



El Colegio de la Frontera Sur

Diversidad y selección de hábitat de reptiles en sitios con
diferentes estados de regeneración vegetal en el ejido
X-Hazil Sur y anexos, Quintana Roo

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Víctor Hugo González-Sánchez

2012

Dedicatoria

A mis padres:

Por inculcarme ese amor a la vida en todas sus manifestaciones, por apoyarme y respetarme incondicionalmente en todas mis decisiones, por sus grandes virtudes y sobretodo, por su ejemplo de vida.

A Julio, Ruth y Dynorah:

Por todo el ánimo que me dieron, su comprensión y paciencia, por el camino de vida compartido y lo que falta.

Agradecimientos

Al Dr. David González Solís, por aceptar ser mi tutor, por toda su paciencia, apoyo y enseñanzas.

Al Dr. Rogelio Cedeño Vázquez, por toda la orientación y guía brindadas, por su sencillez y accesibilidad.

Al Dr. Héctor Hernández Arana, por todas sus valiosas aportaciones y porque, muy a su manera, contribuyó a enriquecer este trabajo de manera importante.

A los doctores Gerald Islebe, Yann Lucien Hénaut y Pierre Charrau, quienes aceptaron ser revisores de este trabajo, por su disponibilidad y aportaciones.

A José Santos, quien de alguna manera logra encontrar los pergaminos científicos más raros e inaccesibles, así hayan sido escritos en sánscrito. Por su amabilidad y gran disposición.

A las personas que se tomaron la molestia de revisar pacientemente el manuscrito de tesis y/o el protocolo y que aportaron esos valiosos puntos de vista que nunca sobran: Dr. Pedro Macario (ECOSUR), por su ayuda en el diseño de la investigación, M. en C. Carlos Barrientos (UADY) y Biol. Laura Fernández, por su asesoría en la parte estadística y M. en C. Gustavo Quintero (UAA) quien tuvo la amabilidad de revisar el documento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para estudios de posgrado (Num. 40318)

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) por la contribución económica a través del programa de apoyo a la tesis de maestría (PATM), a Magda Hernández y Patricia Bardales, quienes con mucha paciencia siempre me apoyaron y orientaron en todos los trámites concernientes al posgrado.

A la gente de las comunidades de X-Hazil Sur y Chancáh Veracruz, en especial a Rosita Quiñones e Isidro Cruz, por haberme abierto las puertas de su casa y su gran hospitalidad, así como a X-Grel, Jazz y Chico, por su grata compañía y tolerancia, A Don Celestino, por el alojamiento brindado y estar siempre al pendiente de mí. A don Gabriel Santos, por la autorización para trabajar dentro del ejido, A don Feliciano y Doña Romita, por sus atenciones y compartir tantas historias. A Alejandro, por su guía y enseñanzas en el arte de la monteada y no desesperarse por tantos atascos en el camino.

A mis compañeros de generación, (Aura, Karla, Laura, Lizzie, Rodrigo, Saúl, Sofía, Vianney, etc.) tanto en Chetumal como en otras unidades, con quienes compartí muchas experiencias y también a quienes no fueron mis compañeros, pero que encontré en mi camino: Claudia Vilchis, Dalia Cázares, Dalia de la Cruz, Juan Carlos Hoo Chang, Julio Otero, Liz Lara Sánchez (por tan linda compañía, por tantos buenos momentos que atesoro profundamente), Mar

Fuentes, Micael Deetjens (por tantas aventuras que dejaron muy buenos recuerdos), Paloma Alcázar, Vero Gutierrez y Vero Tibaduiza.

A esos amigos de antaño, a quienes tengo presentes en todo momento: Adrián Coronel, Blanca Elizabeth Romo, Citlalli Rosales, Christian Barrón, Cristian Pérez, Emmerick Rodríguez, Gabriela Quezada, Ismael Zárraga, Itzel Garduño, Karina (Donde quiera que estés), Miriam (Por haber sido fuente de fortaleza en los momentos más difíciles de mi carrera, porque a pesar de mis muchos fallos, siempre respondiste con cariño y verdadera amistad), Missael Caudillo, Nelly Zúñiga (años van y vienen, y sigues siendo la amiga más leal), Rarámuri Reyes, Silvia Torres, Víctor Resendiz, y a Karlilla de Luna (por ese gran cariño que llenó mi vida tanto tiempo).

A todos ellos, de corazón... Gracias

RESUMEN

Una de las principales fuentes de disturbio en la península de Yucatán es, desde tiempos precolombinos, el sistema de milpa itinerante o tumba-roza-quema, el cual es considerado como una de las actividades más destructivas para los ecosistemas, y ha transformado a dicha península en un mosaico de parches de milpa y vegetación secundaria, con distintos grados de regeneración.

En un ejido de la zona maya de Quintana-Roo, se estableció una cronosecuencia integrada por acahuales con edades de regeneración entre uno y 10 años, en dicho sistema se registraron 18 especies de reptiles, la mayoría de ellas asociadas a disturbio. El sitio con antigüedad menor a un año fue el que presentó la menor riqueza de especies, mientras que los sitios de mayor edad tuvieron valores de riqueza más altos.

La diversidad y distinción taxonómica señalan la pérdida de especies al interior de los sitios más jóvenes, sin que esto se manifieste en la amplitud de la estructura taxonómica de la comunidad. Las pruebas de embudo fallaron en detectar algún patrón de degradación del hábitat, aunque ello puede atribuirse a errores en el diseño de muestreo.

La estacionalidad no tuvo influencia significativa en la estructura de las comunidades de reptiles en el sistema. Por el contrario, se apreciaron diferencias entre sitios, los que se conformaron en dos grupos; recientes y antiguos. Caracterizándose respectivamente por especies llaneras y especies asociadas a sitios con una mayor altura del sustrato.

Se encontró que existen diferencias en las características del microhábitat que permiten separar a las distintas especies, siendo el porcentaje

de suelo desnudo, la altura del sustrato, la temperatura del sustrato y la altura máxima de la vegetación las variables de mayor importancia. *S. chrysostictus*, *Aspidoscelis angusticeps*, *A. maslini* y *Ameiva undulata* mostraron preferencias a sitios con espacios abiertos, buena disponibilidad de sol y temperaturas elevadas. *Anolis rodriguezii* y *A. sericeus* se encontraron más asociados a sitios con vegetación alta.

Palabras Clave: Disturbio, cronosecuencia, sucesión ecológica, distinción taxonómica, milpa itinerante.

CONTENIDO

	Pág.
Dedicatoria.....	I
Agradecimientos.....	II
Resumen.....	IV
Índice de figuras.....	VIII
Índice de cuadros.....	IX
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Marco de referencia.....	1
1.2. Antecedentes.....	7
1.4. Planteamiento del problema e hipótesis.....	14
1.5. Objetivos.....	15
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
2.1. Área de estudio.....	15
2.2. Diseño de muestreo.....	21
2.3. Muestreos.....	24
2.4. Colecta de organismos.....	26
2.5. Obtención de datos.....	26
2.6. Análisis de datos.....	27
3. RESULTADOS.....	33
3.1. Riqueza y diversidad taxonómica.....	33
3.2. Estacionalidad y diferencia entre sitios.....	39
3.3. Selección de Microhábitat.....	44
4. DISCUSIÓN.....	48
4.1. Riqueza y diversidad.....	49
4.1.1. Riqueza y diversidad específica.....	49
4.1.2. Diversidad y distinción taxonómica.....	53
4.2. Estacionalidad y diferencias entre los sitios.....	60

4.2.1. Estacionalidad.....	60
4.2.2. Diferencias entre los sitios.....	62
4.3. Selección de microhábitat.....	67
4.4. Reflexiones sobre conservación.....	71
5. CONCLUSIONES.....	77
6. RECOMENDACIONES.....	80
7. LITERATURA CITADA.....	80
8. ANEXOS.....	106
8.1 Figuras.....	106
8.2 Cuadros.....	109
8.3 Documentos.....	114

ÍNDICE DE FIGURAS

No.		Pág.
1	Localización del ejido X-Hazil Sur y anexos.....	16
2	Diagrama ombrotérmico (climograma) para el área de estudio en 2010.....	17
3	Método de registro por encuentro visual (VES).....	25
4	Curva de acumulación de especies para todos los sitios.....	35
5	Curvas de acumulación de especies por sitios.....	36
6	Distinción taxonómica promedio $\Delta+$ (Embudo).....	38
7	Variación en la distinción taxonómica $\Delta+$ (Embudo).....	39
8	Análisis Canónico de Coordenadas principales (a) Distribución de los recorridos a lo largo de los ejes. (b) Ejes de correlación de Spearman.....	42
9	Análisis Canónico de Coordenadas principales (a) Distribución de las especies a lo largo de los ejes. (b) Ejes de correlación de Spearman.....	46
FA1	Diseño de muestreo.....	106
FA2	Distancias taxonómicas entre especies.....	107
FA3	Diseño de muestreo alternativo.....	108

ÍNDICE DE CUADROS

No.		Pág.
1	Abundancias absolutas de las especies por sitio.....	34
2	Estimaciones de los componentes de variación.....	40
3	Matriz de clasificación de los recorridos.....	43
4	Porcentajes de similitud (SIMPER).....	44
5	Matriz de clasificación por especies.....	47
6	Selección de sustrato por especie.....	48
CA1	Registros mensuales de temperatura y precipitación pluvial durante el 2010 para Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo.....	109
CA2	Lista actualizada de las especies de reptiles reportadas para el ejido X-Hazil Sur y anexos, y su estado de conservación en la NOM-059-SEMARNAT-2010.....	110
CA3	Índices de diversidad taxonómica por sitio.....	111
CA4	Valores de la ponderación taxonómica (ω).....	111
CA5	Correlación entre los recorridos y las coordenadas canónicas (CAP).....	112
CA6	Correlación entre las variables de microhábitat y las coordenadas canónicas (CAP).....	113

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco de referencia

Existe un consenso generalizado que señala que la distribución de los organismos está delimitada por las variables ambientales y que, mediante la estimación de estas, es posible obtener aproximaciones aceptables sobre el hábitat de una especie (Austin, 2007). Esto es así, debido a que se cree que las relaciones entre especies, la abundancia de éstas y las condiciones ambientales están fuertemente correlacionadas (Tilman, 2004). Aunado a esto, la estructura física del hábitat puede influir directamente sobre la biología de las especies locales, a través de la alteración de las variables físicas y provee refugios contra la competencia, depredación y disturbio (Lenihan, 1999).

La relación entre el ambiente y la composición de las comunidades dio lugar a uno de los postulados fundamentales de la teoría ecológica: la “hipótesis de la heterogeneidad del hábitat”, la cual asume que los hábitats estructuralmente complejos, son capaces de proveer una gran cantidad de nichos y formas de explotar los recursos ambientales para las especies que en ellos habitan, incrementado con ello la diversidad de especies (Tews et al., 2004). Ello implica una relación positiva entre la complejidad del hábitat y el número de especies, lo que ha sido ampliamente demostrado en vertebrados; destacándose de manera importante los trabajos de MacArthur y MacArthur (1961) y Pianka (1967). Sin embargo, también existe un reducido número de investigaciones, donde la relación es inversa (Vonesh, 2001; Tews et al., 2004).

Para explicar cómo se origina esta diversidad de ambientes y especies, existen dos corrientes principales de pensamiento: La primera se refiere a las teorías del equilibrio, las cuales asumen que la composición de la comunidad

en un sitio es resultado de las interacciones biológicas (competencia y depredación). La segunda se fundamenta en las teorías del no equilibrio, donde la diversidad y coexistencia de las especies en el hábitat son atribuidas a los procesos de disturbio y reclutamiento (Reice, 1994).

De acuerdo con las teorías del no equilibrio, un disturbio es cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera el ecosistema, la estructura de la comunidad o población de una especie determinada, y cambia la disponibilidad de los recursos y sustratos, o modifica el ambiente físico (White y Pickett, 1985) permitiendo, directa o indirectamente, que nuevos individuos o colonias se establezcan en el sitio (Sousa, 1984). Ello suele ocurrir en forma de una secuencia continua y direccional de colonización y extinción de especies, ajena a los ciclos estacionales, conocida como “sucesión ecológica”, cuando ocurre sobre un área con remanentes de una comunidad biótica anterior (usualmente en sitios con algún disturbio previo), se denomina “sucesión secundaria (Begon et al., 2006).

El disturbio suele manifestarse en forma de una fuerza física (i.e. fuego, inundación, heladas, sequías, huracán) que daña los sistemas naturales y remueve a los organismos (Reice, 1994). Estos eventos pueden ocurrir naturalmente en muchos ecosistemas, a escalas que van desde el microhábitat, hasta nivel de paisaje. Dependiendo de la frecuencia y la intensidad del disturbio, los efectos en la flora y fauna pueden ser, tanto destructivos, como benéficos. Esto es, mientras los eventos extremos son raros y potencialmente dañinos, un disturbio moderado es importante en el mantenimiento de la heterogeneidad del hábitat, para así lograr la perpetuación

de una importante variedad de especies, incluyendo a los anfibios y reptiles (Morin, 2005).

Un apoyo fundamental a las teorías del no equilibrio fue la descripción hecha por Hutchinson (1953), acerca de un mecanismo que puede explicar la coexistencia de especies potencialmente competidoras en un mismo sitio. Dicho mecanismo consiste en áreas sujetas a “eventos catastróficos” periódicos, en los cuales frecuentemente se abren nuevos espacios para la colonización de especies. Por consiguiente, una especie que enfrente presión por competencia podría sobrevivir al colonizar nuevos espacios (o biotopos) abiertos por estos eventos catastróficos, siempre y cuando sea más eficiente para dispersarse que la especie competidora fuerte, convirtiéndose en lo que Hutchinson llamó “una especie fugitiva”.

Existen distintas opiniones sobre el papel que juegan los disturbios en los ecosistemas. Probablemente, la más común es aquella que considera al disturbio como un factor que impide la progresión de una comunidad hasta el clímax, al provocar una regresión en el ciclo de sucesión (Odum, 1993). Esta afirmación, básicamente implica que los ecosistemas tienden a regresar a su estado de clímax después de un disturbio (Reice, 1994). Dicha noción ha sido duramente cuestionada en años recientes, a tal grado que la idea de una comunidad estática es considerada “inocente” (Begon et al., 2006). Los ecólogos que sostienen la postura contraria afirman que el equilibrio es un estado raro en los ecosistemas (Sousa, 1984), y que el estado normal de las comunidades bióticas y ecosistemas no será el clímax, sino un permanente estado de recuperación del último disturbio (Reice, 1994).

Un escrito fundamental fue la revisión de Connell (1978) sobre las teorías existentes acerca de la diversidad de las selvas tropicales y arrecifes de coral, donde explica el papel del disturbio como condicionante de la diversidad biológica a través de la “Hipótesis del disturbio intermedio”, mecanismo descrito anteriormente por Grime (1973) (ver la discusión de Wilkinson (1999) sobre el origen de esta hipótesis). Dicha hipótesis retoma muchos de los postulados de Hutchinson (Op. Cit.), y señala que la máxima diversidad de especies en un sitio estará dada cuando los disturbios ocurran de manera periódica, pero con frecuencia, intensidad y extensión “intermedias” [sic] (Connell, 1978).

Otra de las teorías mas influyentes sobre la relación entre disturbio y diversidad fue presentada por Huston (1979), quien sostiene que la diversidad deberá ser alta en comunidades cuyo estado de equilibrio es prevenido por condiciones fluctuantes, evitándose así la desaparición de especies por exclusión competitiva. Los principales postulados de Huston son los siguientes: 1) La mayoría de las comunidades naturales se encuentran en un estado permanente de no equilibrio, 2) Las diferentes especies que integran la comunidad tienen distintas tasas de incremento poblacional, 3) Los cambios en las variables ambientales afectan por igual las tasas de incremento poblacional de todas las especies (Ibídem).

En este sentido, la diversidad puede ser mantenida por reducciones periódicas de la población, o bien por una baja tasa de exclusión competitiva. El efecto de estos factores es claramente dependiente uno del otro, y es de esperarse que interactúen y alcancen algún tipo de equilibrio dinámico, en el cual la diversidad de una comunidad puede permanecer relativamente

constante a lo largo del tiempo. Esta apreciación, denominada por Huston (1979) como “teoría del equilibrio dinámico”, asume que un incremento en la frecuencia de reducción de la población puede tener un efecto en la diversidad similar a una disminución en las tasas de crecimiento poblacional. Si ambas disminuyen, este balance dinámico podría permanecer esencialmente igual. Por lo tanto, el nivel de diversidad en equilibrio dinámico variará en respuesta a los cambios en las tasas de incremento poblacional o de frecuencia de reducción (Ibíd.).

Una de las principales fuentes de disturbio para las selvas de la Península de Yucatán es, desde tiempos precolombinos, el sistema de milpa itinerante, el cual ha transformado la península en un mosaico de parches de milpa y vegetación secundaria, con distintos grados de regeneración. Esto ha convertido a la región en un paisaje caracterizado por la heterogeneidad y fragmentación (Hartter et al., 2008), y hace que la península sea un sitio apropiado para estudiar los efectos de un disturbio repetitivo en las comunidades faunísticas.

El sistema de milpa itinerante, o más comúnmente llamado tumba-roza-quema (TRQ), puede definirse como aquél sistema de agricultura donde el terreno es clareado y cultivado por periodos de tiempo menores al periodo de barbecho (Conklin, 1957, citado por Finegan y Nasi 2004). De manera general, se puede decir que se compone de cinco fases: 1) Selección, 2) Corte, 3) Quemado, 4) Cultivo y 5) Barbecho. De estas, las primeras 3 fases involucran la remoción de vegetación no deseada; mientras que las últimas dos comprenden el control de la nueva vegetación en el sitio. Además, la duración de estas últimas dos etapas siempre será variable dependiendo del tipo de

cultivo y las condiciones ambientales (Conklin, 1961). Paralelamente a los procesos de conversión de suelo, nuevas parcelas de cultivo son establecidas de manera simultánea. De esta manera, la milpa itinerante transforma gradualmente un paisaje homogéneo en una serie de mosaicos de vegetación, que comprenden tierras agrícolas en barbecho con distintos grados de regeneración, y de selva madura (Finegan y Nasi, 2004; Pulido y Caballero, 2006).

