forma, la distribución espacial de los sitios y estaciones de muestreo permitió estudiar la comunidad de reptiles y anfibios dentro de dos tipos de vegetación adyacentes, pero con características contrastantes en su estacionalidad, fisonomía, estructura y productividad.

Las tres técnicas complementarias empleadas para el registro de reptiles y anfibios en cada estación de muestreo (e.g. E1) incluyeron sistemas de trapeo (trampas de caída y cercas de desvío), parcelas de búsqueda intensiva y transectos visuales. Estas son técnicas estandarizadas que han permitido la fácil comparación entre estudios y localidades (e.g. Heyer & Berven 1973, Heyer *et al.* 1994, Hofer & Bersier 2001, Metts *et al.* 2001, Homyack & Giuliano 2002, Vallant 2002, Gardner 2007). El transecto visual correspondió a la línea de muestreo trazada para la ubicación de las estaciones de muestreo (de 400 m de longitud) pero con un ancho de 5 m (Crump & Scott 1994, Pearman *et al.* 1995), mismo que siguió la matriz VA-BTC. El transecto inicio en la parte central de la VA continuándose a través del BTC. De esta manera, en cada sitio de muestreo se utilizaron cuatro sistemas de trapeo, cuatro parcelas y un transecto (Fig. 2). Se requirieron dos semanas para el muestreo de todos los sitios mediante todas las técnicas, en la primera se hizo el trapeo y en la siguiente las parcelas (los tres primeros días) y transectos visuales (los siguientes), realizándose así, durante cada bimestre (ocho semanas), cuatro muestreos por técnica. A continuación se describen brevemente las técnicas de muestreo empleadas en este estudio.

Los sistemas de trapeo consistieron en la combinación de tres cercas metálicas de desvío (3 x 0.7 m), enterradas 30 cm en un arreglo concéntrico y seis trampas de caída (cubetas de 19 L) colocadas a cada extremo de las cercas (Heyer *et al.* 1994). Las trampas se abrieron y mantuvieron así durante cinco días en las que se revisaron diariamente, iniciando a las 09:00 horas, dejándolas por periodos de 24 hrs (cinco periodos). Los transectos visuales se realizaron en un sitio por día a la misma hora, de 1000-1300 horas, caminando lentamente y recorriéndolo tres veces, en las que se registraron los organismos presentes tomando los siguientes datos: hora de registro, temperatura ambiental, porcentaje de humedad ambiental, tipo de vegetación, fecha y especie. En cada estación de muestreo se trazó un cuadrante de 900 m<sup>2</sup> que fue subdividido en 36 parcelas de 5 x 5 m (Fauth 1989, Heinen 1992). En cada muestreo se revisó una parcela que fue elegida al azar de entre las 36 potenciales. Durante la revisión de la parcela, se removió a mano toda la hojarasca y otros materiales caídos, examinándose los árboles en busca de especímenes.





**Figura 2.** Esquematación de la ubicación de los sitios de muestreo y la distribución de las estaciones y técnicas de muestreo en cada sitio con respecto a la vegetación de arroyo (VA).

El manejo de los especímenes se realizó en el campo, siendo liberados en el mismo punto de colecta. Cada ejemplar capturado u observado fue identificado hasta el nivel de especie utilizando las guías de campo publicadas de Chamela (García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994, Ramírez-Bautista & Moreno 2006). Para cada ejemplar capturado de todas las especies se obtuvieron los datos merísticos estándares y se marcaron por medio de la técnica estándar de ectomización de falanges (Heyer *et al.* 1994). Las falanges ectomizadas fueron conservadas en alcohol al 70% para su posterior uso en estudios genéticos, ADN o de otra índole que pudieran surgir en el futuro.

**Determinación de la estructura de la vegetación.** La medición de la estructura de la vegetación se realizó mediante técnicas estándar siguiendo lo establecido por Lott *et al.* (1987). Se trazaron cuatro transectos de 2 x 50 m en cada sitio de muestreo, uno en cada estación de muestreo y siguiendo la línea de muestreo del sitio, fijando el punto medio de estos transectos (el metro 25) justo donde se ubican las trampas y parcelas. En estos transectos se registró, 1) número de árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) > 2.5 cm; 2) número de bejucos y su diámetro a 1.4 m de la raíz; 3) número de ramas de árboles cuya ramificación iniciaba a 1.5 m y cuyas ramas midieran más de 2.5 cm. de diámetro; 4) número de árboles huecos y arbustos.

**Análisis de datos.** Para la determinación de la estructura de la comunidad de anfibios y reptiles se compilaron los datos de todos los muestreos realizados obteniéndose la riqueza y el listado de las especies registradas. Se determinó el número total de individuos registrados por especie (abundancia relativa) y con ello se elaboró una gráfica rango-abundancia. Para determinar la diversidad de cada sitio, se utilizó el índice de Shannon-Wiener y de equitatividad (Magurran 1988). Para la determinación de los patrones espaciales de la comunidad, se combinaron los datos de los muestreos de ambas temporadas de trabajo para comparar las tendencias generales registradas en el BTC y la VA. Se calcularon los índices de diversidad y de similitud de especies mediante el índice de Jaccard (Magurran 1988, Brown & Lomolino 1998) para cada uno de los sitios y estaciones de muestro. Se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) para analizar las tendencias espaciales (tipo de vegetación, sitios y estaciones de muestreo) y temporales (temporadas de muestreo) en la riqueza, diversidad, equitatividad y abundancia dentro y entre los grupos taxonómicos (Pearman *et al.* 1995, Homyack & Giuliano 2002). Además, se elaboraron dendrogramas a partir de los índices de similitud de especies por tipo de vegetación y estación de muestreo. Se calcularon las curvas de acumulación y el número máximo de especies que se podrían encontrar en los tres sitios de muestreo utilizando distintos modelos predictivos por medio del programa *EstimateS 5.0.1* (Colwell 1997). Así, se emplearon distintos estimadores para las curvas de acumulación de especies: Chao1, Chao2, Jack2 e ICE, que son los más recomendados (Colwell & Coddington 1994).

Otro análisis de las tendencias espacio-temporales de la comunidad incluyó el método no paramétrico de escalamiento multidimensional (NMS), el cual es un análisis multivariado de ordenación (McCune & Mefford 1999) y para lo cual se empleo el programa NMS pc-ord (ver. 4.01). Se utilizaron dos enfoques, uno desde la perspectiva de los sitios y estaciones de muestreo, y otra desde la perspectiva de las especies. Así, primero se determinó las diferencias estacionales de la riqueza y de la composición de especies entre sitios y estaciones de muestreos, por lo que este análisis ordenó espacialmente dentro de la gráfica a los sitios y estaciones de muestreo de acuerdo a la presencia y ausencia estacional de las especies. Posteriormente, se tomó en cuenta la estación de muestreo por sitio y en cada temporada de muestreo para cada especie (presencia-ausencia) por lo que, en la gráfica resultante se presenta el ordenamiento espacial entre las especies de acuerdo a los sitios y estaciones de muestreo.

Para determinar el efecto de la estructura de la vegetación con los patrones espacio-temporales de la estructura de la comunidad de reptiles y anfibios, se utilizaron regresiones múltiples con el programa JMP 3.2.2, teniendo a las características de la estructura de la vegetación como los factores independientes mientras que la diversidad, riqueza, equitatividad y abundancia como las respuestas o variables dependientes.