Comúnmente, se piensa que cualquier actividad extractiva es nociva para la biodiversidad, ya que llevan a la degradación sistemática de los ecosistemas y son, en la mayoría de los casos, benéficas solo para algunas especies de interés comercial (Struhsaker, 1998). En el caso de una actividad extractiva repetitiva, como la milpa itinerante, se ha visto que facilita la colonización por parte de especies vegetales invasoras (i.e. *Pteridium* spp.) y que éstas, a su vez, van dificultando la recuperación de las especies nativas en los ciclos subsecuentes (Schneider, 2004). Además, el sistema TRQ ha sido asociado a efectos negativos sobre la cobertura vegetal (Lawrence, 2004) y a alteraciones sobre los ciclos biogeoquímicos, tal y como lo documentaron Eaton y Lawrence (2009) con la pérdida de captación de carbono en las selvas de Yucatán, y como reporta Diekmann (2001) con el incremento de las concentraciones de fósforo en el suelo de Campeche.

Se considera a la TRQ como una práctica perjudicial, a tal grado que en algunos países del mundo se ha optado por prohibir definitivamente su práctica en áreas destinadas para la conservación (Namgyel et al., 2008). Sin embargo, este es un sistema muy diverso, que se practica sobre diferentes ecosistemas en el mundo, con distintos métodos, intensidades y frecuencias. Los efectos de

la milpa itinerante en la diversidad biológica dependen de las características específicas del disturbio creado (tipo, intensidad, duración, frecuencia) y del nicho, dieta, hábitat y otros requerimientos de las especies afectadas (Ibíd). Por ejemplo, Valdez-Hernández (2001) señala que el sistema TRQ, a diferencia de otros sistemas de clareo, permite una recuperación más rápida de la cobertura vegetal en los primeros estados de sucesión.

En este sentido, el estudio de la ecología de reptiles y anfibios es de particular interés, ya que históricamente, y en comparación con otros grupos de vertebrados, la herpetofauna ha recibido menor atención por parte de los investigadores (Thompson et al., 1998). De acuerdo con Renken (2006), la herpetofauna es particularmente vulnerable a los efectos de un disturbio por diversas razones. Por ejemplo, los reptiles tienen distancias de movimiento relativamente pequeñas, así que generalmente son incapaces de moverse a otras ubicaciones distantes para escapar. Generalmente, el fuego remueve la cobertura orgánica del suelo, la cual sirve como sitio de refugio a los reptiles. Finalmente, las alteraciones en la cobertura vegetal y dosel pueden traer cambios en la humedad del suelo, así como incrementar los espacios abiertos para termorregular (Ibíd.). Por ende, es de esperarse que los reptiles sean muy sensibles a los efectos de la milpa itinerante.

1.2 Antecedentes

Los trabajos sobre herpetofauna en la Península de Yucatán se remontan hasta el año de 1830, cuando John Edward Gray publica su catálogo de especímenes del British Museum, que incluye especímenes de reptiles originarios de esta región (Lee, 1996). Otra aportación importante durante el

siglo XIX fue el capítulo de Günther, en la *Biología Centrali-Americana* (1885-1902) con algunos registros de reptiles para dicha península. Medio siglo después, Hobart Smith (1938) publicó un listado de ejemplares colectados en los estados de Yucatán y Campeche. Asimismo, los listados generales de herpetofauna mexicana publicados por Smith y Taylor (1945, 1948; 1959) contenían registros de especies y localidades de la península. A finales de la década de los 40, Mauro Cárdenas formó una pequeña colección de lagartijas y serpientes provenientes de los linderos del municipio de Felipe Carrillo Puerto, Q. Roo (Lee, 1996). En la segunda mitad del siglo XX, el auge turístico de Quintana Roo, con la consiguiente construcción de carreteras, facilitó el acceso a muchas zonas poco exploradas del estado permitiendo, en fechas recientes, la realización de numerosos inventarios herpetofaunísticos publicados en varias obras (Lee, 1980, 1996; Campbell, 1998; Lee, 2000; Calderón-Mandujano et al., 2003; Cedeño-Vázquez et al., 2003; Calderón-Mandujano, 2006b; Calderón-Mandujano et al., 2008; Calderón-Mandujano y Cedeño-Vázquez, 2011) y localmente representados en la Colección Herpetológica del Museo de Zoología de ECOSUR-CHETUMAL..

A la fecha, la mayoría de los estudios sobre diversidad biológica en paisajes agrícolas se han enfocado a describir únicamente patrones estáticos de abundancia y riqueza de especies (Chazdon et al., 2009). Por ello, la literatura existente sobre el impacto que tiene la milpa itinerante en los ecosistemas, aunque abundante, es limitada en sus enfoques: generalmente, dichos trabajos se han enfocado a los patrones de recuperación de la cubierta boscosa y las comunidades vegetales, sobretodo en Sudamérica (Uhl, 1987; Saldarriaga et al., 1988; Vieira y Proctor, 2007) y la India (Toky y

Ramakrishnan, 1983; Rao y Ramakrishnan, 1989). En México, la mayoría de los trabajos de esta índole se han realizado en la Península de Yucatán (Read y Lawrence, 2003; Hartter et al., 2008), y sólo Hammond (1995) realizó su trabajo en las cercanías del Cañón del Sumidero en Chiapas.

Los efectos de la TRQ sobre la fauna silvestre han sido documentados frecuentemente en aves, como lo hicieron Blake y Loiselle (2001) en Costa Rica, Ingle (2003) en Filipinas y Smith *et al.* (2001) en Nuevo Becal, Campeche. Entre los trabajos enfocados a mamíferos, destacan los de Wilkie y Finn (1990) en Zaire, Smith (2005) en Panamá, Naughton-Treves *et al.* (2003) en Brasil y el trabajo de Medellín y Equihua (1998), en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, Chiapas.

Los estudios sobre el efecto de la TRQ en la herpetofauna son escasos. Durante la revisión de literatura solo se pudieron localizar dos ejemplos, uno en Papúa Nueva Guinea (Bowman et al., 1990) y otro en la India (Pawar et al., 2004). Sin embargo, y considerando que reiteradamente se ha señalado al cambio de uso de suelo como la principal amenaza para la conservación de los reptiles y anfibios (Gibbon et al., 2000; Suazo-Ortuño et al., 2008), podemos encontrar numerosos trabajos realizados en nuestro país, que abordan los efectos que tienen los disturbios o cambios en el paisaje sobre la diversidad de reptiles en un sitio (Cruz-Sáenz et al., 2006; Urbina-Cardona et al., 2006; Luja et al., 2008; Martínez-Morales, 2008; Sigala-Rodríguez y Greene, 2009). Desafortunadamente, estos trabajos se limitan a describir sólo dos sitios con estados fijos (perturbado y no perturbado), o comparaciones de un mismo sitio, pero en dos periodos de tiempo muy distantes entre sí (e.g., Sigala-Rodríguez y Greene, 2009).

En el caso de la Península de Yucatán, la única investigación sobre la riqueza de la herpetofauna en una serie de estados de recuperación en la vegetación, es la realizada por Calderón-Mandujano *et al.* (2008) en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche. En dicho trabajo, se compara la composición específica de reptiles en tres estados sucesionales (<10 años, 10-25 años y >30 años) de dos biomas distintos (selva mediana y selva baja), aunque sin establecer el origen del disturbio. Los autores concluyeron que los sitios con distintos grados de recuperación presentan una diferencia importante en la diversidad y abundancia de reptiles. Además, la mayor diversidad se encuentra en los sitios con mayor tiempo de recuperación.

Para el ejido X-Hazil sur y anexos, se cuenta con el trabajo de Martínez-Morales (2008), quien determinó la diversidad de reptiles en dos sistemas productivos (milpa y aprovechamiento forestal). Dicha investigación establece que la composición de especies difiere según la intensidad y tipo de disturbio, encontrando mayor similitud entre los sitios con aprovechamiento forestal, mientras que el cultivo de maíz es el más disímil de todos los tratamientos. En dicho trabajo, si bien se establece una relación entre disturbio y tiempo de recuperación, no se analiza la composición de la herpetofauna a través de una serie de estados (cronosecuencia), sino a través de estados fijos (aprovechamiento reciente y lejano). Asimismo, omite por completo cualquier análisis de estructura o selección del hábitat por parte de los organismos. Durante la revisión de literatura, no se pudo encontrar ningún trabajo realizado en México que aborde esta problemática a través de una serie de estados con tiempo distinto de recuperación, mucho menos que relacionen la presencia de las especies con los distintos componentes estructurales del ecosistema.

Actualmente, la diversidad biológica se encuentra sujeta a una enorme presión por parte del ser humano. En los últimos 50 años, las actividades humanas se han incrementado considerablemente, transformando en mayor o menor medida todos los ecosistemas de la Tierra (Vitousek, 1994; Primack et al., 2001; Millennium-Ecosystem-Assessment, 2005). Todos los grupos taxonómicos han registrado una disminución en la distribución y abundancia de sus poblaciones, llegando a un 40% de pérdida en la mayoría de los casos (Convenio-Diversidad-Biológica, 2006), sin que a la fecha, se haya logrado una reducción en la tasa de pérdida de diversidad (Butchart *et al.*, 2010). Recientemente, se ha considerado que los reptiles enfrentan una crisis de diversidad equiparable, en muchos sentidos, a la observada en años recientes en anfibios (Gibbon et al., 2000). Por ejemplo, se estima que para el año 2080, un 58% de las especies mexicanas del género *Sceloporus* podrían extinguirse por efectos del calentamiento global (Sinervo et al., 2010).

En México, las tendencias de cambio en la cobertura de la vegetación se reflejan en una pérdida observada en los principales ecosistemas terrestres. En cuanto a las selvas húmedas se refiere, la tasa de deforestación es la más alta en el país, correspondiendo a una pérdida anual de 2.6% en el periodo 1976-1993, y de 1.3% anual en el periodo 1993-2002. La vegetación considerada como selva húmeda conservada representa el 33.3% de la vegetación total remanente de este tipo. El restante 65.7%, correspondiente a 6.3 millones de hectáreas, está constituido por vegetación secundaria con diferentes grados de perturbación (Challenger y Dirzo, 2009).

A nivel global, el principal proceso de pérdida de cobertura vegetal en los trópicos es la transformación de las selvas en espacios para agricultura

(Achard et al., 2002). En este inicio de siglo, el sistema de milpa itinerante es responsable de al menos 35% de la deforestación en América Latina, 50% en Asia y 70% en África (Lawrence et al., 2007).

Hoy en día se cree que las selvas tropicales secundarias serán las que predominen en el futuro (Corlett, 1994; Wright y Muller-Landau, 2006a). Existe cierto optimismo al respecto, ya que son varios los autores quienes consideran que el crecimiento de selvas secundarias puede reducir, e incluso revertir, las pérdidas de biodiversidad en un área (Dunn, 2004; Wright y Muller-Landau, 2006b). Por otro lado, se ha señalado que las selvas tropicales secundarias están expuestas a muchos factores nocivos como aislamiento, erosión, degradación de nutrientes, invasión de especies exóticas, etc., y que dichos parches, debido a la frecuente conversión del suelo, suelen desaparecer del paisaje al poco tiempo (Gardner et al., 2007a). Por estas razones, las selvas secundarias no necesariamente son buenos refugios para la biodiversidad, aunque sí son importantes para la conservación de especies, tan sólo por la enorme superficie que representan. Tomando en cuenta lo anterior, es imperativo emprender investigaciones en hábitats perturbados para determinar el papel que desempeñarán estas extensiones de vegetación en la conservación de las especies (Wright y Muller-Landau, 2006b).

El intenso debate sobre el futuro de las especies tropicales se debe, en gran medida, al déficit de información concerniente al estado de la biodiversidad en los paisajes rurales afectados por el ser humano. Debido a que la gran mayoría de los inventarios y estudios ecológicos han sido desarrollados en reservas y áreas protegidas, con bajos niveles de intervención humana, sin considerar que el 90% de las selvas tropicales se encuentran

fuera de las áreas protegidas y, por lo tanto, sujetas a una intensa actividad antrópica (Chazdon et al., 2009).

Existen numerosos criterios para determinar qué áreas merecen una especial consideración para su protección, tales como el número de endemismos, número de especies en la lista roja o grupos de especies indicadoras (Bladt et al., 2008). La distinción taxonómica, por ejemplo, constituye un buen aproximado de la diversidad genética de una comunidad, y es de especial interés si se considera que los grupos de especies estrechamente emparentadas entre sí, tienen menor valor para su conservación, que aquellas especies con poca relación entre ellas (Warwick y Somerfield, 2008). Sin embargo, se ha prestado muy poca atención a analizar la forma cómo la degradación ambiental afecta la estructura filogenética de las comunidades, y de la medida en que de dicha estructura es útil para el monitoreo ecológico (Clarke y Warwick, 2001b). Para Latinoamérica, sólo existe el trabajo de Sosa-López et al. (2005), quienes evaluaron los efectos de la degradación ambiental sobre la diversidad taxonómica de las comunidades ícticas en Laguna de Términos, Campeche, y las publicaciones de Campbell y Novelo-Gutiérrez (2007) y Campbell et al. (2008) con insectos acuáticos en Hidalgo, México.

Aún cuando se estima que las comunidades de vertebrados en la Península de Yucatán son ricas en especies, son menos diversas que en otras regiones del centro y occidente de nuestro país (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010), como se refleja en las comunidades de anfibios y reptiles (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). No obstante, la Península de Yucatán se distingue por una alta diversidad filogenética y taxonómica comparada con muchas áreas de

Centro y Sudamérica (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010). Por lo tanto, los estudios enfocados en la diversidad taxonómica son fundamentales para determinar los puntos críticos en la conservación de los reptiles en la península.

1.4 Planteamiento del problema e hipótesis

Considerando que la deforestación y transformación de la cobertura de suelo es la principal amenaza para la diversidad biológica en nuestro planeta (Tilman et al., 1994; Vitousek, 1994), la finalidad de este trabajo es brindar un mejor entendimiento sobre los procesos de transformación del suelo y perturbación por el sistema de milpa itinerante, y cómo estos influyen en la composición de las comunidades bióticas. Para tal efecto, se eligieron las comunidades de reptiles que habitan en áreas con distintos grados de regeneración de la vegetación. Además, a diferencia del enfoque tradicional de considerar únicamente la presencia-ausencia de especies potencialmente indicadoras en distintos sitios, se buscó determinar cómo estas especies se encuentran asociadas a los componentes espaciales de su hábitat. Partiendo de esta idea, se plantearon las siguientes preguntas de investigación:

- ¿Cómo incide el estado de regeneración de la vegetación en la diversidad de reptiles en sitios afectados por la agricultura de tumba-roza-quema?
- ¿Cuáles son las especies de reptiles más representativas de cada estado de regeneración de la vegetación?
- ¿Existe una relación entre la presencia de ciertas especies de reptiles y el microhábitat que seleccionan?

Con base en estas tres preguntas, y asumiendo que la heterogeneidad del sistema tiende a incrementarse conforme el tiempo de recuperación es mayor (Margalef, 1963; Odum, 1969; Hawlena y Boukila, 2006), se planteó la siguiente hipótesis: “La diversidad de reptiles será mayor conforme el estado de sucesión vegetal sea más avanzado y la complejidad estructural del sitio aumente”.

1.5 Objetivos

Objetivo general:

- Determinar la diversidad y selección de hábitat de reptiles en zonas afectadas por agricultura de tumba-roza-quema.

Objetivos específicos:

1. Estimar la diversidad de reptiles a través de un gradiente de sitios de vegetación secundaria (acahuales) con distintas edades.
2. Reconocer qué especies de reptiles se encuentran asociadas a cada edad de los acahuales.
3. Distinguir qué características del microhábitat están asociadas con las especies de reptiles más abundantes.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El ejido X-Hazil sur y anexos abarca una superficie total de 54,904 has y se encuentra localizado en la parte central de Quintana Roo (Fig. 1), entre los 19°13'07"-19°30'36" N y 87°52'40"-88°06'55" O (Macario et al., 1995). Cuenta con tres asentamientos humanos: X-Hazil sur, Chancah-Veracruz y Uh-May,

los cuales se encuentran habitados por gente de origen Maya-yucateco (Cupul-Noh, 1997) y en conjunto suman alrededor de 1,200 habitantes (INEGI, 2005).

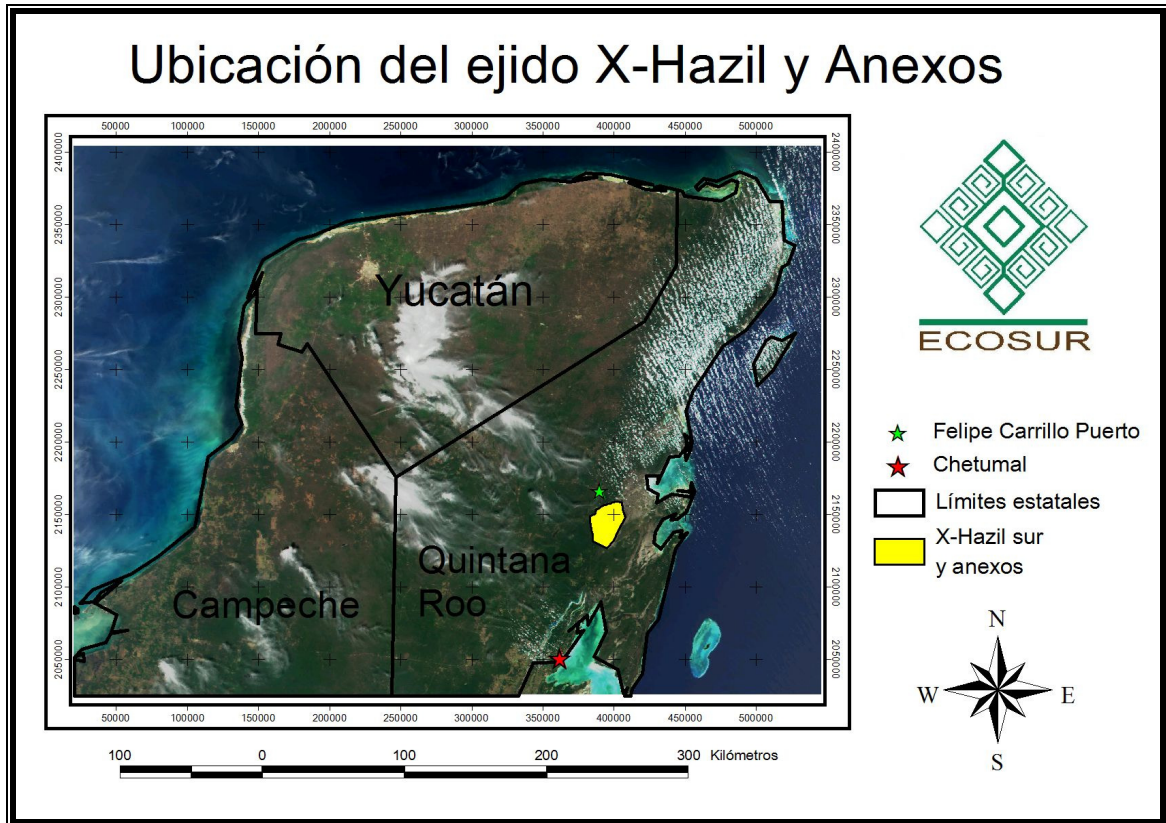


Figura 1. Localización del ejido X-Hazil Sur y anexos en el contexto de la Península de Yucatán.

El clima es del tipo Aw1 (x'), cálido subhúmedo con lluvias en verano y parte del invierno (Rojas-García, 1999). De acuerdo con datos proporcionados por la Comisión Nacional del Agua (Observatorio meteorológico QR08-FCARRILLO), la precipitación anual en el área durante el 2010 fue de ~1,397.3 mm, con una temperatura media mensual de 27° C (Cuadro CA1 en anexos, para más detalles). En el diagrama ombrotérmico o climograma (Gausson y Bagnouls, 1957) se aprecia que las temperaturas se mantuvieron elevadas en el periodo comprendido entre los meses de abril a septiembre, con dos picos muy marcados de precipitación pluvial en los meses de mayo y julio (Fig. 2).

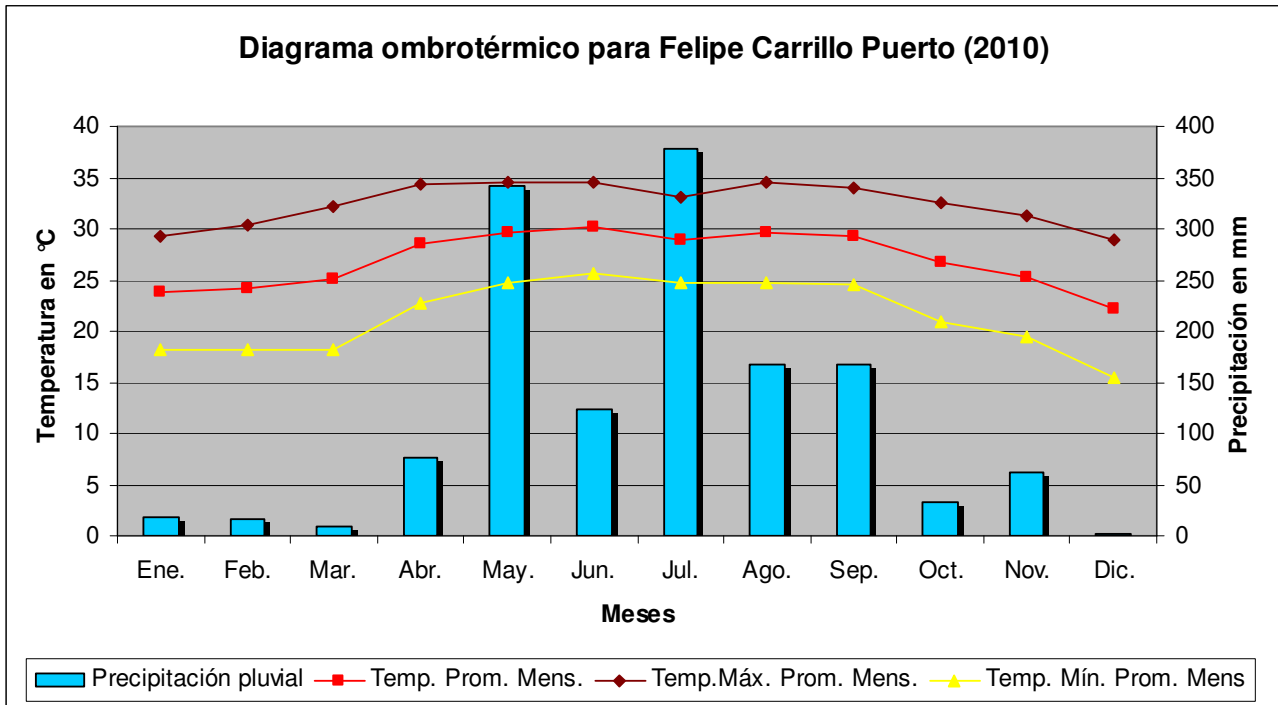


Figura 2. Diagrama ombrotérmico (climograma) con los datos de temperatura promedio mensual, temperatura mínima promedio mensual, temperatura máxima promedio mensual y precipitación pluvial total por meses.

El tipo de vegetación que predomina en el ejido es la selva mediana subperennifolia, con árboles de 18 a 25 m de altura y una cobertura mayor al 70%. Dentro de las especies dominantes en el estrato superior, se encuentran el “chacáh” (*Bursera simaruba*) “chicozapote” (*Manilkara zapota*), “chechén negro” (*Metopium brownei*), “ramón” (*Brosimum alicastrum*), “ya’axnic” (*Vitex gaumeri*), “pochote” o “ceiba” (*Ceiba aesculifolia*), “caoba” (*Swietenia macrophylla*), entre otras (Macario et al., 1995).

Sobre su geología, se sabe que corresponde a la formación geológica Felipe Carrillo Puerto, y está constituida por calizas masivas del Mioceno-Plioceno. El relieve es casi plano con algunas ondulaciones, lo cual le confiere un microrelieve cárstico, con pendiente de 2 a 10%, y 5 a 15 m de altura sobre el nivel del mar. Los suelos son de las categorías de litosol, vertisol y gleysol,

que con base en la terminología maya corresponden a “tzekel”, “kan’kab” y “akal’che” (Macario et al., 1995).

La roca calcárea predominante en el sitio facilita la infiltración de la lluvia hacia los mantos acuíferos, de allí que los escurrimientos superficiales estén ausentes de la región (Rojas-García, 1999). Sin embargo, existen al interior del ejido al menos 29 cuerpos de agua permanentes y otros 12 en los alrededores, que pueden ser clasificados de la siguiente manera: 1) Cenotes, 2) Aguadas, 3) Lagunas y 4) Canales (Ibíd.).

La mayoría de las especies animales reportadas para el ejido son aquellas que están sujetas a aprovechamiento humano. De acuerdo con Cruz (2000), algunas de las especies presentes en el ejido son: “tepezcuintle” (*Agouti paca*), “sereque” (*Dasyprocta punctata*), “tejón” (*Nasua nasua*), “jabalí de labios blancos” (*Tayassu pecari*), “jabalí de collar” (*Tayassu tajacu*), “temazate” (*Mazama americana*), “venado cola blanca” (*Odocoileus virginianus*), “hocofaisán” (*Crax rubra*), “chachalaca” (*Ortalis vetula*) y el “pavo de monte” (*Agriocharis ocellata*).

Sobre la herpetofauna, Martínez-Morales (2008) reporta 30 especies distribuidas entre los distintos sistemas productivos del ejido X-Hazil sur y anexos. La mayoría de estas pertenecen a la familia Colubridae (33%) y Polychrotidae (16%). De todas las especies registradas, *Anolis rodriguezii* es la especie más abundante en todos los sitios muestreados, excepto en los cultivos activos de maíz, donde predomina *Sceloporus chrysostictus*.

El proceso de TRQ que se realiza en el ejido comprende una serie de pasos encaminados a preparar el sitio para la milpa, cosechar, dejar que el sitio se recupere y, al cabo de unos años, reiniciar el proceso. Inicia en los primeros

meses del año, cuando el agricultor elige una porción de selva mediana (*Huamil*) donde se delimita el área que se destinará a la milpa, la cual suele ocupar en promedio una superficie de 3 ha, los pasos de desmonte y/o roza, quema, y siembra se llevan a cabo a mediados de año. De acuerdo con el régimen de lluvias, el ciclo termina con la cosecha del maíz entre los meses de Septiembre a Diciembre (ver Estrada-Lugo, 2005 y Santiago-Cruz, 2000) para mayor detalle) Finalmente, se abandona la milpa por varios años para permitir que la vegetación y el suelo se recuperen, ya que de no dejar descansar al suelo, este va empobreciéndose gradualmente, hasta convertirse en una especie de sabana arbustiva (Macario, 2003).

En este trabajo, se eligieron como puntos de muestreo cuatro sitios, conocidos como "*Acahual*", término que se refiere, en este caso, a la vegetación que crece después de un periodo de descanso en la tierra que se utiliza periódicamente para la producción de cultivos anuales (Acosta-Mireles et al., 2002). Los sitios muestreados se encontraban separados entre ellos por una distancia de al menos 500 metros, y estuvieron inmersos en una matriz de vegetación secundaria con distintos grados de recuperación, por lo general de unos siete años de antigüedad, según informaron los pobladores. Cada uno de estos acahuales fue diferente del resto en cuanto su edad de recuperación, por consiguiente, la composición de su vegetación, y algunas características físicas, fueron particulares para cada acahual, como se detalla a continuación:

El acahual con edad menor a un año se caracterizó por presentar vegetación con una altura promedio menor a dos metros, constituida principalmente por herbáceas y restos de las plantas que constituían la milpa, como maíz, calabaza, frijol, etc. Los arbustos leñosos fueron escasos y se

encontraron unos pocos árboles de gran tamaño como el chechén negro o ya'axnic, que no fueron removidos durante la tumba debido a la dureza de los mismos. Las áreas descubiertas fueron muy abundantes, sobre todo en las porciones con grava de la milpa, mientras que la hojarasca fue escasa. La temperatura en este sitio es notablemente más alta que en los otros acahual, mientras que la sensación de humedad fue mucho menor.

El sitio con tres años de recuperación fue un área de muy difícil acceso, con vegetación muy densa y entramada con abundancia de arbustos leñosos y plantas herbáceas, por consiguiente el dosel fue de poca altura, en general de no más de tres metros, con algunos árboles de gran tamaño esparcidos por el sitio. Al interior del sitio, algunas áreas con abundancia de grava o rocas estuvieron desprovistas de vegetación, mientras que la hojarasca fue escasa en todo el acahual, a diferencia de las ramas pequeñas, que estuvieron esparcidas en cantidad por el suelo, aunque los maderos grandes estuvieron prácticamente ausentes. Debajo del nivel de las ramas de los arbustos, el suelo desnudo constituía un corredor para las especies rastreras, de donde eran muy difíciles de detectar y capturar.

El acahual de cinco años de antigüedad no contrastaba tanto con el sitio anterior, como sí lo hacía respecto al acahual de un año o al de diez; la altura promedio de la vegetación era de aproximadamente cuatro metros y medio, donde ya se podían distinguir con claridad varias especies de árboles, como el ramón, ya'axnic, chacáh, entre otras, aunque difícilmente el diámetro de sus troncos llegaría al medio metro. Los arbustos y las herbáceas son aún abundantes, aunque no con la densidad del sitio anterior, con excepción de la palma de guano (*Sabal yapa*), la cual es muy conspicua, la mayoría de las

herbáceas no alcanza la talla observada en los sitios anteriores. La hojarasca comienza a ser abundante y el suelo menos rocoso y arenoso, producto de la descomposición de la materia orgánica, asimismo, algunos troncos se encontraban esparcidos por el lugar.

Por ultimo, en el sitio más antiguo, los árboles presentaron una altura aproximada de entre siete u ocho metros, en este sitio dejan de ser notables aquellos árboles que no fueron removidos durante la tumba y muchas veces no se distinguen sino por el grosor de su tronco, o si acaso por su altura (nueve o 10 metros), apenas mayor al resto del dosel, las especies de los mismos son mas fáciles de distinguir y es común encontrar algunos de sus frutos en el suelo. El acahual ya no es tan inaccesible ni entramado como en los dos sitios anteriores, ya que la abundancia de herbáceas y arbustos es aún menor, con las hierbas de talla aún más pequeña. La hojarasca es muy abundante, a veces formando capas de varios centímetros en temporada seca, el suelo desnudo es mas escaso y las rocas de gran tamaño son, en muchas ocasiones, el único sustrato libre de hojarasca, abundan los maderos, ramas y troncos caídos, así como restos de corteza. Es el área menos calurosa y más húmeda de todas, donde los claros en el dosel son las únicas aberturas que permiten la entrada directa de luz, favoreciendo la formación de microclimas de mayor temperatura, importantes para varias especies de reptiles.

2.2 Diseño de muestreo

Existen varios métodos para el estudio de la sucesión ecológica, tales como la observación localizada a largo plazo, la sustitución espacio por tiempo, y los modelos de simulación matemática (Zhu et al., 2009). El segundo método,

también llamado “cronosecuencia” (Pickett 1989, citado por Bakker et al. 1996), comprende una serie de sitios pertenecientes al mismo ecosistema y que representan diferentes fases de la sucesión ecológica de este, donde cada sitio tiene una edad específica correspondiente a una fase de la sucesión (Kapelle, 2008). Este enfoque asume que las comunidades y ecosistemas de los sitios más jóvenes se están desarrollando en un patrón temporal similar a como se desarrollaron los sitios más antiguos (Walker *et al.*, 2010). Por ende, la cronoserie puede revelar patrones sucesionales a escala regional, al estimar las diferencias en la composición de especies entre sitios con diferentes condiciones ambientales o históricas (Foster y Tilman, 2000).

Sin embargo, este método tiene algunas limitantes bien definidas: primero, las estimaciones regionales restringen seriamente el grado de detalle al cual las dinámicas sucesionales pueden ser estudiadas. Segundo, las correlaciones entre la abundancia de las especies y los atributos de la comunidad con la edad del sitio, no pueden ser atribuidos con certeza a procesos de sucesión si existen otros factores al interior del sitio que puedan confundir, como el estado del sitio al momento del abandono (Ibíd.). A pesar de esto, la cronosecuencia puede ser útil para determinar parámetros que usualmente no son estudiados durante el proceso de sucesión, tales como la biomasa, características del suelo, factores de estrés, etc.; además, es posible eliminar el “ruido climático”. Por ejemplo, en una serie sucesional, las variaciones entre un estado y otro pueden ser resultado del cambio de una temporada seca a una lluviosa (Bakker et al., 1996).

En este trabajo, se recolectaron datos en sitios con distintos grados de sucesión, en un enfoque conocido como “análisis de sucesión estática” (Zhu et

al., 2009). Para ello se define una cronosecuencia (o cronoserie) como una serie de lugares que se han recuperado del disturbio en un periodo conocido de tiempo, pudiendo asignársele a cada sitio un puesto en una serie de tiempo (Pawar et al., 2004), se trata entonces de un conjunto de lugares pertenecientes a un mismo ecosistema, que representan diferentes fases de la sucesión ecológica del mismo (Kapelle, 2008). Partiendo de esta definición, y con la finalidad de contar con distintos grados de sucesión o recuperación de la cobertura vegetal, se eligieron cuatro parches de selva desmontados mediante TRQ y posteriormente abandonados. Estos acahuales han observado una recuperación en los siguientes lapsos de tiempo: Inmediato (<1 año), reciente (3 años), mediano (5 años) y lejano (~10 años). Estos periodos de tiempo se consideraron para integrar la cronosecuencia, ya que son los tiempos aproximados en que los sitios en abandono forman los estratos herbáceos (<1 año), arbustivo (~3 años) y arbóreo (~5 años). El sitio con disturbio lejano (~10 años) se añade para considerar el tiempo máximo de recuperación que permiten las prácticas agrícolas de la comunidad (Isidro Cruz y Gabriel Santos, *Com. pers.*).

El diseño de muestreo empleado es de tipo ortogonal y sistemático con dos factores: el primero comprende la unidad temporal en dos niveles (lluvias y secas), mientras que el segundo está compuesto por los cuatro niveles de las unidades de paisaje (acahuales con disturbio inmediato, reciente, intermedio y lejano). Finalmente, y para cumplir los supuestos del análisis, se realizaron seis repeticiones, definidas como el número de visitas que se realizaron a cada sitio durante cada temporada (Fig. FA1, en anexos).