## RESULTADOS

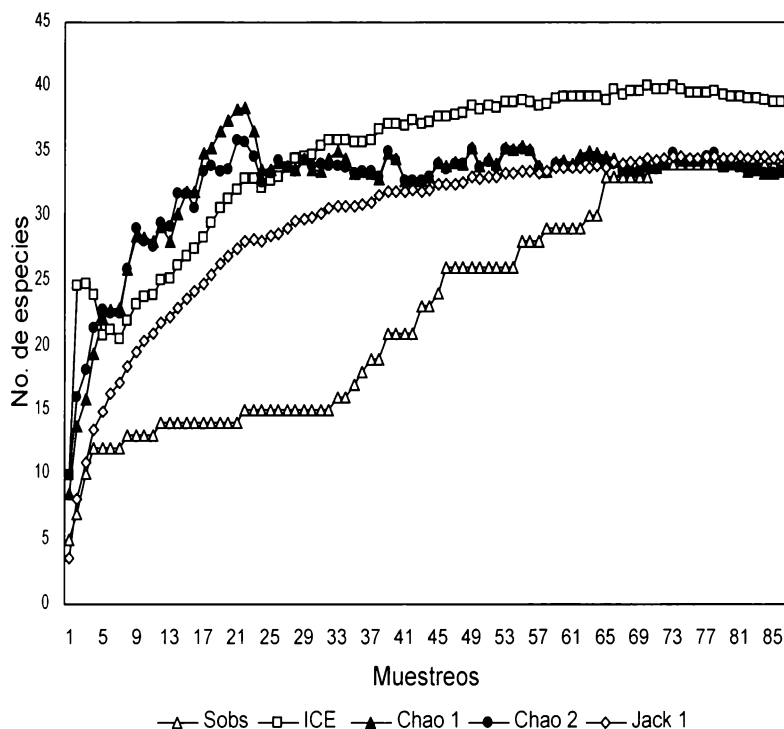
**Base de datos.** Se registró un total de 1123 especímenes pertenecientes a 34 especies de reptiles (25) y anfibios (nueve). Del total de individuos registrados, 188 (ó el 16.74%) fueron anfibios mientras que 935 (ó el 83.26%) correspondió a reptiles. De la muestra registrada, 503 ejemplares corresponden a la época de lluvias y 620 a la de secas, representando respectivamente a 24 especies y 22 especies (Cuadro 1). Por tipo de vegetación, del número de individuos registrados, 504 fueron localizados en la SBC y 619 en la VA.

La gráfica de acumulación de especies (Fig. 3) muestra el número aproximado de especies que se podrían encontrar en los tres sitios de muestreo durante ambas temporadas. Los estimadores permitieron calcular el número potencial de especies entre 33.8 y 38.8, dichas curvas alcanzaron los puntos más altos de la asíntota desde el muestreo 53, mientras que la Sobs (riqueza observada) alcanzó su asíntota en el muestreo 71 con 34 registros.

**Estructura de la comunidad de reptiles y anfibios.** La riqueza de especies fue casi tres veces mayor en reptiles (25 especies) que en anfibios (9 especies). La composición de las 25 especies de reptiles incluyó a 15 lagartijas y 10 serpientes mientras que todas las especies de anfibios registradas fueron anuros (ranas y sapos: Fig. 4). El análisis general de la abundancia de especies mostró que existen pocas especies muy abundantes y muchas poco abundantes (Fig. 4). El 75% de los

**Cuadro 1.** Especies registradas por temporada de muestreo.

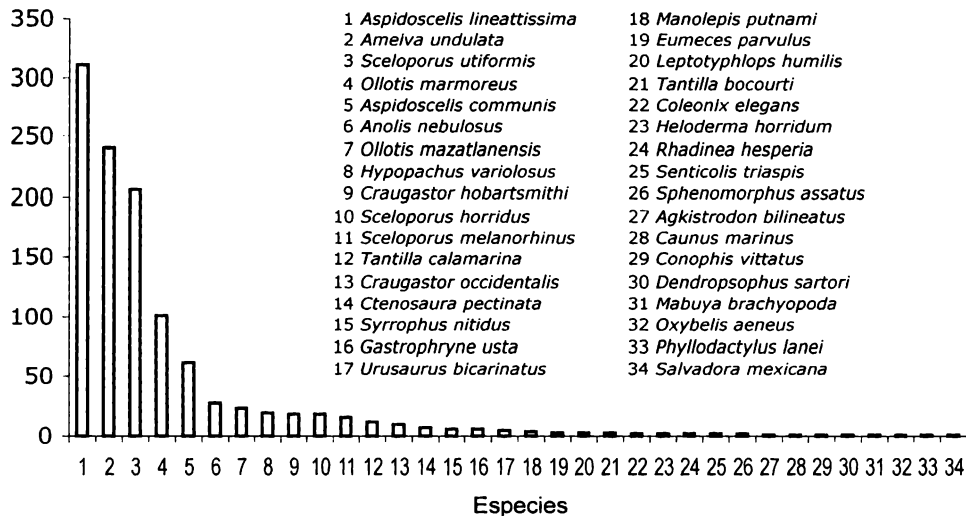
Clase	Especie	Lluvias	Secas	Ambas
Amphibia	<i>Chaunus marinus</i>	X		
Amphibia	<i>Ollotis marmorea</i>	X		
Amphibia	<i>Ollotis mazatlanensis</i>	X	X	x
Amphibia	<i>Craugastor hobartsmithi</i>	X		
Amphibia	<i>Syrrophus nitidus</i>	X		
Amphibia	<i>Craugastor occidentalis</i>	X		
Amphibia	<i>Gastrophryne usta</i>	X		
Amphibia	<i>Dendropsophus sartori</i>		X	
Amphibia	<i>Hypopachus variolosus</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Agkistrodon bilineatus</i>	X		
Reptilia	<i>Ameiva undulata</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Anolis nebulosus</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Aspidoscelis communis</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Aspidoscelis lineattissima</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Coleonyx elegans</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Conophis vittatus</i>		X	
Reptilia	<i>Ctenosaura pectinata</i>	X		
Reptilia	<i>Eumeces parvulus</i>		X	
Reptilia	<i>Heloderma horridum</i>	X	X	X
Reptilia	<i>Leptotyphlops humilis</i>		X	
Reptilia	<i>Mabuya brachyopoda</i>	X		
Reptilia	<i>Manolepis putnami</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Oxybelis aeneus</i>		X	
Reptilia	<i>Phyllorhynchus lanei</i>	X		
Reptilia	<i>Rhadinea hesperia</i>		X	
Reptilia	<i>Salvadora mexicana</i>	X		
Reptilia	<i>Sceloporus horridus</i>		X	
Reptilia	<i>Sceloporus melanorhinus</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Sceloporus utiformis</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Senticolis triaspis</i>		X	
Reptilia	<i>Sphenomorphus assatus</i>	X	X	x
Reptilia	<i>Tantilla bocourti</i>		X	
Reptilia	<i>Tantilla calamarina</i>		X	
Reptilia	<i>Urusauros bicarinatus</i>	X		



**Figura 3.** Curva de acumulación de especies después de 86 muestreos acumulados, combinando datos de los 3 sitios de estudio y de acuerdo a los modelos predictores de riqueza: Chao 1, Chao 2, Jack 1 e ICE, todos con 50 aleatorizaciones. Sobs = Riqueza observada (S=34).

individuos registrados durante este estudio representan a tan sólo cuatro especies, tres de lagartijas y un sapo, que son en orden decreciente de abundancia, *Aspidocelis lineatissima* (27.6% de la totalidad de los registros), *Ameiva undulata* (21.5%), *Sceloporus utiformis* (18.3 %) y *Ollotis marmorea* (9%). Para el resto de las especies, el número de registros fue mucho menor e incluso para algunas especies sólo se tuvo un registro en todo el estudio (Fig. 4). El valor del índice de diversidad, calculado con base en el total de los registros obtenidos fue casi dos veces mayor en reptiles ( $H' = 1.98$ ) que en anfibios ( $H' = 1.07$ ).