2.3 Muestreos

Se empleó el método de registro por encuentro visual (*Visual Encounter Survey*, VES) recomendado por Crump y Scott (1994), cuya principal ventaja es que permite realizar evaluaciones rápidas de la riqueza y abundancia específica de un sitio (Ibíd). Además, permite obtener registros en distintos tipos de hábitat a lo largo del transecto, y cumplir en buena medida el supuesto estadístico de la aleatoriedad (Corn y Bury, 1990). Esto último es de particular importancia, ya que dentro de los acahuales existe un alto grado de heterogeneidad en la vegetación, con algunas pequeñas áreas con vegetación marcadamente diferente del resto del parche. Por lo tanto, el VES registra la mayor heterogeneidad posible.

En este sistema, una persona camina a través de un hábitat por un periodo de tiempo determinado, durante el cual se realiza una búsqueda sistemática de los organismos. El muestreo consistió en caminatas al azar, siguiendo una serie secuencial de direcciones de brújula determinadas al azar, y seleccionando también al azar la cantidad de metros que se caminaría en cada dirección (Fig. 3). Para esto, se abrió una brecha con una longitud total de 500 m, y las longitudes de cada dirección se determinaron en bloques de 10 metros (10, 20, 30... hasta un máximo de 50). El mismo transecto se recorrió las cinco veces que se visitó el sitio.

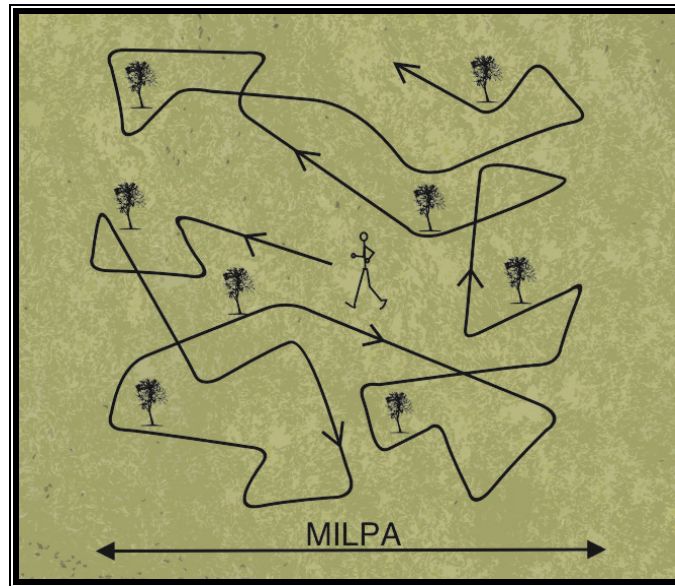


Figura 3. Método de registro por encuentro visual (*Visual Encounter Survey*, VES), donde se realiza un recorrido dentro de un área siguiendo una serie de direcciones de brújula determinadas al azar, las longitudes de cada dirección también se determinaron al azar.

El periodo de muestreo se dividió en temporada de secas (Abril- primera semana de Junio) y lluvias (Julio-Septiembre). Los recorridos fueron matutinos, realizados entre las 9:00 y 13:00 hrs, aproximadamente, con un esfuerzo de muestro estimado de 192 horas/hombre. La intensidad de la búsqueda fue de tipo media, en la cual, además de los registros visuales, se procedió a buscar activamente en las rocas, troncos y sitios que pudieran servir de refugio a los reptiles. Cada objeto se devolvió a su lugar para minimizar el impacto en el hábitat (Crump y Scott, 1994). Es importante mencionar que durante el recorrido del transectos, se trató de minimizar el efecto de borde, según lo recomendado por Corn y Bury (1990). Para ello, se procuró que la brecha se mantuviese, al menos, a una distancia de 20 m del límite del parche.

2.4 Colecta de organismos

Los organismos fueron capturados directamente con la mano, mediante el empleo de ligas elásticas de hule o con ayuda de una caña de pescar. En el caso de las serpientes, se empleó un gancho herpetológico cuando se consideró conveniente. Una vez capturados, se procedió a identificarlos de acuerdo con claves taxonómicas y usando la nomenclatura empleada por Flores-Villela (1993), Lee (1996), Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004), y Köhler (2008). Algunos ejemplares fueron sacrificados y preservados en formol al 10%, según las especificaciones de Llorente-Bousquets et al. (1990) para posteriormente, ser depositados como referencia en la Colección Herpetológica del Museo de Zoología de ECOSUR-CHETUMAL (ECO-CH-H). Las colectas contaron con los permisos correspondientes, los cuales fueron otorgados por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) mediante el oficio SGPA/DGVS/04993/10 (Documento DA1 en anexos).

2.5 Obtención de datos

Para determinar cuáles características del ambiente son relevantes para la actividad de cada especie se registraron, en un radio de 3 m a partir del sitio de avistamiento, las siguientes variables, según Melville y Schulte II (2001):

1) Estimación visual del porcentaje de cobertura del dosel, 2) Estimación visual del porcentaje de cobertura de arbustos, 3) Estimación visual del porcentaje de pasto o hierba a nivel del suelo, 4) Tipo de sustrato en el que se encuentre el organismo (roca, tronco, rama, etc.), 5) Distancia a la cobertura vegetal más cercana (cm), 6) Distancia al refugio más cercano (cm), 7) Estimación visual del porcentaje de rocas <50 cm, 8) Estimación visual del

porcentaje de rocas >50 cm, 9) Altura a partir del suelo a la cual el reptil es observado, 10) Máxima altura de la vegetación, 11) Porcentaje de hojarasca, 12) Porcentaje de suelo desnudo, 13) Porcentaje de ramas en el suelo, y 14) Porcentaje de superficie ocupada por maderos muertos.

Adicionalmente, se registraron las siguientes características relacionadas con la actividad termorreguladora: 1) Temperatura del sustrato donde el reptil fue visualizado, 2) Temperatura del aire a 15 cm del sitio donde fue avistado el organismo y 3) Si el reptil se encontraba en la sombra, medio sol o a pleno sol (Melville y Schulte II, 2001). Para ello se empleó un termómetro de mercurio con precisión de 0.5° C y escala de -10 a 100° C.

2.6 Análisis de datos

La abundancia relativa para cada especie se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$ARE_n = \frac{N_i}{S}$$

Donde:

ARE_n = Abundancia relativa del sitio n

N_i = Individuos encontrados de la especie i .

S = Número total de individuos de todas las especies en el sitio.

Con la finalidad de estimar el número potencial de especies, y facilitar además la comparación entre los distintos sitios, se elaboraron curvas de acumulación de especies para cada lugar, así como para el sistema total. Para ello, se utilizó como estimador la función de Clench (1979), cuyo supuesto es que la probabilidad de añadir una nueva especie a la lista disminuye conforme

aumenta el número de especies, pero se incrementará conforme el tiempo de muestreo sea mayor (Moreno y Halffter, 2000; Moreno, 2001; Magurran, 2004). Se utilizó la variante recomendada por Moreno y Halffter (2000) que se detalla a continuación:

$$S_n = a \cdot n / (1 + b \cdot n)$$

Donde:

S_n = Número estimado de especies para n.

a = Tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario.

b = Representa al parámetro relacionado con la forma de la curva.

n = Representa a las unidades de muestreo.

a/b = Valor estimado para la asíntota (número probable de especies).

Para elaborar las curvas, se estructuró para cada sitio una matriz de presencia-ausencia de las especies por muestreo, a la cual se realizó un procedimiento de re-muestreo por aleatorización con 1000 repeticiones en el programa EstimateS 7.0. Los resultados del número de muestras y número promedio de especies acumuladas fueron trasladados al programa Statistica 8.0, donde se elaboró un modelo de estimación no lineal, utilizando la función de Clench. El procedimiento se explica de manera detallada en Jiménez-Valverde y Hortal (2003).

La diversidad taxonómica se estimó mediante el índice de Warwick y Clarke (1995), que puede considerarse como una extensión de la medida de diversidad de Simpson, con la ventaja de que considera además la distancia taxonómica promedio (obtenido de la sumatoria de ω_{ij}) de las especies de la

comunidad de interés (Magurran, 2004). Dicho índice queda expresado de la siguiente manera:

$$\Delta = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \chi_i \chi_j] / [n(n-1)/2]$$

Donde:

Δ = Diversidad taxonómica promedio.

$\chi_i (i = 1, \dots, s)$ = Representa la abundancia de la especie i .

$n (= \sum \chi_i)$ = Es el número total de individuos en la muestra.

ω_{ij} = Es la “ponderación taxonómica” dada a la longitud taxonómica entre la especie i y la especie j .

$\sum \sum_{i < j}$ = Equivale a las sumatorias entre todos los pares de especies i y j .

La variable ω_{ij} se obtuvo según el criterio indicado por Clarke y Gorley (2006), en el cual se asigna el valor de ω según el número de jerarquías lineales que separen a ambas especies, empezando por otorgarle $\omega = 100$ a la más alta y dividiendo la ponderación entre las categorías restantes. Por ejemplo, para un análisis hasta nivel de clase, dos especies pertenecientes al mismo género tendrán un valor de $\omega = 20$, en cambio, si pertenecen a la misma familia, pero a géneros distintos, el valor de ω será de 40. Dos especies que compartan únicamente la misma clase tendrán un valor de $\omega = 100$ (ver Cuadro CA3 en anexos para las ponderaciones usadas en este trabajo).

Como complemento, se calculó también la distinción taxonómica promedio (DTp), que puede estimarse de dos formas: la basada en las abundancias (Δ^*) y la basada únicamente en datos de presencia/ausencia de especies (Δ_+), obtenidas a partir de estas fórmulas (Clarke y Warwick, 1998):

$$\Delta^* = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \chi_i \chi_j] / [\sum \sum_{i < j} \chi_i \chi_j]$$

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}] / [S(S-1)/2]$$

Donde:

Δ^* = Distinción taxonómica promedio (DTp*) basa en abundancias.

Δ^+ = Distinción taxonómica promedio (DTp+) basa en presencia/ausencia.

χ_i, χ_j = Presencia de la especie i ó j .

S = Número de especies observado en la muestra.

Para distinguir las diferencias entre las estructuras taxonómicas de las comunidades de reptiles, se calculó la variación en la distinción taxonómica (Δ^+) desarrollada por Clarke y Warwick (2001b). Esta se define como la varianza de las distancias taxonómicas (ω_{ij}) entre cada par de especies ij , respecto a su distancia media Δ^+ (Clarke y Warwick, 2001a). La ecuación queda estructurada de la siguiente manera:

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i < j} (\omega_{ij} - \Delta^+)^2] / [S(S-1)/2]$$

Donde:

Δ^+ = Variación en la DTp+.

Una de las propiedades de los índices de diversidad taxonómica es que, al ser obtenidos de una lista de especies, es posible someterlos a prueba para determinar los valores “esperados” de una muestra de “ m ” especies, tomada al azar. Esto nos puede permitir identificar si las reducciones en el valor de un índice para cualquier sitio o tiempo, pueden interpretarse como una pérdida de diversidad (Clarke y Warwick, 2001a).

Con la finalidad de identificar si la diversidad taxonómica es mayor en los sitios más antiguos, mediante la rutina TAXTEST, del PRIMER 6.0, se elaboraron diagramas de embudo. Los diagramas de embudo construyen unos intervalos de probabilidad del 95% de los valores al azar de $\Delta+$ ó $\Lambda+$, a partir de un rango de sublistas de especies ($m = 10, 15, 20, \dots$, etc.) y grafican los límites superiores e inferiores resultantes en una gráfica de $\Delta+$ ó $\Lambda+$ contra “ m ”. Entonces, los valores reales de $\Delta+$ ó $\Lambda+$ observados son superpuestos a dicha gráfica, permitiendo realizar la comparación simultánea de los valores de distinción entre ellos mismos y contra los límites esperados (Clarke y Warwick, 2001a).

A partir de la matriz anterior, y con la finalidad de determinar si entre los grupos existen diferencias determinadas por los factores de edad (sitio) o temporada, o bien por la interacción de ambos, se aplicó la rutina PERMANOVA desarrollada por Anderson (2001), del módulo PERMANOVA+ 1.0 del PRIMER 6.0. Las razones para preferir este análisis a otros similares fue la robustez de PERMANOVA para analizar diseños complejos, lo que facilita analizar si existe alguna interacción entre factores. Además, permite realizar pruebas de hipótesis por permutación, bajo el razonamiento de que, si los grupos no difieren, se podría haber obtenido las muestras en cualquier orden (Anderson et al., 2008).

Para observar si existe algún patrón de similitud entre los sitios y/o la temporada, y caracterizar las diferencias encontradas, fue necesario emplear un análisis canónico de coordenadas principales (CAP), disponible en el módulo PERMANOVA+ del programa PRIMER 6.0. Dicha rutina está diseñada para buscar diferencias entre grupos establecidos *a priori*, y su principal función

es encontrar ejes a través de la nube de datos que permitan explicar esas diferencias (Anderson et al., 2008). Este análisis se aplicó sobre una matriz de disimilitud, elaborada a partir de las abundancias absolutas de las especies en cada sitio, las cuales fueron transformadas por raíz cuarta y obteniendo la separación de las muestras mediante la distancia de Bray-Curtis.

Las especies representativas de cada sitio fueron obtenidas mediante la rutina de porcentajes de similitud (SIMPER) del programa PRIMER 6.0. En ella, se descompone la disimilitud promedio de Bray-Curtis existente entre las muestras de cada grupo (o las similitudes entre muestras de un mismo grupo), en porcentajes de contribución de cada especie para dicha disimilitud (Clarke y Gorley, 2006), permitiendo identificar aquellas especies útiles para discriminar entre sitios. Además, esta técnica permite cuantificar la contribución de cada especie a la similitud dentro del grupo, así entonces, conforme más abundante sea una especie dentro de un grupo, mayor será su contribución a la similitud de dicho grupo. Ello permite saber qué especies son más representativas de un sitio en particular, no obstante, hay que recordar que las especies con una mayor contribución a la similitud dentro de un sitio no necesariamente pueden ser consideradas como indicadoras: una especie abundante en el sistema bien puede ser considerada típica de varios sitios (Clarke y Warwick, 2001a).

Para relacionar las distintas especies de reptiles con las características del microhábitat, se consideraron todas las variables ambientales registradas, a excepción del tipo de sustrato, que es cualitativo (apartado 2.5). Con ellas se estructuró una matriz de similitud a través de la distancia Euclidiana (por tratarse de variables ambientales). Sobre esta matriz se aplicó una rutina CAP, y se escogió como valor de “m” a “p” (número de variables utilizadas en los

datos originales, en este caso 16), obteniendo de esta manera un análisis discriminante canónico tradicional (Anderson et al., 2008). La principal intención al usar un análisis discriminante, es discernir entre grupos especificados *a priori*, basándose en un conjunto determinado de características (variables discriminantes) (McGarigal et al., 2000).

3. RESULTADOS

3.1 Riqueza y diversidad taxonómica

Durante los muestreos realizados se obtuvieron, en total, 277 registros confiables de reptiles, correspondientes a 18 especies (Cuadro CA2 en anexos). De estas, 12 pertenecen al suborden Sauria (lagartijas), y las seis restantes al suborden Serpentes (serpientes). Si bien, en el área de estudio fue posible encontrar ejemplares de *Kinosternum scorpioides* (Testudines: Kinosternidae), estos no se consideraron para el estudio, ya que la presencia de dichas tortugas se encuentra más relacionada a los cuerpos de agua permanentes o temporales, que al estado de regeneración de la vegetación. Además, la alta vagilidad que exhiben estos organismos, los hace poco aptos para un estudio de esta naturaleza.

Por mucho, la especie más abundante fue *Sceloporus chrysostictus*, con 124 registros, lo que constituye casi la mitad de todos los avistamientos (44%) de reptiles. *Aspidoscelis angusticeps* acumuló 66 registros, siendo la segunda especie más abundante de todas (23% del total), seguida por *Anolis rodriguezii* con 27 (10%). Las especies con abundancias intermedias fueron *Ameiva undulata* (16 individuos, 5.7%), *Basiliscus vittatus* (11, 3.9%), *Aspidoscelis maslini* (10, 3.6%) y *Anolis sericeus* (7, 2.5%) (Cuadro 1). El resto de las

especies fueron observadas en un par de ocasiones (*Anolis sagrei*, *Plestiodon sumichrasti*, *Mabuya unimarginata*, *Drymobius margaritiferus* y *Ninia sebae*), o como registros únicos (*Coniophanes imperialis*, *Laemanctus serratus*, *Mesoscincus schwartzei*, *Micrurus diastema*, *Sibon sanniola* y *Oxybelis aeneus*) (Cuadro 1).

Cuadro 1: Abundancias absolutas de las especies de reptiles por sitio, en la columna de porcentaje se muestran las abundancias relativas para toda la cronoserie.

Especie	1 año	3 años	5 años	10 años	Total	Porcentaje
Suborden Sauria						
<i>Sceloporus chrysostictus</i>	33	25	36	30	124	44.77
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	25	20	12	9	66	23.83
<i>Anolis rodriguezii</i>	0	2	10	15	27	9.75
<i>Ameiva undulata</i>	0	3	6	7	16	5.78
<i>Basiliscus vittatus</i>	4	6	1	0	11	3.97
<i>Aspidoscelis maslini</i>	5	4	1	0	10	3.61
<i>Anolis sericeus</i>	0	1	2	4	7	2.53
<i>Anolis sagrei</i>	0	0	2	0	2	0.72
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	0	0	1	1	2	0.72
<i>Mabuya unimarginata</i>	0	0	2	0	2	0.72
<i>Laemanctus serratus</i>	0	0	0	1	1	0.36
<i>Mesoscincus schwartzei</i>	0	0	0	1	1	0.36
Suborden Serpentes						
<i>Ninia sebae</i>	0	0	1	1	2	0.72
<i>Drymobius margaritiferus</i>	0	0	2	0	2	0.72
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	1	0	0	1	0.36
<i>Oxybelis aeneus</i>	0	0	0	1	1	0.36
<i>Sibon sanniola</i>	0	0	0	1	1	0.36
<i>Micrurus diastema</i>	1	0	0	0	1	0.36
Total de especies	5	8	12	11	18	
TOTAL de individuos	68	62	76	71	277	100.00

De acuerdo con la función de Clench, calculada mediante una curva de acumulación de especies, la riqueza potencial de especies para todo el sistema de acahuales fue de 21.47, lo que significa que las especies reportadas en este estudio (18) representan el 83.8% de la riqueza esperada. Por ello, aunque se obtuvo una buena representatividad de la herpetofauna de la zona, se puede

suponer que registrarán más especies conforme se realicen más muestreos en los sitios (Fig. 4).

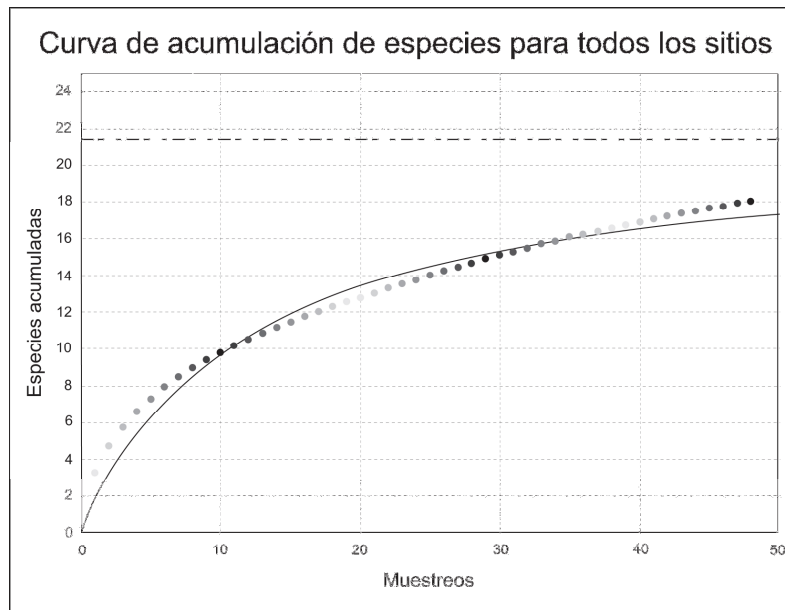


Figura 4: Curva de acumulación de especies para todos los sitios. En el eje de las X se tiene el esfuerzo de muestreo por recorridos realizados. El eje Y comprende el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado. Los círculos representan el número de especies acumuladas por muestra durante la aleatorización. La línea continua corresponde a la función de Clench ajustada a la curva. Las líneas de puntos y rayas marcan la asíntota predicha por la función (21.47 especies).

El acahual de un año fue el sitio con la menor riqueza específica de todos, al contar sólo con cinco especies: *S. chrysostictus*, *A. angusticeps*, *A. maslini*, *B. vittatus*, y *M. diastema* (Cuadro 1). Esta riqueza de especies es prácticamente equivalente (95%) al valor estimado para la asíntota (5.27), calculado con la función de Clench (Fig. 5a). Por mucho, las especies más dominantes fueron *S. chrysostictus* y *A. angusticeps*, quienes en conjunto constituyen el 85% de los registros totales para el sitio. La baja riqueza específica de este sitio queda reflejada claramente al observar los valores de la diversidad taxonómica promedio ($\Delta = 36.1633$), DTp^* ($\Delta^* = 57.4476$), $DTp+$ ($\Delta+ = 64.00$), y la variación de la $DTp+$ ($\Lambda+ = 304.00$).

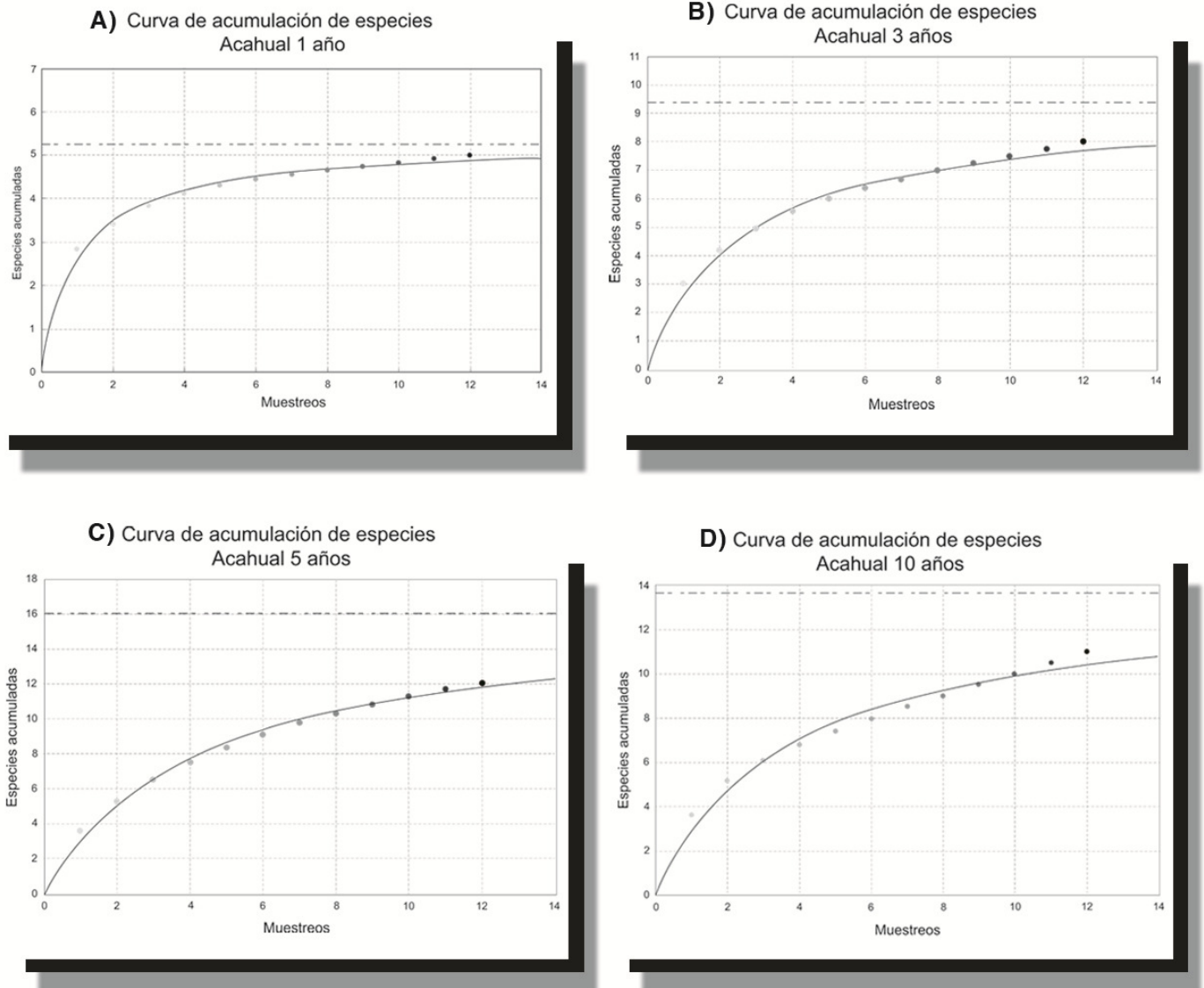


Figura 5. Curvas de acumulación de especies para los sitios de 1,3, 5 y 10 años. Los círculos representan el número de especies acumuladas por muestra durante la aleatorización. La línea continua corresponde a la función de Clench ajustada a la curva. La línea de puntos y rayas marca la asíntota predicha por la función (1 año = 5.27, 3 años = 9.37, 5 años = 16.01, 10 años = 13.65 spp).

Por su parte, en el acahual de tres años fue posible registrar ocho especies: *S. chrysostictus*, *A. angusticeps*, *A. maslini*, *B. vittatus*, *An. rodriguezii*, *An. sericeus*, *Am. undulata* y *C. imperialis*. Este valor representa el 85% y está ligeramente por debajo de la asíntota estimada (9.37 especies). La

diversidad taxonómica promedio, DTp* y DTp+ tuvieron valores calculados de $\Delta = 41.8085$, $\Delta^* = 57.4563$ y $\Delta_+ = 60.7142$, respectivamente. Mientras que la variación de la DTp+ resultó ser $\Lambda_+ = 242.3469$.

El acahual de cinco años fue el que mostró una menor representatividad (75%) entre el número de especies registradas (12), y el total estimado por la función de Clench (16.01)(Fig. 5c). Por lo tanto, este es el parche con mayor potencial de incrementar su riqueza específica en caso de intensificarse el esfuerzo de muestreo. Las especies más abundantes en este sitio fueron *S. chrysostictus*, *A. angusticeps* y *An. Rodriguezii*, el resto de lagartijas presentes fueron *B. vittatus*, *A. maslini*, *An. sagrei*, *An. sericeus*, *Am. undulata*, *P. sumichrasti*, *M. unimarginata*. Asimismo, en este sitio se colectaron las culebras *D. margaritifera* y *N. sebae*. Respecto a la diversidad taxonómica promedio, en este parche, se obtuvieron valores de Δ (44.1754), Δ^* (60.2392), Δ_+ (62.4242), superiores a las del sitios de tres años, aunque la Λ_+ (236.5472) fue menor.

En cuanto al acahual de 10 años, este presentó una riqueza específica ligeramente menor al sitio anterior, con 11 especies, lo que representa el 80% de las 13.65 estimadas por la función de Clench (Fig. 5d). La herpetofauna de este sitio estuvo formada por *S. chrysostictus*, *A. angusticeps*, *A. maslini*, *An. rodriguezii*, *An. sericeus*, *P. sumichrasti*, *L. serratus*, *M. schwartzei*, *N. sebae*, *O. aeneus* y *S. sanniola*. Además, este sitio presentó el mayor número de especies de serpientes (3). Cabe destacar que este lugar también tuvo valores importantes en cuanto a Δ (45.5774), Δ^* (60.1806), Δ_+ (66.1818), y Λ_+ (201.7851).

La rutina TAXDTEST mostró un valor medio en la distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) ligeramente mayor a 60, para cualquier número de especies. Se puede apreciar que la mayoría de los transectos tuvieron valores que se ubicaron dentro de los intervalos esperados, excepto por un recorrido del acahual de 5 años realizado durante la temporada de secas (en el cual sólo se encontraron ejemplares de *S. chrysostrictus*). No se observa relación alguna entre la edad o la temporada con el valor de $\Delta+$ (Fig. 6).

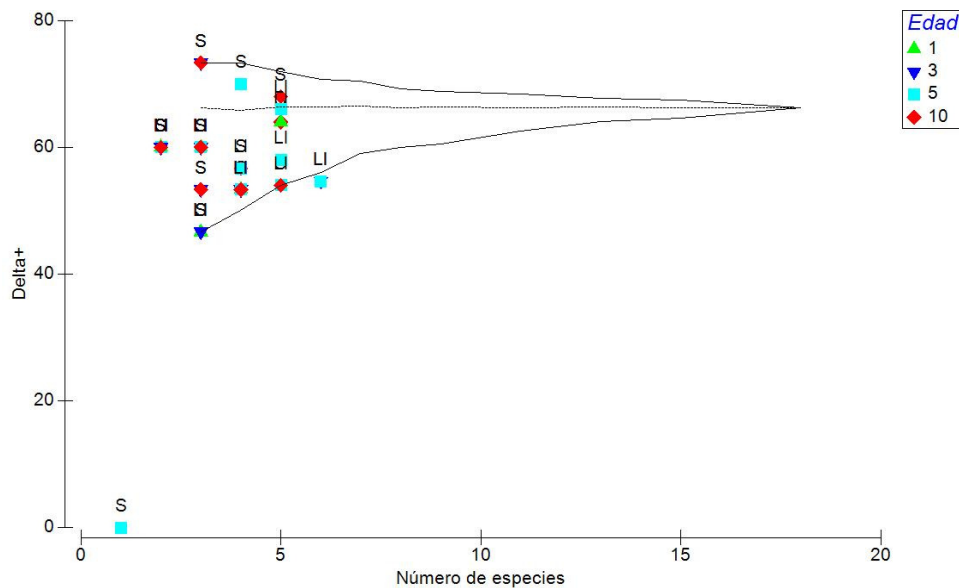


Figura 6. Distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) por transecto. El gráfico, en forma de embudo, representa los límites de la distribución de valores tomando en cuenta un valor “m”, definido como un determinado número de especies tomado al azar del total de las muestras (18 máximo). Los puntos representan los valores reales de $\Delta+$ calculados para los sitios, la temporada se indica en forma de S = secas y Ll = lluvias.

Al realizar la misma prueba para la variación en la distinción taxonómica promedio ($\Delta+$), se puede apreciar claramente cómo el valor medio está influido inicialmente por el número de especies. De la misma manera, se observa que los límites de probabilidad se vuelven más amplios conforme el

número de especies decrece. Tampoco se aprecia patrón alguno entre el valor de Λ^+ y el sitio o temporada (Fig. 7).

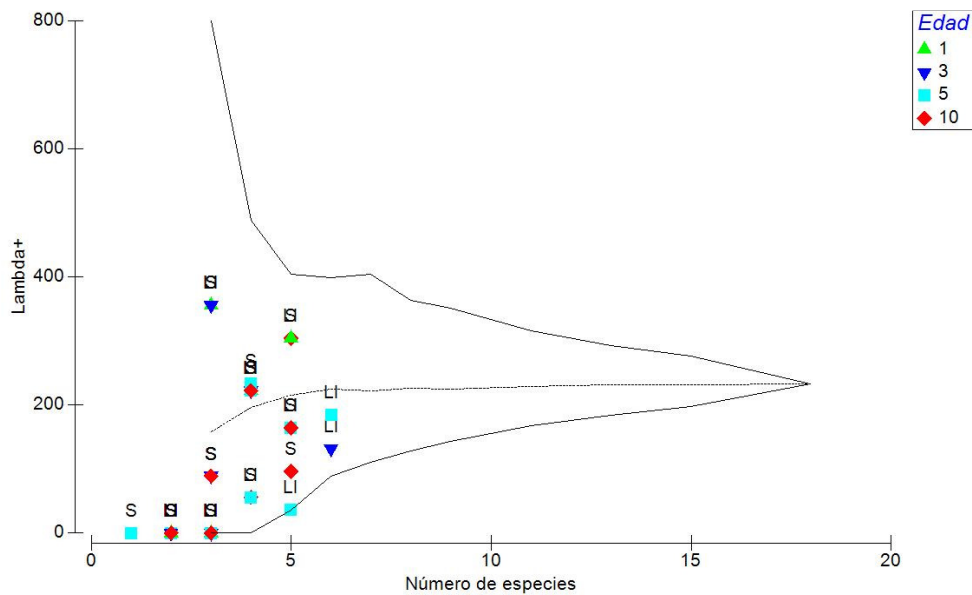


Figura 7. Variación en la distinción taxonómica (Λ^+) por sitio.

3.2 Estacionalidad y diferencia entre sitios

De acuerdo con la rutina PERMANOVA, la estacionalidad no influyó de manera significativa en la composición y abundancias de las comunidades de reptiles ($P = 0.0996$ y pseudo- $F = 2.0682$, tomando $P < 0.05$ para aceptar la H_0 y considerando que, conforme el valor de pseudo- F se incrementa, la probabilidad de H_0 de ser cierta, disminuye). Por ende, es de esperar que la estructura de la comunidad herpetofaunística en el sistema de acahual sea similar entre las temporadas de lluvias y secas. Por el contrario, el mismo análisis reveló que sí existe una diferencia en cuanto a la composición de especies cuando se comparan los sitios entre sí ($P = 0.0002$ y pseudo- $F = 4.6257$). De esta manera, es probable que cada sitio presente diferencias en su composición herpetofaunística al ser comparado con otro sitio de distinta edad.

Dichas diferencias serán notables independientemente de la temporada del año de que se trate, ya que la posibilidad de interacción entre estacionalidad y sitio no es significativa ($P= 0.2757$ y pseudo- $F= 1.255$).

El análisis de los componentes de variación confirma las observaciones anteriores, ya que se puede apreciar que el principal componente de variación en el diseño, corresponde al factor de los sitios (286.19). En tanto que, para los valores de estacionalidad e interacción estacionalidad-sitio, estos son menores (42.16 y 40.25, respectivamente). Sin embargo, existe un componente de variación residual alto (947.19), el cual no puede ser explicado por ninguno de los factores considerados en el diseño (Cuadro 2).

Cuadro 2: Estimaciones de los componentes de variación.

ESTIMACIONES DE LOS COMPONENTES DE VARIACIÓN		
Fuente	Estimado	Porcentaje
S(Temporada)	42.16	3.204%
S(Edad)	286.19	21.750%
S(Temp vs edad)	40.25	3.058%
V(Residual)	947.19	71.986%

Para determinar si existe un patrón en la manera en que los sitios difieren en cuanto a la composición de especies, se realizó un análisis canónico de coordenadas principales (CAP). El programa consideró que 4 ejes ($m = 4$) son suficientes para explicar el 89.02% de la variación entre los sitios. Determinando que, en efecto, existen diferencias significativas entre los sitios de distintas edades ($\text{tr}(Q_m'HQ_m) = 0.66991$, $\Delta 1^2 = 0.63089$ y $p = 0.0001$ con 9999 permutaciones). Se obtuvo una correlación importante para el primer eje (CAP1 = 0.7943 y CAP2 = 0.1975).

Al observar la representación gráfica de los recorridos, se puede apreciar que la distribución de los puntos forma un conglomerado muy heterogéneo, sin ninguna tendencia en cuanto a la estacionalidad. Sin embargo, sí parece haber una tendencia en cuanto a edades, ya que los sitios de edades más antiguas (5 y 10), se ubican en la parte izquierda de la misma (Fig. 8a), mientras que los sitios más jóvenes (1 y 3 años) tienden a ubicarse en la parte derecha de la gráfica.