**Tendencias espaciales.** La riqueza, diversidad y equitatividad de especies no presentaron variaciones significativas entre los tres sitios de muestreo en anfibios (gl = 2, F = 1.66, P > 0.05, gl = 2, F = 0.56, P > 0.05, y g.l. = 2, F = 0.05, P > 0.05, respectivamente) ni en reptiles (gl = 2, F = 0.24, P > 0.05, gl = 2, F = 0.33, P > 0.05, y g.l. = 2, F = 1.28, P > 0.05, respectivamente) al combinar los datos ambas



**Figura 4.** Abundancia relativa y composición de las especies registradas

temporadas de muestreo y tipos de vegetación. A continuación se describen las principales tendencias registradas: La mayor riqueza y diversidad de reptiles se registró en el Sitio 2 Calandria (18 especies,  $H' = 1.79$ ), seguido por el Sitio 1 Búho (17 especies,  $H' = 1.77$ ) y el Sitio 3 Hornitos (14 especies,  $H' = 1.69$ ), mientras que la mayor equitatividad de los sitios se registró en el sitio 3 Hornitos ( $E = 0.64$ ) ligeramente por arriba de la registrada en los sitios 1 y 2 (0.63 y 0.61, respectivamente). En el caso de los anfibios, la mayor riqueza y diversidad ocurrió en el Sitio 2 Calandria (ocho especies,  $H' = 1.62$ ), seguido por el Sitio 1 Búho (seis especies,  $H' = 1.34$ ) y el Sitio 3 Hornitos (seis especies,  $H' = 1.15$ ), entre tanto que la equitatividad fue similar en los sitios 1 y 2 ( $E = 0.77$ ), por arriba de la registrada en el sitios 3 Hornitos (0.64).

La riqueza de reptiles y anfibios no varió significativamente entre las 4 estaciones de muestreo ( $gl = 3$ ,  $F = 0.12$ ,  $P > 0.05$  y  $gl = 3$ ,  $F = 2.28$ ,  $P > 0.05$ ) al combinar los datos de todos los sitios de muestreo, a pesar de que la riqueza tanto de anfibios como de reptiles tendió a ser mayor hacia ambos extremos (E1 y E4) de la matriz VA-BTC (Cuadro 2).

Los índices de similitud de la herpetofauna calculados entre las estaciones de muestreo y combinando los datos de ambas temporadas de muestreo fueron muy bajos. La estación de muestreo ubicada en el centro de la VA (E1) registró valores inferiores de similitud con respecto al resto de las estaciones, lo que la separa claramente de las demás en términos de su composición de especies (Cuadro 3).

**Cuadro 2.** Riqueza de especies, de la herpetofauna, reptiles y anfibios por estación de muestreo, total (ambas) y por temporada (seca y lluvias) registrada durante este estudio.

Estación de Muestreo	Herpetofauna			Reptiles			Anfibios		
	Secas	Lluvias	Ambas	Secas	Lluvias	Ambas	Secas	Lluvias	Ambas
Estación 1	13	18	24	11	10	16	2	8	8
Estación 2	13	16	22	12	9	15	0	7	7
Estación 3	8	15	17	8	10	12	0	5	5
Estación 4	12	18	24	11	11	16	1	7	8

**Cuadro 3.** Índice de similitud de especies de la herpetofauna (Jaccard) para las distintas estaciones de muestreo durante las temporadas de muestreo.

	Secas				Lluvias				Ambas			
	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3	E4
E1	1.00	0.37	0.32	0.32	1.00	0.61	0.57	0.63	1.00	0.37	0.31	0.32
E2		1.00	0.61	0.47		1.00	0.72	0.78		1.00	0.62	0.47
E3			1.00	0.81			1.00	0.65			1.00	0.67
E4				1.00				1.00				1.00

**Cuadro 4.** Diversidad ( $H'$ ) por estaciones de muestreo, estación ambiental y grupo taxonómico.

Estación	Reptiles			Anfibios		
	Secas	Lluvias	Ambas	Secas	Lluvias	Ambas
Estación 1	1,10	0,77	0,93	0	1,12	0,56
Estación 2	1,15	0,81	0,98	0	0,81	0,41
Estación 3	1,25	0,86	1,05	0	0,64	0,32
Estación 4	1,20	0,80	1,00	0	0,55	0,28

No se encontraron diferencias significativas entre las estaciones de muestreo en la diversidad (Cuadro 4) de reptiles y anfibios ( $gl = 3$ ,  $F = 0.84$ ,  $P > 0.05$  y  $gl = 3$ ,  $F = 0.85$ ,  $P > 0.05$ ). Tampoco se detectaron diferencias significativas en la equitatividad entre estaciones de muestreo en los anfibios ni en los reptiles ( $gl = 3$ ,  $F = 0.46$ ,  $P > 0.05$  y  $gl = 3$ ,  $F = 1.52$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente). Por último, la abundancia registrada entre estaciones de muestreo no fluctuó significativamente en reptiles ( $gl = 3$ ,  $F = 0.46$ ,  $P > 0.05$ ) pero sí registró diferencias significativas en

anfibios (g.l. = 3, F 5.22,  $p < 0.05$ ), observándose una abundancia casi tres veces mayor en el centro (E1) de la VA y menor hacia las estaciones de muestreo ubicadas dentro de la BTC (E3 y E4: Cuadro 5).

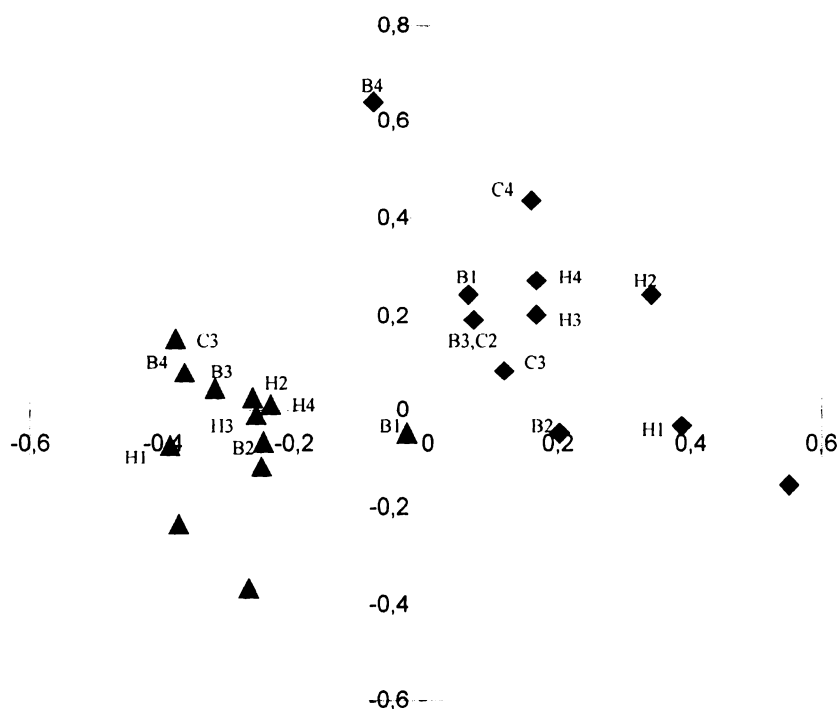
**Cuadro 5.** Abundancia de individuos registrada por estaciones de muestreo y temporadas de muestreo para cada grupo taxonómico.