Al comparar la dispersión de los puntos con los vectores de correlación de Spearman, se puede observar que los sitios de mayor edad se disponen a la izquierda, en el lado negativo del eje CAP1 (los valores de las coordenadas canónicas se encuentran en anexos). Por ende, estos sitios presentan una mayor relación con especies, tales como *An. sericeus*, *Am. undulata*, varias especies de serpientes y especialmente con *An. rodriguezii*, cuya longitud de eje es considerable. Los sitios de edades más recientes se encuentran ubicados en el lado positivo del CAP1 y, por lo tanto, *A. maslini*, *A. angusticeps* y *B. vittatus*, son las especies más relacionadas a estos sitios (Fig. 8b).

Es de resaltar que, la especie más abundante de todas, *S. chrysostictus*, no contribuye de manera trascendente a la separación entre sitios, ya que se encuentra orientada hacia la parte superior del segundo eje, con muy escasa inclinación hacia los sitios más antiguos (Fig. 8b).

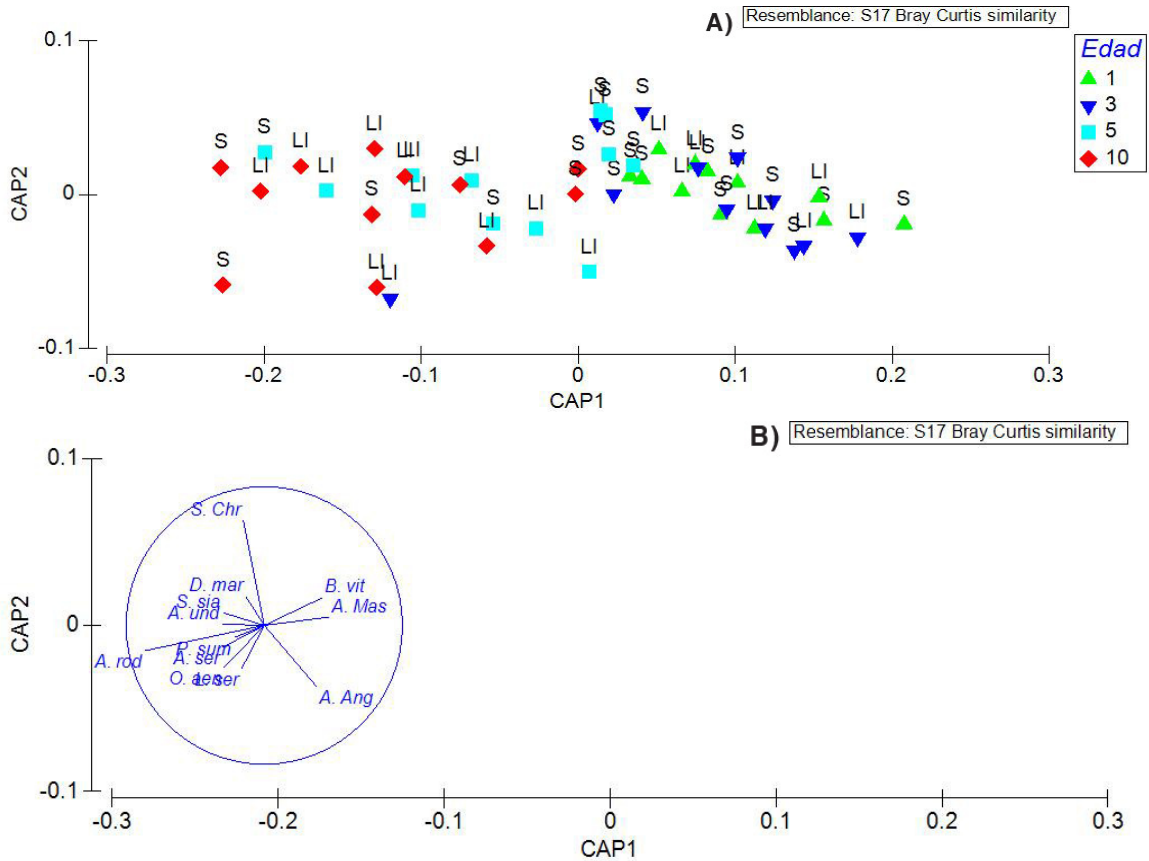


Figura 8: Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP). A) Distribución de los recorridos a lo largo de los ejes S=secas, LI=Lluvias. B) Ejes de correlación de Spearman, la longitud del eje indica la magnitud de la correlación.

La rutina de clasificación del CAP, fue capaz de predecir correctamente sólo 18 de los 48 casos, que representan el 37.5% de los recorridos, mientras que el porcentaje de error fue casi el doble, con un 62.5%. De los sitios, el que tuvo el mayor porcentaje de éxito fue el acahual de 10 años (66%), mientras que los sitios de 5 y 3 años tuvieron valores de éxito muy bajos (25 y 16%, respectivamente) (Cuadro 3).

Cuadro 3: Matriz de clasificación, a la izquierda el sitio original al cual pertenecen los recorridos, en las columnas los grupos a los que fueron asignados (o predichos) por la rutina, a la derecha el porcentaje de éxito o concordancia entre la predicción y el grupo original.

MATRIZ DE CLASIFICACIÓN						
Grupo original	Grupo predicho				Total	% correcto
	1 año	3 años	5 años	10 años		
1 año	5	7	0	0	12	41.667
3 años	8	2	1	1	12	16.667
5 años	0	5	3	4	12	25
10 años	0	0	4	8	12	66.667

La rutina de porcentajes de similitud (SIMPER) muestra que las especies que más contribuyeron a la similitud dentro del acahual de 1 año fueron *S. chrysostictus* y *A. angusticeps*. En conjunto, estas especies aportan casi el 92% de la similitud dentro del grupo. Además, la relación entre la similitud y la desviación estándar da un cociente relativamente alto; por ende, dichas especies pueden considerarse como representativas de este sitio (Cuadro 4).

En el acahual de 3 años, la similitud promedio fue de 55.81%, teniendo como principales contribuyentes a *S. chrysostictus* y *A. angusticeps*. Las primeras dos especies contribuyeron con el 49.5 y 40.5%, respectivamente. De manera lejana, *B. vittatus* aportó un 5.72% a dicha similitud, con un cociente disimilitud/desviación estándar muy bajo (0.38), siendo inconsistente como especie representativa de dicho sitio (Cuadro 4).

Para el acahual de 5 años, las lagartijas, *S. chrysostictus* (56.09%) y *A. angusticeps* (24.70%), de nueva cuenta, fueron las especies que contribuyeron de mayor manera a la similitud dentro de un sitio. Otra especie que tuvo una aportación relevante fue *An. rodriguezii* (13.09%), aunque su relación similitud/desviación estándar fue baja (0.74) (Cuadro 4).

Finalmente, en el acahual de 10 años, *S. chrysostictus* volvió a ser la especie con la mayor aportación a la similitud dentro del sitio (37.47%), seguida de *An. rodriguezii* (34.12%) y *A. angusticeps* (19.42%). Esta última especie tuvo un cociente sim/desvest menor a 1 (0.85); por lo tanto, deja de ser consistente como especie representativa (Cuadro 4).

Cuadro 4: Porcentajes de similitud para el sistema de acahuales. Sim. Prom. = similitud promedio (por sitio) Ab. Prom= Abundancia promedio, Sim. Prom. Sp.= Similitud promedio (Aportada por la especie al sitio), Sim/Desvest= Cociente similitud entre desviación estándar, % Contrib= Porcentaje contribución, % acumulado= Porcentaje acumulado (para el sitio).

PORCENTAJES DE SIMILITUD (SIMPER)							
Edad del sitio	Sim. Prom. Sitio	Especie	Ab. Prom.	Sim. Prom. Sp.	Sim/Desvest	% Contrib.	% acumulado
1 año	76.19	<i>S. chrysostictus</i>	1.25	35.76	5.21	46.94	46.94
1 año	76.19	<i>A. angusticeps</i>	1.16	34.32	4.90	45.05	91.99
3 años	55.81	<i>S. chrysostictus</i>	1.09	27.62	2.00	49.50	49.50
3 años	55.81	<i>A. angusticeps</i>	0.98	22.60	1.30	40.50	90.00
3 años	55.81	<i>B. vittatus</i>	0.43	3.19	0.38	5.72	95.72
5 años	54.86	<i>S. chrysostictus</i>	1.22	30.77	1.51	56.09	56.09
5 años	54.86	<i>A. angusticeps</i>	0.79	13.55	1.12	24.70	80.79
5 años	54.86	<i>An. rodriguezii</i>	0.63	7.18	0.74	13.09	93.88
10 años	56.55	<i>S. chrysostictus</i>	1.07	21.19	1.31	37.47	37.47
10 años	56.55	<i>An. rodriguezii</i>	0.91	19.29	1.41	34.12	71.59
10 años	56.55	<i>A. angusticeps</i>	0.68	10.98	0.85	19.42	91.00

3.3 Selección de microhábitat

Para el análisis discriminante, se tomaron en cuenta las siete especies más abundantes (*S. chrysostictus*, *A. angusticeps*, *A. maslini*, *Am. undulata*, *B. vittatus*, *An. rodriguezii* y *An. sericeus*). Los resultados mostraron que existen diferencias significativas entre los sitios de distintas edades ($\text{tr}(Q_m'HQ_m) = 1.19353$, $\Delta 1^2 = 0.48938$ y $p = 0.0001$ con 9999 permutaciones), y se obtuvo una correlación moderada para los dos primeros ejes (CAP1= 0.6996 y CAP2= 0.6053).

Al graficar el número de individuos observados contra las funciones canónicas, se puede apreciar que la especie más abundante (*S. chrysostictus*) muestra una tendencia negativa con el primer factor (Fig. 9a), sin tener alguna tendencia clara respecto al segundo factor (Fig. 9b). Por ende, esta especie será frecuente en áreas con un alto porcentaje de suelo desnudo y/o grava, y con una alta disponibilidad de sol. Otras especies, conocidas por sus hábitos llaneros, como *A. angusticeps* y *A. maslini*, también se encuentran relacionadas de manera negativa con este factor. Sin embargo, estas especies sí muestran una tendencia a evitar áreas con abundancia de hojarasca, hierba y dosel alto. A diferencia de *S. chrysostictus*, que muestra una cierta plasticidad en este aspecto al tener unos pocos individuos del lado positivo del CAP1 (Fig. 9a).

Las lagartijas *Am. undulata*, *An. sericeus* y *An. rodriguezii* se ubicaron en el lado positivo del primer eje (Fig. 9a), ya que dichas especies estuvieron prácticamente ausentes en las áreas de disturbio más reciente y fueron particularmente abundantes en sitios con doseles altos y bastante hojarasca. Por otro lado, *B. vittatus* no muestra una tendencia clara respecto al primer eje, ya que su distribución es amplia sobre el mismo (Fig. 9a). Por ello, será poco exigente en cuanto a las características del microhábitat o radiación solar. Sin embargo, está ligeramente relacionada negativamente con el segundo eje, lo que sugiere poca afinidad a áreas con abundante pastura, hojarasca y vegetación alta (Fig. 9b).

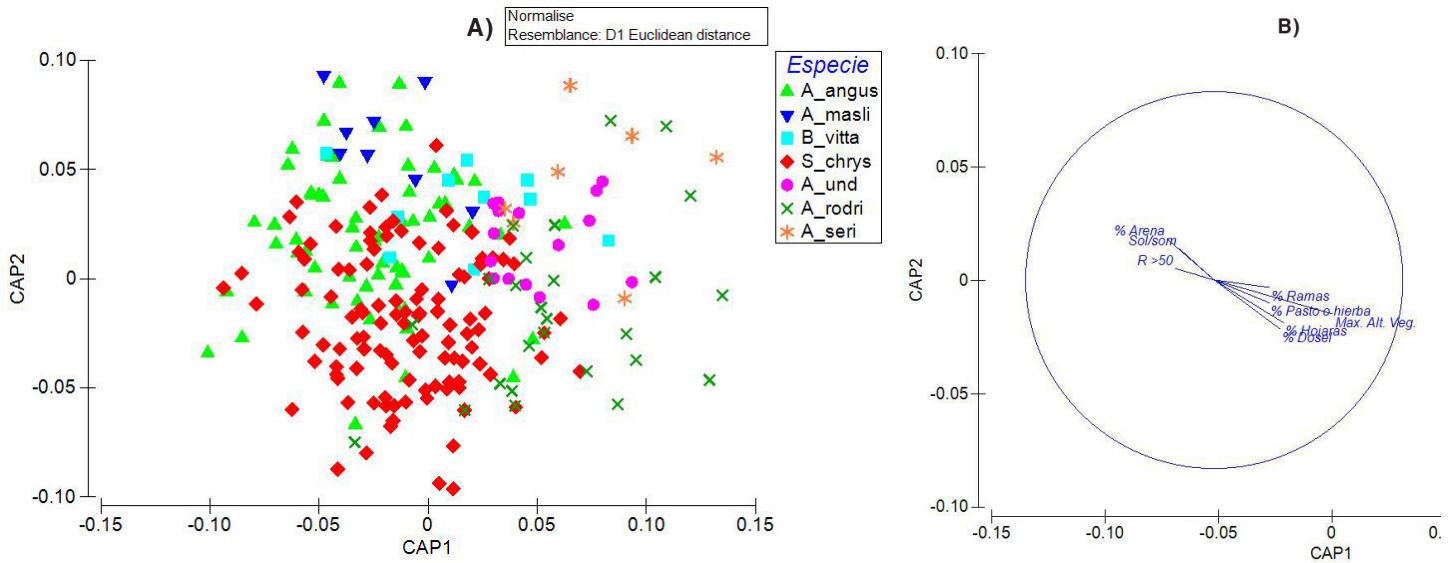


Figura 9: Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP). A): Las especies se encuentran distribuidas a lo largo de las raíces 1 y 2. *A. angus*= *Aspidoscelis angusticeps*, *A. masli*= *A. maslini*, *B. vitta*=*Basiliscus vittatus*, *A. und*=*Ameiva undulata*, *A. seri*= *Anolis sericeus*, *A. rod*=*Anolis rodriguezii*, *S. Chrys*=*Sceloporus chrysostictus*. B), Ejes de correlación de Spearman (Variables>0.2), la longitud del eje indica la magnitud de la correlación.

La rutina de clasificación logró ubicar correctamente 124 de los 245 casos (50.61% de éxito) y reveló que la especie con la mayor relación entre clasificaciones observadas y predichas es *S. chrysostictus*, con un 58% de casos clasificados correctamente. *Basiliscus vittatus* (63.63%), *Am. undulata* (62.50%) y *A. angusticeps* (58.46%) tuvieron también la mayoría de sus valores observados clasificados correctamente. Por otro lado, *An. sericeus* fue la especie con el menor número de observaciones clasificadas correctamente (28.57%) (Cuadro 5).

Cuadro 5: Matriz de clasificación: Filas=clasificaciones observadas, Columnas=clasificaciones predichas. A.angus= *Aspidoscelis angusticeps*, A.mas= *A.maslini*, B.vit= *Basiliscus vittatus*, S.chrys= *Sceloporus chrysostictus*, A.und= *Ameiva undulata*, A.ser= *Anolis sericeus*, A.rod= *Anolis rodriguezii*.

MATRIZ DE CLASIFICACIÓN									
Grupo original	Clasificado							Total	% correctas
	<i>A. angus</i>	<i>A. mas</i>	<i>B. vit</i>	<i>S. chrys</i>	<i>Am. und</i>	<i>An. ser</i>	<i>A. rod</i>		
<i>A.angus</i>	28	11	2	16	4	1	2	64	43.75
<i>A.mas</i>	1	6	1	1	1	0	0	10	60
<i>B.vit</i>	2	1	4	0	1	1	1	10	40
<i>S.chrys</i>	22	1	7	65	11	0	6	112	58.036
<i>A.und</i>	0	0	2	0	10	3	1	16	62.5
<i>A.ser</i>	0	0	1	0	4	1	1	7	14.286
<i>A.rod</i>	0	0	1	5	6	4	10	26	38.462

En cuanto a la selección del sustrato (Cuadro 6), *S. chrysostictus* y *A. angusticeps* ocuparon la mayor variedad de sustratos, con 7 y 6 tipos, respectivamente. Ambas especies ocuparon prácticamente los mismos sustratos: Suelo desnudo, grava, hierba, hojarasca, madero y roca, con la única excepción de los troncos caídos, los cuales no fueron ocupados por *A. angusticeps*. *Anolis rodriguezii* y *An. sericeus* les siguieron en cuanto al número de sustratos elegidos (5), aunque difirieron principalmente en el uso de rocas (*An. rodriguezii*) y ramas (*An. sericeus*).

Cuadro 6: Selección de sustrato por especie. A.angus= *Aspidoscelis angusticeps*, A.mas= *A.maslini*, B.vit= *Basiliscus vittatus*, A.und= *Ameiva undulata*, A.ser= *Anolis sericeus*, A.rod= *Anolis rodriguezii*. Los valores representan el número de organismos que fueron avistados ocupando cada sustrato.