Taxa	Secas				Lluvias				Ambas			
	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3	E4
Anfibios	3	0	0	1	92	37	26	29	95	37	26	30
Reptiles	158	149	148	161	111	69	79	60	269	218	227	221
Herpetofauna	161	149	148	162	203	106	105	89	364	255	253	251

**Tendencias temporales.** Al comparar la riqueza total registrada por temporada de muestreo (secas y lluvias), combinando los datos de todos los sitios y estaciones de muestreo, ésta fue ligeramente mayor durante las lluvias (24 especies) que en la temporada seca (22 especies). Sin embargo, el promedio de la riqueza herpetofaunística por muestreo fue significativamente mayor durante la época de lluvias (5.5 especies) que en las secas (3.5) (g.l. = 1, F = 12.07,  $P < 0.05$ ). Las fluctuaciones estacionales de la riqueza total registrada de reptiles y anfibios mostraron tendencias opuestas, observándose una mayor riqueza de reptiles durante la época seca (19 vs. 16) y mayor de anfibios durante las lluvias (ocho vs tres), estas variaciones temporales sólo fueron estadísticamente significativas para los anfibios (g.l. = 1, F = 82.83,  $P < 0.05$ ).

El análisis temporal (secas vs lluvias) de la similitud de especies registró un recambio importante de especies, más marcado en anfibios que en reptiles, como lo sugieren los valores del índice de Jaccard (0.22 y 0.40, respectivamente). De acuerdo al análisis de escalamiento multidimensional (MNS) (Fig. 5) que toma en cuenta la riqueza de especies en cada sitio y estación de muestreo a través de cada temporada de muestreo (lluvias y secas), existió una clara diferencia (evidenciada por la separación de los puntos) de la riqueza y composición de especies entre sitios y estaciones de muestreo, con excepción de las estaciones de muestreo E3 del sitio 1 Búho y de E2 del sitio 2 Calandria, ya que durante la época de sequía, estos sitios registraron una riqueza y composición de especies similar (ocupan el mismo sitio en la Fig. 5). Resulta evidente la clara separación en la distribución de los puntos en los sitios por temporada, lo que apoya lo sugerido anteriormente por los índices de Jaccard obtenidos, en el sentido de la existencia de un recambio importante de especies de la herpetofauna a través de las épocas del año, y confirmado a nivel de estaciones (Fig. 6).

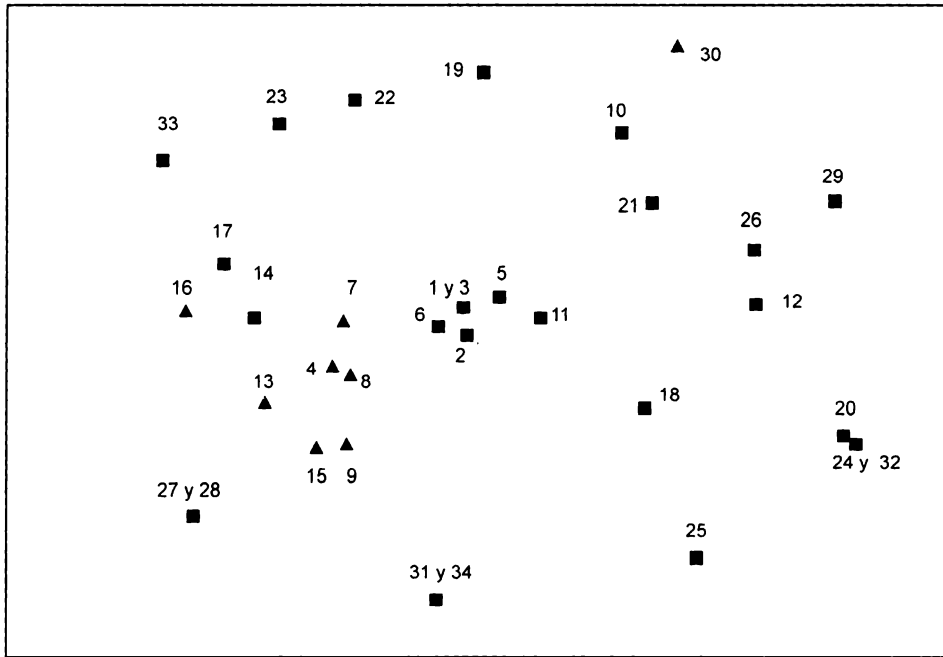




**Figura 5.** Análisis de escalamiento multidimensional de los sitios con base en su composición durante ambas temporadas (◆secas y ▲lluvias), (B Búho, C Calandria y H Hornitos) y (1 E1, 2 E2, 3 E3 Y 4 E4).

Con respecto a la abundancia, durante la época de secas se registró un mayor número de individuos (620) que en la época de lluvias (503). Las fluctuaciones estacionales en abundancia de reptiles y anfibios mostraron tendencias opuestas, registrándose una mayor abundancia de reptiles durante la secas (616 individuos vs 319 en lluvias) y de anfibios durante las lluvias (184 vs. 4 en secas). De esta manera, la abundancia de reptiles fue casi dos veces mayor en las secas que en lluvias, mientras que la de anfibios fue 46 veces mayor en las lluvias que en la época seca, siendo en ambos casos estas diferencias estadísticamente significativas (g.l = 1,  $F = 42.93$ ,  $P < 0.0001$  y g.l = 1,  $F = 26.67$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente).

La diversidad de especies de la herpetofauna registró diferencias estacionales estadísticamente significativas, siendo mayor durante la época de lluvias que durante la época seca ( $H' = 2.3$  y  $H' = 1.0$ , respectivamente, g.l. = 1,  $F = 7.25$ ,  $P < 0.05$ ), registrándose resultados similares con respecto a los valores de equitatividad obtenidos (0.75 y 0.39, g.l. = 1,  $F = 22.33$ ,  $P < 0.05$ ). En el caso de los reptiles, si bien la diversidad y equitatividad fueron ligeramente mayores en la época de lluvias



**Figura 6.** Análisis de escalamiento multidimensional de especies registradas en los sitios (■ reptiles y ▲ anfibios).

que en la de secas ( $H' = 1.96$  y  $H' = 2.0$ , y  $E = 0.75$  y  $E = 0.70$ , respectivamente), dichas diferencias no fueron estadísticamente significativas (diversidad  $g.l. = 1$ ,  $F = 0.09$ ,  $P > 0.05$  y equitatividad  $g.l. = 1$ ,  $F = 1.37$ ,  $P > 0.05$ ). En contraste, la mayor diversidad y más alta equitatividad de especies registrada para los anfibios durante la época de lluvias (33 y 9 veces mayor, respectivamente) con respecto a la época de secas ( $H' = 2.6$  y  $H' = 0.08$ , y  $E = 0.75$  y  $E = 0.08$ , respectivamente), fue en ambos casos estadísticamente significativas ( $g.l. = 1$ ,  $F = 7.95$ ,  $P < 0.05$  y  $g.l. = 1$ ,  $F = 35.36$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente).