ESPECIE	TIPO DE SUSTRATO										Sustratos ocupados	Total de individuos		
	Suelo desnudo	Fuste	Grava	Hierba	Hojarasca	Madero	Ramas	Roca	Tronco caído	Madero			Bajo Tronco	Bajo
Suborden Sauria														
<i>Ameiva undulata</i>	2				12				2				16	3
<i>Anolis rodriguezii</i>		5			12	2		3	5				27	5
<i>Anolis sagrei</i>		1			1								2	2
<i>Anolis sericeus</i>		1			2	1	2		1				7	5
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	24		17	3	14	1		7					66	6
<i>Aspidoscelis maslini</i>	5		3		1				1				10	4
<i>Basiliscus vittatus</i>	2					2	2	5					11	4
<i>Laemanctus serratus</i>							1						1	1
<i>Mabuya unimarginata</i>					2								2	1
<i>Mesoscincus schwartzei</i>					1								1	1
<i>Plestiodon sumichrasti</i>					2								2	1
<i>Sceloporus chrysostictus</i>	16		11	7	38	19		20	9				120	7
Suborden Serpentes														
<i>Coniophanes imperialis</i>					1								1	1
<i>Drymobius margaritiferus</i>					1					1			2	2
<i>Micrurus diastema</i>			1										1	1
<i>Ninia sebae</i>										1	1		2	2
<i>Oxybelis aeneus</i>							1						1	1
<i>Sibon sanniola</i>					1								1	1
Total de individuos	49	7	32	10	88	25	6	35	18	2	1		273	
Total de especies	5	3	4	2	13	5	4	4	5	2	1			

4. DISCUSIÓN

El muestreo y análisis de los datos permitió determinar que los sitios son diferentes en cuanto a la composición de sus comunidades de reptiles, sin embargo, la falta de replicación hace inconveniente el atribuir estas diferencias al factor edad, por lo cual no es posible responder cabalmente la hipótesis sobre una relación positiva entre la edad de regeneración de los acahuals, y la

riqueza y/o diversidad de especies. Aún así, los datos de riqueza de especies y distinción taxonómica indican que dicha relación podría existir, pero comprobarlo requiere de un estudio más profundo y con un diseño de muestreo distinto. Esta misma situación representó una limitante al momento de identificar a los reptiles que pudieran considerarse como indicadores del estado de regeneración, aunque sí fue posible observar una mayor riqueza de especies llaneras en los sitios más recientes, y una mayor abundancia de especies arbóreas en sitios más antiguos. Por estas razones, se considera que los objetivos se cumplieron parcialmente, ello se irá discutiendo conforme se trate cada uno de estos objetivos en este capítulo, además de las propuestas para solventar dichas limitaciones, con la intención de brindar orientación para las próximas investigaciones sobre temas similares.

4.1 Riqueza y diversidad

4.1.1 Riqueza específica

El número de especies registradas en este estudio (18), con un esfuerzo de muestreo de 192 hrs/hombre, fue menor a las 30 especies de reptiles reportadas por Martínez-Morales (2008) para el ejido X-Hazil sur y anexos, así como a las 44 especies indicadas por Luja-Molina (2004) en el ejido Caobas, en el sur de Quintana Roo. Si bien, la riqueza específica registrada en este trabajo parece mucho menor a la encontrada en las investigaciones señaladas, el mosaico de paisajes muestreados por estos autores fue más variado. Un punto particularmente importante, fue que dichos trabajos consideraron parte de sus muestreos en zonas con aprovechamiento forestal (unidad de paisaje que en este trabajo no fue considerada para poder centrarse en el

aprovechamiento agrícola), situación que les permitió registrar especies que no son comunes en los sistemas de milpas. Además, en el caso de Luja-Molina (2004), la riqueza específica del sistema forestal fue muy alta ($S = 33$), aunque en el trabajo de Martínez-Morales (2008) la riqueza del mismo sistema no fue muy diferente a la observada en los sitios de agricultura.

Si se eliminan los datos para los sitios con aprovechamiento forestal, los resultados de este trabajo son muy similares a los obtenidos por Luja-Molina (2004), quien obtuvo un total de 15 y 17 especies de lagartijas y serpientes para un sistema de acahuales (5-10 años) y potreros respectivamente (con un esfuerzo de muestreo de 216 hrs/hombre para cada sistema). Por su parte, Martínez-Morales (2008) contabilizó 8 especies de lagartijas e igual número de serpientes para un sistema de sitios de vegetación secundaria con edades de 3 y 10 años (116 hrs/hombre para ambos sitios), obteniendo una riqueza de especies ($S = 16$) muy similar a la de este estudio.

En este trabajo, en comparación con el de Martínez-Morales (2008), se registraron, para el sistema de acahuales, 9 especies de reptiles adicionales (*An. sagrei*, *A. maslini*, *P. sumichrasti*, *M. schwartzei*, *N. sebae*, *D. margaritiferus*, *O. aeneus*, *S. sanniola* y *Mi. diastema*). Además, durante algunos recorridos realizados en otros sitios del ejido, cuyos resultados no fueron incluidos en este estudio, se observaron las especies *Crocodylus sp.*, *Sphenomorphus cherriei*, *Boa constrictor*, *Kinosternum leucostomum* y *K. creaseri*, las que sumadas a las reportadas en este trabajo, representan 14 registros adicionales a las 26 especies señaladas por Martínez-Morales (2008). Esto da un total de 40 especies de reptiles registrados a la fecha en el ejido, las cuales representan el 38% de las 106 especies de reptiles reportadas para

Quintana Roo y 28% de las 140 especies existentes en la Península de Yucatán (Calderón-Mandujano y Cedeño-Vázquez, 2011). De estas, 11 especies se encuentran bajo alguna categoría de protección en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Cuadro CA2, en anexos).

Comparando el listado de especies obtenido en esta ocasión, con los de las Reservas de la Biósfera pertenecientes al Corredor Biológico Mesoamericano cercanas, se tiene que la riqueza específica para el sistema de acahuales es mucho menor. Calderón-Mandujano (2006b) para la vecina Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, reportó 64 especies, mientras que en la Reserva de la Biósfera de Calakmul se enlistan 73 especies (Pozo y Galindo-Leal, 2001). Aún cuando la diferencia es sumamente notable, si consideramos únicamente los resultados obtenidos para acahuales de selva mediana, se aprecia que son muy similares a la riqueza obtenida en este trabajo para acahuales de 5 (12 vs 13) y 10 años (11 vs 13).

La representatividad del sistema, en cuanto a la relación entre el número de especies observadas y las esperadas, podría considerarse alta (83%). Lógicamente, los sitios más recientes (1 y 3 años) presentaron valores de representatividad mayores (95 y 85%, respectivamente) en comparación con los sitios más antiguos (5 años = 75%, 10 años = 80%). Esta diferenciada representatividad puede estar relacionada con la complejidad estructural de los sitios; mientras los parches más recientes tienen menor complejidad, los más antiguos son mucho más complejos. Es bien sabido que la complejidad estructural de un hábitat y la riqueza de especies están estrechamente relacionados (Pianka, 1966; Hawlena y Boukila, 2006). Si bien, en el sitio con disturbio más reciente, la función de Clench muestra un valor de especies

esperadas (5.27) muy similar al observado en campo ($S = 5$); y por ende, se puede considerar difícil que la riqueza de especies se incremente en un sitio como este. Es muy probable que especies como *Am. undulata*, *An. sericeus* o *An. rodriguezii*, muy abundantes en la matriz de selva que rodea a las milpas, se encuentren ocasionalmente en sitios con impacto reciente, incrementando la riqueza por encima del valor estimado (5.27). Además, las serpientes también podrían migrar con facilidad a estas áreas, especialmente aquellas de tamaño pequeño y de hábitos nocturnos, como *Ninia sebae* o especies del género *Coniophanes*, que fácilmente podrían pasar desapercibidas para los campesinos.

No hay que perder de vista que el esfuerzo y tiempo de muestreo pueden influir de manera importante en los valores de riqueza estimados. Es muy conocido que las comunidades bióticas se caracterizan por tener unas pocas especies muy abundantes, y muchas especies con escasa abundancia (Fisher et al., 1943; Preston, 1948; Magurran, 2007). Considerando lo anterior, y dado el limitado tiempo que se tuvo para realizar este trabajo, es seguro que varias especies hayan escapado al inventario, sobre todo si se considera que muchos reptiles son escasos o de difícil detección. Un claro ejemplo de esto son los escíncidos, los cuales a pesar de ser buenos indicadores de la recuperación del hábitat (Kanowski et al., 2006), generalmente son omitidos en los estudios herpetofaunísticos por ser difíciles de detectar (Gardner et al., 2007b). Por ello, el implementar técnicas de trapeo en los muestreos podría contribuir a incrementar el registro de especies. Además, en este trabajo, por motivos de logística, no se realizaron recorridos durante la noche, por ende muchas especies de carácter nocturno, como los gekkonidos (*Coleonyx*

elegans, *Thecadactylus rapicauda*) y serpientes (*Imantodes cenchoa*, *Leptodeira frenata*, *Bothrops asper*), que han sido reportadas en el sitio o en las cercanías (Calderón-Mandujano, 2006b), podrían incrementar la riqueza de especies.

4.1.2 Diversidad y distinción taxonómica

La diversidad taxonómica promedio (Δ), tiende a ser mayor conforme la edad de los acahuales aumenta, mientras que la distinción taxonómica promedio (Δ^*) fue ligeramente menor en los sitios más recientes respecto a los acahuales de 5 y 10 años, que tuvieron valores muy similares entre ellos. De manera general, esto va en concordancia con la hipótesis planteada, donde se esperaba que los sitios más antiguos mostraran una mayor diversidad y riqueza de especies. Aunque, por supuesto, no es posible afirmar, con un solo valor, que una mayor edad de regeneración aumenta la diversidad taxonómica.

Dejando de lado la influencia de las abundancias relativas, y considerando únicamente un enfoque de presencia/ausencia, llama la atención que el acahual de un año, con la menor riqueza específica de todos los sitios ($S = 5$), tuviera el segundo valor más alto en la distinción taxonómica promedio ($\Delta+$), ello se debe a que todas las especies registradas en ese sitio pertenecen a diferentes familias. Una situación contrastante fue observada en el sitio de 3 años, que tiene una riqueza específica superior ($S = 8$), pero donde tres especies (*Am. undulata*, *A. angusticeps* y *A. maslini*) pertenecen a la misma familia (Teiidae), lo que influye para que este acahual tenga un valor de $\Delta+$ inferior al de cualquier otro sitio.

Si se considera que los sitios con disturbio poseen comunidades de especies conformadas por taxones más estrechamente relacionados, en contraste con las comunidades de los sitios sin alteración (Warwick, 1993; Warwick y Clarke, 1995), se esperaría que la prueba de embudo evidenciara una mayor diversidad en los sitios con disturbio más antiguo, lo cual no ocurrió así, ya que no se encontró ninguna tendencia respecto al incremento en el número de especies (sobre el eje de las x en las gráficas de embudo). Una posible explicación al respecto podría ser que, pese a que estos índices son robustos ante tamaños de muestra pequeños, y al poco esfuerzo de muestreo (Clarke y Warwick, 1998, 2001a; Magurran, 2004), pueden estar limitados en cuanto a su capacidad para detectar cambios que no sean de origen antropogénico. Esto se debe a que la variabilidad natural de las comunidades usualmente se manifiesta en un reemplazo de especies (Warwick, 1993), situación donde los índices de distinción taxonómica son menos sensibles (Warwick y Clarke, 1995; Clarke y Warwick, 1998). Hay que recordar que, si bien los acahuales estudiados sufrieron un disturbio hace tiempo, la sucesión de especies en este sistema de bosque es un proceso ecológico, determinado en gran medida por las variaciones del hábitat y otras condiciones ambientales, y una de las propiedades de estos índices, es que la variabilidad en la biodiversidad, debida a factores naturales del ambiente, tenderá a ubicarse dentro de un rango predecible. (Leonard et al., 2006).

Una de las razones por las cuales los valores de estos índices fueron menores en los sitios más recientes, es que la distinción taxonómica disminuye con la eliminación de especies filogenéticamente relacionadas (i.e. a nivel familia), los cuales se consideran funcionalmente similares (Warwick y Clarke,

1995; Bevilacqua et al., 2011). Dichos taxa de especies desaparecen conforme son destruidas o alterados aquellos componentes del hábitat a los que son afines. Por ejemplo, Campbell y Novelo-Gutiérrez (2007) encontraron que la disminución en la distinción taxonómica promedio y en la variación en la Dtp+ de una comunidad de libélulas, estuvo relacionada con la pérdida de familias y géneros que requerían de sustratos inorgánicos durante su fase larvaria. Lo anterior podría equipararse con la ausencia de la familia Polychrotidae en el acahual de 1 año, y su aumento de abundancia en los sitios con mayor edad de regeneración, ya que dichas especies (*Anolis spp.*) tienen una marcada preferencia por los sustratos de cierta altura (Lee, 1996, 2000), mismos que son escasos en los sitios con disturbio reciente.

Además, el tipo de hábitat puede afectar fuertemente la composición taxonómica de las comunidades, con un efecto distinto entre los diferentes organismos, i.e. diferentes grupos, de un mismo phylum, pueden estar más o menos asociados a determinados ambientes, y ello influye sobre la composición taxonómica de las especies que caracterizan a determinado tipo de hábitat (Bevilacqua et al., 2011). Por ejemplo, von Euler y Svensson (2001), al comparar dos comunidades de aves, de dos continentes distintos, mostraron que existe una correlación entre los valores de distinción taxonómica promedio, y la abundancia de ciertos recursos del hábitat. El establecer una regresión entre los índices de distinción taxonómica y las características del hábitat, no es parte de los objetivos de este trabajo, y requiere de un diseño de muestreo distinto, así como de un análisis detallado de las características estructurales de los sitios muestreados, por lo cual queda para ser abordado en futuras investigaciones.

La variación de la distinción taxonómica ($\Lambda+$) mostró una tendencia contraria a la mayoría de los índices calculados hasta el momento; el sitio más reciente tuvo el valor más alto y este fue disminuyendo gradualmente hacia los acahuales de mayor edad. Por lo tanto, la distancia taxonómica promedio entre dos pares de especies elegidas al azar dentro de este sitio, será mayor a la mostrada por cualquier par de especies dentro de los otros sitios. Esto revela una mayor amplitud del árbol taxonómico en el sitio con perturbación más reciente, donde se tienen varios taxones representados únicamente por una especie. Aunque podría parecer extraño que un sitio con perturbación reciente, presente valores altos en algún índice de diversidad o distinción taxonómica, existe la posibilidad de que un sitio degradado tenga valores más altos en alguno de estos índices que sitios conservados. Por ejemplo Bhat y Magurran (2006) encontraron, en una comunidad de peces dulceacuícolas, un valor alto de distinción taxonómica ($\Delta+$) en un sitio degradado, situación que atribuyeron a la aparición de unas pocas especies de grupos taxonómicos distantes. Aunque estos autores no estimaron el valor de $\Lambda+$, queda claro que un valor alto en estos índices no necesariamente está relacionado con una buena condición del sitio.

El contraste entre los valores de $\Delta+$ y $\Lambda+$ es interesante; mientras que $\Delta+$ es muy similar en todos los sitios, $\Lambda+$ se dispara en el sitio con disturbio más reciente. Esta situación, de acuerdo a Clarke y Warwick (2001b), es resultado de una reducción en la complejidad del hábitat, donde la pérdida de elementos estructurales lleva a la desaparición local de especies pertenecientes a distintos grupos, proceso que tendería a mantener pocas especies y de grupos taxonómicos distantes, lo cual es típico de las islas. Sin embargo, no se puede

hacer tal afirmación de manera contundente, ya que en las pruebas de embudo, los índices de $\Delta+$ y $\Lambda+$, se encontraban mezclados de manera uniforme, sin mostrar un incremento de la distinción taxonómica conforme la edad de recuperación es mayor.

Si se acepta que una alta diversidad de especies es un buen indicador de estabilidad del ecosistema (MacArthur, 1955; Pimm, 1984; Levine y D'Antonio, 1999; Balvanera et al., 2006), se podría catalogar a este sistema de acahuales como el hábitat de una comunidad de reptiles poco estable, dada su escasa riqueza de especies, comparada con otros sitios de la región (ver Lujá-Molina 2004, Martínez-Morales 2008). Sin embargo, no es conveniente hacer tal afirmación, ya que sólo se cuenta con un sitio por estado de recuperación. Por ello, es muy probable que los valores observados sean resultado de una etapa en los ciclos poblacionales de la comunidad, y no del grado de recuperación del sitio (Stewart-Oaten et al., 1986). Aunque esta limitante fue ligeramente amortiguada al estar todos los sitios de estudio inmersos en la misma matriz de selva, con una ubicación cercana entre ellos, y sujetos a las mismas condiciones meteorológicas y antropogénicas. Ello se podría corregir con un muestreo que incluyera múltiples sitios dentro de cada tratamiento (Underwood, 2000). Adicionalmente, se aconseja incluir un sitio conservado como referencia o control, no obstante que los índices de distinción taxonómica no lo necesitan para detectar diferencias en los valores de diversidad (Bevilacqua et al., 2011) entre sitios (objetivo de este trabajo), se requiere de un sitio conservado para atribuir los cambios de diversidad a un impacto ecológico (Warwick y Clarke, 1998; Leonard et al., 2006), como el aprovechamiento agrícola. Esto es porque algunos sitios pueden tener, de

“manera natural” [sic], un valor de distinción taxonómica menor que otros lugares, sin que ello sea resultado de alguna alteración en particular (Warwick y Clarke, 1998), por ende, los valores estimados podrían ser característicos del sitio, y no necesariamente del estado de conservación del lugar. Estas consideraciones se discuten con mayor detalle en el punto 4.2.2 (diferencias entre los sitios).

Tomando en cuenta que las medidas de $\Delta+$ y $\Lambda+$ están basadas en datos de presencia/ausencia, su capacidad para detectar variaciones relacionadas a la perturbación humana podría estar disminuida cuando la alteración afecta más a las abundancias de los organismos, que a la variación en la estructura taxonómica de las comunidades (Bevilacqua et al., 2011), lo cual es evidente si se remite a lo planteado en la introducción sobre la intensidad y frecuencia de los disturbios (Grime, 1973; Connell, 1978; Sousa, 1984), ya que dependiendo de su intensidad o naturaleza, algunas alteraciones podrían no manifestarse en la remoción de un grupo taxonómico, pero sí en las abundancias de las especies.