**Tendencias espacio-temporales.** El análisis de la riqueza por temporada y tipos de vegetación registró ciertas variaciones estacionales, más evidentes en los anfibios que en los reptiles y en la herpetofauna en general (ambos grupos), siendo solamente estadísticamente significativas en el caso de los anfibios ( $g.l. = 1$ ,  $F = 112.43$ ,  $P < 0.05$ ). Así, el 66.6% de la riqueza de especies de anfibios registrada durante la temporada seca, fue encontrada en la VA (dos especies), mientras que durante la época de lluvias, la riqueza de especies de anfibios se distribuyó de forma uniforme a través de las estaciones de muestreo o tipos de vegetación, siendo ligeramente

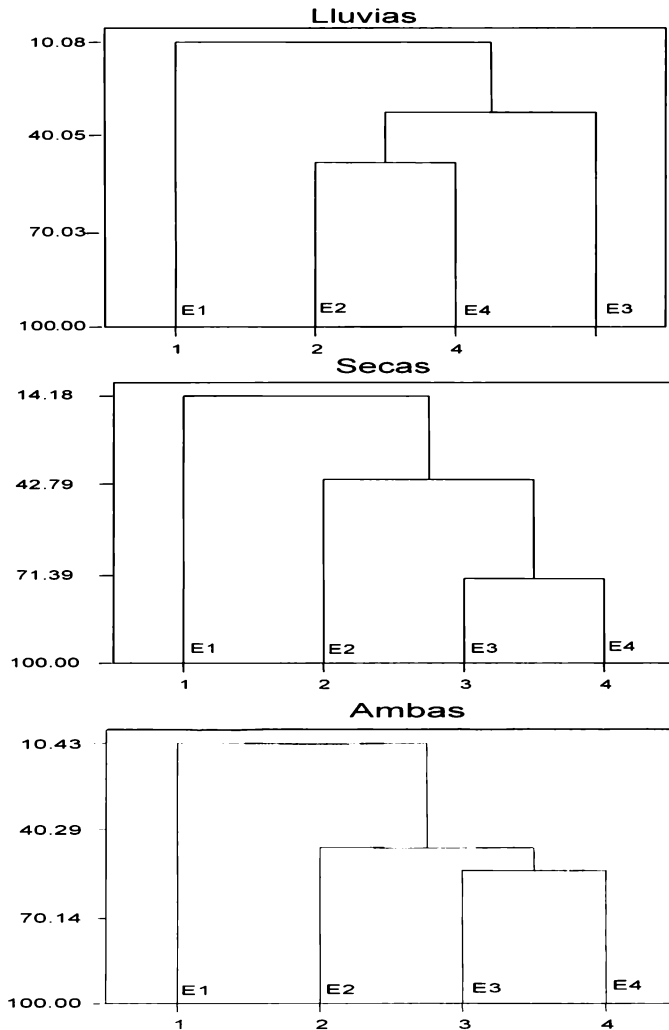
mayor en la VA (Cuadro 1). En el caso de los reptiles, la riqueza se distribuyó más uniformemente a través de las estaciones de muestreo o tipos de vegetación y con menores fluctuaciones temporales que en el caso de los anfibios (Cuadro 1).

La comparación estacional de la similitud de especies por tipos de vegetación para la herpetofauna en general (Cuadro 3), sugiere una mayor similitud de especies entre éstos durante la época de lluvias (0.66 en promedio) que durante la de secas (0.48). Los dendrogramas elaborados a partir de los índices de similitud por tipo de vegetación y estación de muestreo, sugieren que, independientemente de la temporada de muestreo, la composición de especies presentes en el centro de la VA (E1) difiere del resto de la registrada en las otras tres estaciones de muestreo, mientras que durante la época seca estas diferencias son más evidentes dentro de la matriz VA-BTC (Fig. 7).

La abundancia de individuos por grupo, mostró variaciones estacionales por tipo de vegetación o estación de muestreo. En el caso de los reptiles, la abundancia fue mayor en la VA (E1) durante las lluvias y ligeramente mayor en el BTC (E4) durante la época de secas (Cuadro 5), mientras que en los anfibios, la abundancia fue mayor en la VA (E1) durante la época de lluvias y en las secas (Cuadro 4), resaltando la poca abundancia de individuos de este grupo durante la sequía y la tendencia a la disminución de la abundancia desde la VA hacia las estaciones más cercanas al BTC. La abundancia de anfibios en el centro (E1) de la VA fue hasta tres veces mayor, con respecto a otras estaciones de muestreo a lo largo de la matriz VA-BTC.

La diversidad de especies fluctuó estacionalmente, en especial en los anfibios para los cuales fue nula durante la época de secas, mientras que durante las lluvias alcanzó valores de  $H'$  desde 0.55 hasta 1.12 en la estación de muestreo (E1), ubicada en el centro de la VA (Cuadro 4). En reptiles la diversidad fue mayor durante la época de secas en todas las estaciones de muestreo pero con valores más altos en las estaciones de muestreo dentro del BTC en ambas temporadas de muestreo (Cuadro 4).

El análisis multivariado de ordenación para las especies en las dimensiones dadas por los sitios y estaciones de muestreo para cada una de las temporadas muestra una clara tendencia de ocho especies de anfibios a agruparse en la gráfica probablemente por su mayor requerimiento de agua, mientras que en el centro de la gráfica se encuentran las especies de reptiles que se reportaron durante todo el muestreo y en todas las estaciones de monitoreo (Fig. 6). La especie de anfibio que está alejada del resto de los anfibios en esta gráfica, corresponde a *Dendropsophus sartori* que solo fue registrada una vez, en el BTC y en la época de secas. Los reptiles, a diferencia de los anfibios, se encuentran mejor distribuidos debido a que su disposición es más homogénea a través de la matriz VA-BTC y durante todo el muestreo (Fig. 6).



**Figura 7.** Dendrograma de acuerdo al índice de similitud de especies de la herpetofauna (Jaccard) para las Estaciones de muestreo y por temporada de muestreo.

**Efecto de la estructura de la vegetación.** Al analizar los cambios en la riqueza, abundancia, diversidad y equitatividad en relación a diversas características de la estructura de la vegetación solo se encontraron relaciones significativas en la diversidad y equitatividad. Así, la diversidad de reptiles se relacionó significativamente con el número de ramas ( $H' = 2.47 - 0.0017$  No. de Ramas:

$P = 0.0414$ ), mientras que la de anfibios con el número de ramas y el DAP ( $H' = 2.60 + 0.1380$  Pro Ramas ( $P = 0.0092$ ) -  $0.1468$  DAP Pro ( $0.0415$ ), mientras que la equitatividad de anfibios se relacionó significativamente con varios aspectos de la estructura de la vegetación ( $E = 52.16 - 3.9240$  DAP Pro ( $1.0176$ ) +  $0.1704$  No. de Bejucos ( $0.0077$ ) +  $0.3989$  No. de Arbustos ( $0.0254$ ) -  $0.0575$  No. de Ramas ( $0.0165$ ) +  $5.6039$  Pro Ramas ( $0.0025$ ).

## DISCUSIÓN

En el presente estudio y mediante las tres técnicas de muestreo empleadas en todos los sitios y estaciones de muestreo, fue posible registrar en total 34 especies de anfibios y reptiles de las 87 especies documentadas en la región (García & Ceballos 1994; Ramírez-Bautista 1994, Ramírez-Bautista & García 2002, Ramírez-Bautista & Moreno 2006), lo que corresponde casi el 46% de las 75 especies de las especies susceptibles de ser capturadas mediante las técnicas de muestreo utilizadas de acuerdo a un estudio previo realizado en la región (García 2003) en el cual registraron 54 especies en 60 meses de muestreo empleando 60 trampas de caída, mientras que en el presente se registraron 34 especies en tan solo 4 meses y empleando 72 trampas de caída pero con otras técnicas complementarias. Cabe señalar, que a diferencia del presente estudio, en el que se muestreo intensamente durante dos bimestres, durante los cinco años de muestreo realizados por García (2003), el muestreo si bien a más largo plazo, el trapeo solo fue durante 5 días consecutivos cada mes. Consideramos que en el trapeo intensivo como el realizado en el presente estudio, el desempeño de las técnicas de muestreo fue satisfactorio y los datos obtenidos son representativos de la comunidad bajo estudio. Lo anterior se refuerza por el hecho de que la riqueza registrada en este estudio fue muy similar al rango predicho por los estimadores potenciales de la riqueza y por las curvas de acumulación de especies obtenidas (Hofer & Bersier 2001, Gardner *et al.* 2007). En el contexto de los estudios de inventario herpetofaunísticos de comunidades del BTC los resultados obtenidos en este estudio, comparados con otros a más largo plazo (e.g. García 2003, Gardner *et al.* 2007) sugieren que las técnicas empleadas pueden ser una herramienta adecuada a corto plazo o cuando los recursos financieros y humanos son limitados.

Como se esperaba, la diversidad y riqueza de los reptiles fue mayor que en los anfibios, lo que coincide con los resultados previos obtenidos en un estudio previo (García 2003) y que corresponde al hecho de que en la región, la riqueza de reptiles es mayor (68 especies) que la de anfibios (19; García & Ceballos 1994; Ramírez-Bautista 1994, Ramírez-Bautista & García 2002, Ramírez-Bautista & Moreno 2006). Al igual que en otras comunidades naturales, la comunidad herpetofaunística de Chamela está caracterizada por un número considerable de especies relativamente poco abundantes y una cantidad reducida de especies con abundancia relativa alta (Ricklefs 2001, Gardner *et al.* 2007).

Los resultados de la estructura de la comunidad de reptiles y anfibios sugieren variaciones espaciales, especialmente entre los tipos de vegetación, BTC y VA. La ausencia de significancia estadística de las variaciones entre estaciones de muestreo a lo largo de la matriz VA-BTC, probablemente se deba a que la variación espacial es sutil entre las estaciones de muestreo más cercanas, y que solo son notorias entre las estaciones de muestreo a ambos extremos del sitio del muestreo ubicadas dentro de la VA y el BTC. Lo anterior fue apoyado por los valores de los índices de similitud de especies que mostraron que existen algunas diferencias a lo largo de la matriz VA-BTC donde las estaciones de muestreo ubicadas en la VA claramente se separan del resto en términos de su composición de especies. La mayor riqueza, abundancia relativa, diversidad y equitatividad de especies de reptiles y en especial la de anfibios registrada en VA, puede explicarse por la menor estacionalidad ambiental y mayor productividad y complejidad estructural de este tipo de vegetación en comparación con el BTC (Bullock *et al.* 1995, Lott *et al.* 1987). El efecto positivo de la complejidad estructural del hábitat y la productividad sobre la riqueza de especies se ha reportado ampliamente para diversos grupos de organismos y una amplia gama de ambientes (e.g. Bersier & Meyer 1994, Pearman 1997, Tilman *et al.* 1997, Kaspari *et al.* 2000). En el caso específico de la región de Chamela, trabajos previos han encontrado resultados similares al presente estudio, detectándose una mayor riqueza y abundancia de mamíferos en la VA que en el BTC, en especial durante la época de secas (Ceballos 1989, 1990, Mandujano & Gallina 1996, Mandujano 1999, Nuñez & Miller 2000, Valenzuela & Ceballos 2000): sin embargo, no fue el caso de las avifauna, probablemente debido a la gran movilidad de las especies, cambios estacionales en la composición de las especies por migración, y debido a su conducta reproductiva (Ornelas *et al.* 1993). Así mismo, en otros ambientes áridos y estacionales, tales como los desiertos, durante la época de secas, la distribución de las especies de reptiles y anfibios se concentra en los arroyos o ecosistemas con menor estacionalidad ambiental, mayor disponibilidad de recursos y mayor complejidad estructural (Baker 1990, McComb *et al.* 1993a & b; Degenhardt *et al.* 1996, Gómez & Anthony 1996).

El hecho de que existan algunas especies de anfibios concentradas en la VA, hace que este tipo de vegetación pueda ser considerada como un refugio para el grupo cuando las condiciones de sequía en la región son considerables. Así, al llegar las lluvias, y como lo sugieren los dendrogramas elaborados a partir de los índices de similitud, las especies de anfibios se distribuyen homogéneamente en ambos tipos de vegetación, una vez que las condiciones de microclima y alimento en éstas son más similares que durante la época de secas. La importancia de este tipo de vegetación en el mantenimiento de la riqueza y diversidad herpetofaunística de la región como ha sido sugerido anteriormente a nivel de comunidad (García 2003) así como para las comunidades de mamíferos (Ceballos 1989, 1990, Mandujano & Gallina 1996,

Mandujano 1999, Nuñez & Miller 2000, Valenzuela & Ceballos 2000) y para los vertebrados en general (Ceballos 1995; Noguera *et al.* 2002).

Los resultados sugieren un mayor efecto de la estacionalidad ambiental sobre los anfibios que en reptiles a nivel de comunidad. Se encontraron fluctuaciones temporales en la estructura de la comunidad (riqueza, abundancia, diversidad y equitatividad), con cambios más marcados para los anfibios que en reptiles, existiendo un recambio estacional de especies, en especial de anfibios, como es sugerido en estudios previos en diversos hábitats (e.g. Abe 1995, Androne *et al.* 2001, García 2003). Lo anterior es notorio al observar que las tendencias temporales registradas en reptiles y anfibios fueron en cierta manera opuesta, la mayor riqueza y abundancia de reptiles durante las secas y la de anfibios durante las lluvias. Los resultados del análisis de escalamiento multidimensional mostraron una evidente separación de los sitios de acuerdo a la temporada de muestreo, implicando que la distribución espacial de las especies fue más homogénea durante la época de lluvias.

Las diferencias en las tendencias temporales en la riqueza, abundancia y diversidad de los reptiles y anfibios en la región de Chamela y otros ambientes estacionales pueden deberse, en parte, a la contrastante fisiología de estos grupos haciendo que la ocurrencia de sus especies, sus niveles y tipos de actividad difiera por los efectos de la estacionalidad ambiental (Baker 1990, McComb *et al.* 1993a & b, Gómez & Anthony 1996, Androne *et al.* 2001). Así, en esta comunidad existe baja presencia general de anfibios durante la época de secas y una presencia más o menos constante de reptiles a lo largo del año, el 22% de las especies de anfibios se registraron en ambas épocas contrastando con el 40% registrado en reptiles. La región de Chamela se caracteriza por una marcada estacionalidad en la disponibilidad de agua y por un ambiente con fluctuaciones estacionales en la temperatura relativamente menos marcadas (Bullock 1986, Noguera *et al.* 2002). Así, al ser los reptiles en general, más susceptibles a los cambios en la temperatura y los anfibios hacia los cambios en la disponibilidad de agua (Pough *et al.* 1998), la ocurrencia y actividad de los anfibios de Chamela responden a la estacionalidad de las lluvias, mientras que los reptiles, al registrarse relativamente poca variación estacional en la temperatura máxima (al medio día: Bullock 1986) pueden ocurrir durante prácticamente todo el año (García 2003). El efecto de la estacionalidad en las lluvias sobre las fluctuaciones en las comunidades de anfibios ha sido documentado en otras áreas tropicales, en especial en aquellas regiones marcadamente estacionales (Toft & Duellman 1979, Duellman 1995, Duellman & Thomas 1996). En el caso de los reptiles, como se mencionó anteriormente el efecto de la estacionalidad a nivel de comunidad (diversidad y riqueza) es menor que en anfibios, sin embargo, a nivel de especie e individuos, la estacionalidad, a través de los cambios en la disponibilidad de recursos, precipitación, y cambios en la estructura de la vegetación entre otros, tiene un efecto muy importante en los niveles de actividad y reproducción (Beck &

Lowe 1991, Lister & García 1992, García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 2004; 1994).

Existieron diferencias estructurales de la vegetación a lo largo de la matriz VA-BTC, registrándose una mayor complejidad hacia las estaciones de muestreo ubicadas en o cerca de la VA concordando con lo reportado previamente en la región (Lott *et al.* 1987). La estructura de la vegetación tuvo diversos efectos en l reptiles y anfibios. Es interesante que cinco de las nueve características de la estructura de la vegetación incluidas en los modelos de regresiones múltiples resultasen responder (positiva o negativamente) a los factores analizados, los cuales afectaron la presencia de estos grupos taxonómicos. Aunque se sabe que la estructura de la vegetación no define los atributos de la comunidad herpetofaunística por completo, debido principalmente a que algunos de los organismos que componen a esta comunidad tienen hábitos fosoriales, terrestres o acuáticos y no arborícolas (García & Ceballos 1994), se considera que al menos para las especies registradas en este estudio, los anfibios (diversidad y equitatividad) respondieron en mayor grado a los cambios en la estructura de la vegetación que los reptiles (diversidad), especialmente hacia DAP pro, Pro Ramas, No. de ramas, No. de arbustos y No. bejucos. La mayor complejidad estructural registrada en la VA dentro de la matriz VA-BTC, junto con la respuesta a los diversos factores de la estructura por parte de la comunidad de reptiles y anfibios, probablemente sea en parte la causa de la mayor riqueza, diversidad y abundancia de especies registradas en general por la VA, en contraste con el BTC. Otros factores como la mayor productividad y mayor disponibilidad de agua (por lo menos en el subsuelo y en la forma de humedad relativa) registrada en la VA, en comparación con el BTC, se han sugerido como la causa de la mayor diversidad de mamíferos e insectos en este tipo de vegetación (Ceballos 1989, 1991, Noguera *et al.* 2002), se requiere sin embargo, medir la respuesta de la herpetofauna a dichos factores para corroborar esta idea.

Varios trabajos se han enfocado a dilucidar las asociaciones especies-vegetación en vertebrados, especialmente en aves y mamíferos, aunque en menor grado en reptiles y anfibios. Entre estos últimos, las asociaciones con la vegetación han demostrado ser particularmente importantes (Coulson 1993, Williams *et al.* 1997, Sanders & Edge 1998). De igual manera, la importancia de la estructura del hábitat en reptiles y anfibios en varios ambientes y a diferentes escalas ha sido determinada (e.g. Pianka 1967, Vallan 2002, García & Whalen 2003). Este tipo de estudios, en los que se determinan los mecanismos que promueven y mantienen la diversidad a nivel de comunidad, generan información de gran importancia de tipo ecológico con implicaciones considerables en conservación (Brown 1995).

En conclusión, la estructura de la comunidad de reptiles y anfibios, si muestra tendencias espaciales y temporales, relacionadas con las fluctuaciones estacionales medioambientales registradas en el BTC y la VA de Chamela, siendo los anfibios el



grupo más susceptible a las fluctuaciones medioambientales, al ser el grupo limitado por la extensión y disponibilidad de agua, su actividad y diversidad se reduce durante la época de secas, cuando la VA se puede utilizar como refugio para ciertas especies. Las tendencias menos estacionales en reptiles se pueden atribuir a la relativa constancia de temperatura y a las adaptaciones conductuales y fisiológicas de este grupo a la marcada estacionalidad del BTC. No existe un gradiente como tal de diversidad dentro de la matriz VA-BTC, pero si marcadas diferencias entre tipos de vegetación con la VA registrando los valores máximos de los atributos de la comunidad, durante todo el estudio.

**Agradecimientos.** Deseamos reconocer el apoyo recibido por el Dr. Ricardo Ayala Barajas, anterior jefe de la Estación de Biología Chamela, a través de la beca recibida para cubrir la estancia de A. Cabrera Reyes durante el desarrollo del presente trabajo. Agradecemos las revisiones y comentarios recibidos a las versiones preliminares de este trabajo por parte de David Valenzuela, Néstor Mariano y Jorge Morales, así como a los tres revisores anónimos que revisaron el manuscrito haciendo comentarios que mejoraron considerablemente su contenido.

#### LITERATURA CITADA

- Abe, A. S.** 1995. Estivation in south-american amphibians and reptiles. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 28:1241-1247.
- Almond, W. D.** 1991. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7:503-522.
- Androne, F., Vences, M. & J. E. Randrianirina.** 2001. Patterns of amphibian and reptile diversity at Berara Forest (Sahamalaza Peninsula), NW Madagascar. *Boll. Zool.* 68:235 -241.
- Baker, W. L.** 1990. Species richness of Colorado riparian vegetation. *J. Veg. Sci.* 1: 119-124.
- Beck, D.D. & C. H. Lowe.** 1991. Ecology of the beaded lizard *Heloderma horridum* in a tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *J. Herpetol.* 25:395-406.
- Beebee, T. J.** 2002. Amphibian phenology and climate change. *Conserv. Biol.* 16:1454-1455.
- Bersier, L.F. & D. R. Meyer.** 1994. Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecol. Int. J. Ecol.* 15:163-174.
- Brown, J. H.** 1995. Macroecology. The University of Chicago Press. Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*, 2nd edition. Sinauer Associates. Massachusetts, USA.
- Bullock, S.** 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B* 36:297-316.
- Bullock, S. Mooney, H. y E. Medina, editors.** 1995. *Seasonal dry forests*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Ceballos, G.** 1989. Population and community ecology of small mammals in a tropical deciduous forest in Western Mexico. Tesis doctoral. University of Arizona, Tucson, USA.
- \_\_\_\_\_. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forests in Western Mexico. *J. of Mammal.* 71:263-266.
- \_\_\_\_\_. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forest. Pp. 195-219. In: S. Bullock, H. Mooney and E. Medina (Eds). *Seasonal dry forests*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.

- Ceballos, G. Szekely, A. García, A. Rodríguez, P. & F. Noguera.** 1999. *Plan de manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala*. SEMARNAP, Mexico D.F.
- Colwell, R. K.** 1997. EstimateS 7.5.0. Statistica Estimation of Species Richness and Shared Species for Simples. <http://viceroy.ecb.uconn.edu/estimates>
- Colwell, R.K. & J. A. Coddington.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. (Serie b)* 345:101-118.
- Coulson, G.** 1993. Use of heterogeneous habitat by the western gray kangaroo, *Macropus fuliginosus*. *Wildlife Res.* 20:137-149.
- Crump, M. L. & N. J. Scott, Jr.** 1994. Visual encounter surveys. Pp. 84-92. In: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. Hayek, & M. S. Foster (Eds), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Degenhardt, W. G., C. W. Painter & A. H. Price.** 1996. *Amphibians and reptiles of New Mexico*. University of New Mexico Press. USA.
- Duellman, W. E.** 1995. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rain-forest. *J. Herpetol.* 29:13-21.
- Duellman, W. E. & R. Thomas.** 1996. Anuran amphibians from seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anuran among sites in the upper Amazon Basin. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 180:1-34.
- Fauth, J. E. Crother, B. I. & J. B. Slowinski.** 1989. Elevational Patterns of Species Richness, Evenness, and Abundance of the Costa Rican Leaf-Litter Herpetofauna. *Biotropica*, 21:178-185.
- García, A.** 2003. Biogeography, ecology and conservation of tropical dry forest herpetofauna in Western Mexico. Tesis doctoral. University of New Mexico, Albuquerque, NM., USA.
- \_\_\_\_\_. 2006. Using Ecological Niche Modeling to Identify Diversity Hotspots of the Herpetofauna of Pacific Lowlands and Adjacent Interior Valleys of Mexico. *Biol. Conserv.* 130:25-46.
- García, A. & G. Ceballos.** 1994. *Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala - Instituto de Biología, UNAM, Mexico, D.F.
- García, A. & D. Whalen.** 2003. Lizard community structure along an inland desert-intertidal transition zone on the coast of Sonora, Mexico. *J. Herpetol.* 37:378-382.
- Gardner, T. A. Fitzherbert, E. B. Drewes, R. C. Howell, K. M. & T. Caro.** 2007. Spatial and temporal patterns of abundance and diversity of an east African leaf litter amphibian fauna. *Biotropica* 39:105-113.
- Gomez, D. M. & R. G. Anthony.** 1996. Amphibian and reptile abundance in riparian and upslope areas of 5 forest types in Western Oregon. *Northwest Sci.* 70:109-119.
- Heyer, W. R. & K. A. Berven.** 1973. Species diversity of herpetofaunal sample from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54:642-645.
- Heyer, W. R. Donnelly, M. A. McDiarmid, R. W. Hayek, L. C. & M. S. Foster (Eds).** 1994. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Heinen, J. T.** 1992. Comparisons of the litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and a primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica* 24:431-439.
- Hofer, U. & L. F. Bersier.** 2001. Herpetofaunal Diversity and Abundance in Tropical Upland Forest of Cameroon and Panama. *Biotropica*, 33:142-152.
- Hofer, U. Bersier, L. F. & D. Borcard.** 1999. Spatial organization of a herpetofauna on an elevational gradient revealed by null model tests. *Ecology*, 80:976-988.
- Homyack, J. D. & W. M. Giuliano.** 2002. Effect of streambank fencing on herpetofauna in pasture stream zones. *Wildl. Soc. Bull.* 30: 361-369.

- Kaspari, M., O. S. Donnell y J. R. Kercher.** 2000. Energy ; density ; and constraints to species richness: Ant assemblages along a productivity gradient. *Am. Nat.* 155:280-293
- Leighton, M. & D. R. Leighton.** 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pp. 181-195. *In:* Sutton, S.L., Withmore, T. C., and A. C. Chadwick (eds). *Tropical rain forest: ecology and management*. Special Publication, No. 2. British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Lister, B.** 1980. Resource variation and the structure of British bird communities. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 77:4185-4187.
- Lister, B. & A. García.** 1992. Seasonality, predation and, behavior of a mainland anole. *J. Anim. Ecol.* 61:717-733.
- Lott, E.J. Bullock, S. H. & A. Solis-Magallanes.** 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur.** 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- McCune, B. & M.J. Mefford.** 1999. *Non-metric Multidimensional Scaling (NMS)*. pc-ord ver. 4.01
- Magurran, A. E.** 1998. *Ecological Diversity and Its Measurement*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Mandujano, S.** 1999. Variation in herd size of collared peccaries in a Mexican tropical forest. *Southwestern Nat.* 44:199-204.
- Mandujano, S. & S. Gallina.** 1995. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotrop.* 4:107-118.
- \_\_\_\_\_. 1996. Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in Mexico. *Ethol. Ecol. Evol.* 8:255-263.
- Martínez-Yrizar, A. J. M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez & J. Sarukhán.** 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12:169-175.
- McComb, W. C. Chambers, C. L. & M. Newton.** 1993a. Small mammal and Amphibian communities and habitat associations in red alder stands, central Oregon Coast Range. *Northwest Sci.* 67:181-208.
- McComb, W. C. McGarigal, K. & R. G. Anthony.** 1993b. Small mammal and amphibian abundance in streamside and upslope habitats of mature Douglas-fir stands, western Oregon. *Northwest Sci.* 67: 7-15.
- Metts, B. S. Lanham, J. D. & K. R. Russell.** 2001. Evaluation of herpetofaunal communities on upland streams and beaver-impounded streams in the Upper Piedmont of South Carolina. *Amer. Midl. Natur.* 145:54-65.
- Murphy, P. G. & A. E. Lugo.** 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Noguera, F. Vega-Rivera, J. H. García-Aldrete, A. N. & M. Quesada-Avenidaño (Eds).** 2002. *Historia Natural de Chamela Instituto de Biología*, UNAM. México D.F. México.
- Núñez, R. & B. Millar.** 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *J. Zool.* 252:373-379.
- Ornelas, J. M. Arizmendi, M. del C. Marquez-Valdelamar, L. & M. de L. Navarrijo.** 1993. Variability profiles for line transect bird censuses in a tropical dry forest in Mexico. *The Condor* 95:422-441.
- Pearman, P. B.** 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conserv. Biol.* 11:1211-1225.
- Pearman, P. B. Velasco, A. M. & A. López.** 1995. Tropical amphibian monitoring: a comparison of methods for detecting inter-site variation in species' composition. *Herpetologica* 51:325-337.
- Pianka, E.** 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48:333-351.
- Pough, F. H. Andrews, R. H. Cadle, J. E. Crump, M. L. Savitzky, A. H. & K. D. Well.** 1998. *Herpetology*. Prentice Hall. New Jersey.

- Potts, M. D.** 2003. Drought in a Bornean everwet rain forest. *J. Ecol.* 91:467-474.
- Ramírez-Bautista, A.** 1994. *Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México.* Cuadernos del Instituto de Biología No. 23. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Ramírez-Bautista, A.** 1995. Demografía y Reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región Chamela Jalisco. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- \_\_\_\_\_. 2004. Diversidad de estrategias reproductivas en un ensamble de lagartijas de una región tropical estacional de las costas del Pacífico de México. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* 12(1):7-16.
- Ramírez-Bautista, A. & A. García.** 2002. Diversidad de la herpetofauna de la región de Chamela. Pp. 251-263. In: F. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete & M. Quesada-Avedaño (Eds). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México D.F. México.
- Ramírez-Bautista, A. & C. E. Moreno.** 2006. Análisis comparativo de la herpetofauna de cuatro regiones geográficas de México. In: A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez & F. Mendoza-Quijano (Eds.) *Inventarios Herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad.* Publicación Especial. Sociedad Herpetológica Mexicana, A.C. pp. 74-98.
- Ricklefs, R. E.** 2001. The Economy of Nature. Fifth Edition. Freeman Bookshelf. Szaro, R. C. & S. C. Belfit. 1986. Herpetofaunal use of a desert riparian island and its adjacent scrub habitat. *J. Wildl. Manage.* 50:752-761.
- Scott, N. J.** 1976. Abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica.* 8:41-58.
- Sanders, T. A. & W. D. Edge.** 1998. Breeding bird community composition in relation to riparian vegetation structure in the western United States. *J. Wildl. Manage.* 62:461-473.
- Tews, J. Brose, U. Grimm, V. Tielbörger, K. Whichman, M. C. Schwager, M. & F. Jeltsch.** 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogra.* 31:79-82.
- Toft, C.A. & W.E. Duellman.** 1979. Anurans of the lower Rio Lullapichis. Amazonian Peru: A preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* 35:71-77.
- Tilman, D., C. L. Lehman, C. L. y K. T. Thomson.** 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94:857-1861
- Trejo-Vázquez, I.** 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Trejo-Vázquez, I. & R. Dirzo.** 2000. Deforestation of seasonally dry forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94:133-142.
- Vallant, D.** 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *J. Trop. Ecol.* 18:725-742.
- Valenzuela, D. & G. Ceballos.** 2000. Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. *J. Mammal.* 81:810-819.
- Villers-Ruiz, L. & I. Trejo-Vázquez.** 1997. Assessment of the vulnerability of forest ecosystems to climate change in Mexico. *Clim. Res.* 9:87-93.
- Williams, B. K. Mahabir, S. Schlager, J. & D. E. Capen.** 1997. Patterns in wildlife-vegetation association matrices. *J. Environ. Manage.* 51:1-13.
- Wolda, H.** 1988. Seasonality and the community. Pp. 69-95. In: J. H. Gee & P. S. Giller (Eds). *The Organization of the communities.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Recibido: 24 de agosto de 2007

Aceptado: 10 de marzo de 2008