Por las razones anteriores, es probable que los índices de diversidad tradicionales, basados en las abundancias de las especies, sean útiles para caracterizar de mejor manera la variabilidad en la biodiversidad de un área, y aporten información adicional acerca del estado de los ecosistemas, que aquellas medidas basadas únicamente en la presencia/ausencia de especies, ya que cada índice pondera algún componente específico de la biodiversidad (Wilsey et al., 2005). Por ende, ningún índice, por sí solo, puede ser considerado como representativo de toda la biodiversidad del ecosistema, y es aconsejable emplear varios índices cuando se trata de realizar estudios en

áreas afectadas por la actividad humana (Heino et al., 2007). Desafortunadamente, en este trabajo la falta de replicación hace imposible emplear otros índices de diversidad específica (ej. Margalef, Shannon, Pielou, etc.), más allá de la obtención de un valor aislado, cuya utilidad sería meramente anecdótica.

Para finalizar, y con base en la noción de una relación positiva entre la complejidad física de un ecosistema y la diversidad biológica (MacArthur y MacArthur, 1961; Pianka, 1967; Siqueiros-Beltrones, 2005), se puede afirmar que conforme la complejidad estructural del hábitat se incremente, también lo hará la diversidad (Hawlena y Boukila, 2006). Por consiguiente, es de esperarse que, conforme la edad de los sitios aumente, también lo haga la riqueza, y viceversa. En este sentido, es poco viable que el mosaico de acahuales, resultado de la TRQ, contribuya a mantener una alta riqueza de especies de reptiles en la selva, ya que lo que se genera a través del ciclo repetitivo de desmonte y siembra, es un área con un claro límite a la complejidad estructural que puedan adquirir estos sitios, donde la recuperación de la vegetación estará restringida al tiempo de barbecho (~7 o 10 años). Es probable entonces que la composición de especies en los acahuales muestreados, sea un subconjunto de la herpetofauna que habita en la matriz de selva que los rodea, un patrón similar al denominado por Patterson (1987) como anidamiento biótico, donde la biota de un sitio degradado (depauperado), está comprendida por un subconjunto de especies presentes en los sitios más ricos. Esta es una cuestión que merece un estudio aparte y será importante analizar en un futuro.

4.2 Estacionalidad y diferencias entre sitios

4.2.1 Estacionalidad

La estacionalidad puede repercutir en las comunidades de reptiles a través de cambios en la disponibilidad de alimento (Henderson y Hoevers, 1977; Hirai, 2004), alteraciones en el metabolismo de los organismos (Byron y Wingfield, 1994), variaciones en los ciclos de actividad diaria (Brown et al., 2002; Gienger et al., 2002), en la conducta termorreguladora (Huey y Pianka, 1977) y en los ciclos reproductivos (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista y Rosa, 2002; Brown y Shine, 2006). De allí que el efecto de la variación estacional en la composición de las comunidades reptilianas ha sido documentado de manera frecuente en la literatura (Henderson y Hoevers, 1977; Brown et al., 2002; Ruthven et al., 2002; García y Cabrera-Reyes, 2008). Contrario a lo que dichos estudios señalan, en este estudio la estacionalidad no influyó, de manera significativa, en la composición de las comunidades de reptiles de los sitios muestreados. Esto quedó claramente manifestado en el análisis de CAP, dónde los recorridos de secas y lluvias se encontraban entremezclados de manera muy homogénea. Anteriormente, se atribuía este hecho a que las selvas tropicales eran consideradas como sitios que proveen condiciones ambientales relativamente constantes a lo largo del año (Wikelski et al., 2000). Sin embargo, la realidad muestra que la precipitación pluvial suele ser fuertemente estacional en las regiones tropicales, con toda o casi toda la lluvia presentándose en una o más temporadas lluviosas durante el año. Esto representa un inmenso cambio en la disponibilidad de recursos para los animales y repercute directamente en sus poblaciones (Brown et al., 2002). La supuesta falta de diferencias entre temporadas puede ser resultado del

pequeño tamaño de muestra (seis recorridos por sitio por temporada) y que los periodos contemplados como secas (Abril-primera semana de Junio) y lluvias (Julio-Septiembre) no correspondan con la realidad observada en campo. Se puede observar en el climograma (Fig. 2) que la diferencia de temperatura entre ambas temporadas es apenas apreciable. Además, la precipitación pluvial se presta a confusión, ya que los picos de precipitación se observaron en ambas temporadas (Mayo y Julio), aunque en el caso de Mayo, la mitad de la precipitación total del mes se presentó en un solo día. Se sugiere que futuros trabajos contemplen la temporada de secas desde finales de Febrero a Abril o inicios de Mayo, para tener un mayor contraste entre temporadas en cuanto a las variables meteorológicas.

Por otra parte, se ha señalado que los reptiles no muestran fluctuaciones drásticas en su densidad poblacional por efecto de las lluvias, como sí ocurre en mamíferos y aves (Read, 2002), y anfibios (Duellman, 1995; Gardner et al., 2007c). Sin embargo, el análisis de las fluctuaciones de las abundancias de las especies de reptiles, a través de las temporadas, queda fuera de los objetivos de este trabajo. Se recomienda que en un futuro, para evaluar este punto, se preste atención a los ciclos de vida y características reproductivas de los reptiles, ya que se encuentran estrechamente relacionadas con las variaciones en temperatura, disponibilidad de alimento y precipitación (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Brown y Shine, 2006). Por lo tanto, es probable que la estacionalidad se refleje más en las historias de vida de los animales, que en los valores de diversidad y abundancia de la población, ya que las especies más dominantes en el sistema (*S. chrysostrictus*, *Am. undulata*, *B. vittatus* y *A. angusticeps*) tienen una alta adaptabilidad a sitios alterados y un amplio

espectro de selección de hábitat, lo que las hace menos vulnerables a los efectos de la estacionalidad.

4.2.2 Diferencias entre sitios

A diferencia de lo ocurrido con la estacionalidad, la edad del sitio sí mostró una clara diferenciación en cuanto a la composición de las comunidades de reptiles. Esta situación era predecible, ya que los acahuales estudiados son diferentes en cuanto a sus características estructurales, y es sabido que distintos sitios, con diferente complejidad estructural, pueden favorecer a diferentes especies, lo que trae como resultado que las comunidades bióticas sean distintas de un sitio a otro (Hawlena y Boukila, 2006). Sin embargo, el residual tan alto que muestra el PERMANOVA indica que, aunque pudiéramos reconocer diferencias entre los sitios, estas no necesariamente pueden deberse al factor edad (sitio). Muy seguramente, existen otros factores que puedan estar condicionando las diferencias entre los sitios, tales como las características del microhábitat o la frecuencia con que se ha afectado el área en el pasado.

El patrón de separación entre sitios, obtenido a través de la ordenación del CAP, está relacionado con la dominancia de las especies; en los sitios más recientes, *A. angusticeps*, *A. maslini* y *B. vittatus*, especies asociadas a disturbios y espacios abiertos (Lee, 1996), fueron importantes para la conformación del conglomerado. Por el contrario, en los sitios de mayor edad, es notable la contribución de *An. rodriguezii* y *An. sericeus*, especies que pueden ser observadas en una gran variedad de ambientes, pero que es más común encontrarlas descansando sobre la vegetación, a cierta altura del suelo

(Ibíd.). Además, la serpiente *O. aeneus*, encontrada en el acahual de mayor edad, también es una especie conocida por sus hábitos principalmente arbóreos (Ibíd.).

Retomando la idea de la heterogeneidad del hábitat como determinante de la diversidad, Pianka (1966) identifica tres componentes principales de la misma: 1) Vertical: definido como la diversidad en el volumen de la vegetación (muy relacionado con la altura), 2) Horizontal: definido como la varianza en la cobertura del dosel por parcela, y 3) La propia diversidad de las plantas. Como se puede suponer, es probable que lo que hace diferente a la composición de especies entre los sitios, sea la forma en cómo está dispuesta la estructura de la vegetación. En este sentido, la conformación de los dos grupos observados en el CAP, puede estar relacionada con esta idea de heterogeneidad; donde el grupo de 1 y 3 años, presentará una mayor riqueza de especies llaneras, las cuales, por su habilidad de desplazamiento, serán favorecidas por los espacios abiertos (Goodman, 2009). Mientras que los anolinos, quienes requieren de sitios altos para descansar (Lee, 1996; Köhler, 2008), junto con otras especies de hábitos similares, serán más frecuentes en los sitios de mayor edad.

Esta situación queda en evidencia al observar los resultados obtenidos por la rutina de clasificación del CAP para los sitios (cuadro 3, diferencias entre sitios), donde el éxito de clasificación, no fue muy diferente al número que se esperaría si las clasificaciones fueran aleatorias (25% obtenido de dividir el total de los tratamientos (4 sitios) entre el 100% (Anderson et al., 2008)). Y la mayor parte de las clasificaciones incorrectas son entre los sitios de 1 y 3 años, y entre los acahuales de 5 y 10 años de edad. Sin embargo, antes de afirmar que los sitios 1 y 3 son similares, (al igual que los sitios de 5 y 10 años). Hay

que anotar que el bajo éxito de la clasificación, puede ser resultado de la carencia de repeticiones, y el determinar si los sitios son similares entre sí no forma parte de los objetivos propuestos en esta investigación.

Aparentemente, *S. chrysostictus* no contribuye de manera importante a la separación entre sitios, ya que dicha especie es abundante en todos ellos, y no podría ser considerada de ninguna forma como un indicador útil para diferenciarlos. Caso similar al de *B. vittatus*, que se encuentra de manera común en los acahuales más recientes (1 y 3 años). Sin embargo, la rutina SIMPER sólo la consideró como característica del sitio con edad de 3 años y con una razón Sim/Desves menor a uno, no muy consistente como típica del sitio.

Por otra parte, *A. angusticeps* es una especie que es fácil de encontrar en todos los sitios; sin embargo, su abundancia va disminuyendo hacia los sitios con mayor tiempo de recuperación. Esta situación se manifiesta claramente en el análisis SIMPER, donde la contribución de esta especie a la similitud dentro del sitio, va disminuyendo conforme la edad de recuperación de los sitios es mayor, hasta que deja de ser consistente como típica de los sitios más antiguos. Aún así, es poco viable que esta especie pueda utilizarse como indicador de la edad de los sitios (al menos hasta la contemplada en la cronoserie), ya que su relación sim/desvest en los distintos pares de sitios fue poco consistente.

Anolis rodriguezii es también una de las especies más abundantes; sin embargo, se encuentra prácticamente ausente de los sitios con disturbio más reciente. En los acahuales de 5 y 10 años, es una de las especies que más contribuyen a la similitud del sitio, aunque su valor de Sim/Desves hace que, el

considerar a esta especie como representativa del sitio, deba ser tomado con cautela. Aún así, por las características del microhábitat que seleccionan, su abundancia, y por encontrarse en sitios con edad de recuperación mayor, el utilizar a las especies del género *Anolis* como indicadores del estado del hábitat podría ser viable, como ya lo señalaron antes Calderón-Mandujano (2006a) y Martínez-Morales (2008). No hay que olvidar que se requiere un conocimiento más detallado sobre la ecología de estas lagartijas, ya que una especie, por sí sola, podrá ser un indicador útil únicamente si se establece una asociación entre esa especie y algún componente específico del hábitat (Leonard et al., 2006).

Se debe tener especial cuidado al atribuir estas diferencias al factor edad, o estado de regeneración, ya que se carece de réplicas para cada condición de recuperación de los acahuales, condición necesaria para interpretar apropiadamente los atributos medidos en cada estado de regeneración (Walker et al., 2010). Aunque es válido afirmar que los sitios son diferentes, atribuir estas diferencias a tratamientos no replicados (en este caso, diferencias entre edades) sería cometer error de pseudoreplicación (Hurlbert, 1984). Esta es una situación común en muchos trabajos ecológicos (e.g., Vonesh, 2001; Shipman et al., 2004), y muy frecuente en estudios cuya finalidad es determinar el efecto de algún disturbio, los cuales con frecuencia utilizan sólo un sitio alterado y otro de referencia, o bien sólo se dispone de un sitio y este es muestreado antes y después del impacto (Underwood, 1991). Estos escenarios no son los ideales, puesto que las variaciones poblacionales que se presentan en todas las comunidades de manera natural, pueden confundir los resultados y atribuirse erróneamente a un factor no replicado

(Hurlbert, 1984; Stewart-Oaten et al., 1986; Underwood, 1994) De allí que en esta ocasión, sólo se afirma que los sitios, con condiciones de regeneración distintas, fueron diferentes respecto a la composición de sus comunidades de reptiles.

Un diseño de muestreo ideal que permita evaluar los efectos del disturbio en las comunidades bióticas, deberá contar con múltiples sitios impactados (réplicas) y varios sitios control también replicados (Underwood, 1994, 2000). Aún así, la interpretación de los resultados siempre estará condicionada por la variabilidad espacial, inherente a cualquier estudio de esta naturaleza (Hargrove y Pickering, 1992; Walker et al., 2010). Adicionalmente, dichos estudios podrían realizarse a distintos niveles de organización biológica, y así contar con distintas fuentes de información. Por ejemplo, las variables bioquímicas o biofísicas, responderán de manera distinta a un impacto si se comparan con niveles de organización mayores, tales como la densidad poblacional o los índices de diversidad (Hanson, 2011). Una propuesta de un diseño de muestreo más apropiado se puede observar en la figura FA3 en anexos.

Por último, sería conveniente que los próximos trabajos contemplen una cronosecuencia más larga. En el noreste de Puerto Rico, Herrera-Montes y Brokaw (2010) determinaron que un sitio en regeneración, con una edad aproximada de 20 a 40 años, posee una complejidad estructural similar a la de una selva. Aunque estos autores no encontraron diferencias importantes en la riqueza de especies de herpetofauna, sí lo hicieron en la dominancia y en la abundancia relativa (Ibíd.). De esta manera, el incluir sitios con mayor tiempo

de recuperación, brindaría información sobre la relación entre la maduración de la selva, y su relación con la composición de las comunidades de reptiles.

Por todas las consideraciones anteriores, la Península de Yucatán brinda una oportunidad valiosa al estar cubierta por un inmenso mosaico de parches con distintos grados de regeneración, facilitando el realizar estudios sobre el impacto de los disturbios y/o sucesión ecológica en múltiples escalas, tanto espaciales, como temporales.

4.3 Selección de microhábitat

Se sabe que la estructura del hábitat influye en las distribuciones de plantas y animales a múltiples escalas (Pianka, 1973; Vitt et al., 2007; Herrera-Montes y Brokaw, 2010). En el caso de los reptiles, el espacio es considerado como la variable más importante para la separación de las especies simpátricas (Howard y Hailey, 1999), y la actividad humana puede afectar la selección de hábitat por los reptiles de varias maneras: 1) Incrementando la temperatura del suelo y aire, 2) Incrementando la exposición a depredadores, 3) Cambiando la disponibilidad de microhábitats, y 4) Cambiando la disponibilidad y distribución de las presas de los reptiles (Pelegri et al., 2009). Por ende, la respuesta de los reptiles a los cambios en la disponibilidad de hábitat, provee un importante indicador de su plasticidad etológica y fisiológica. De allí que entender la asociación entre la abundancia de las especies y las características del microhábitat, sea de especial importancia para la conservación, ya que permite a los ecólogos hacer predicciones acerca de las respuestas de las especies a cambios naturales y antropogénicos en el hábitat (Ibíd.).

El dosel fue una de las variables más importantes para la separación de las especies, situación que era de esperarse, ya que esta variable determina en muchos sentidos las condiciones del microclima; como la humedad relativa, temperatura (Herrera-Montes y Brokaw, 2010) o luz solar (Vitt et al., 1998; Michael et al., 2011; Pike et al., 2011). Incluso, está relacionada con la abundancia de especies nocturnas, al determinar la temperatura de los sitios de reposo durante el día (Pringle et al., 2003; Webb et al., 2005).

Es posible que la abundancia de *S. chrysostictus*, *A. angusticeps* y *Am. undulata*, especies que suelen evitar la sombra de selvas cerradas, y asociadas comúnmente a espacios abiertos (Lee, 1996, 2000) se deba, en buena parte, a la abundancia de claros en el dosel, lo cual favorecería a las especies dependientes de la radiación solar, incrementando sus abundancias y facilitándoles el acceso a mayores porciones la selva (Vitt et al., 1998). En el área de estudio, el descopamiento, pérdida de hojas y caída de los árboles son frecuentes, resultado de las constantes tormentas que azotan la región.

Otras variables importantes para la separación de las especies fueron el porcentaje de ramas, porcentaje de pasto y/o hierba, altura máxima de la vegetación y porcentaje de hojarasca. Estas variables son importantes en la configuración estructural de los sitios de mayor edad, donde también es posible encontrar sustratos de mayor altura, así como especies del género *Anolis* o culebras arbóreas (*O. aeneus*) (Lee, 1996; Köhler, 2008). En particular, la hojarasca es una de las variables que comúnmente se considera más determinante en la estructura de la comunidad de reptiles (Vonesh, 2001; Wanger et al., 2010), ya que está estrechamente relacionada con la disponibilidad de alimento (Lieberman, 1986) y es el hábitat de reptiles

especialistas (Herrera-Montes y Brokaw, 2010), como los escíncidos, para quienes la hojarasca constituye un componente importante de su hábitat (Lee, 1996; Köhler, 2008).

Contrario a lo esperado, la temperatura del sustrato, un factor fundamental para las actividades de los reptiles (Vitt et al., 1998; Pelegrin et al., 2009), no fue importante para la separación entre especies. No obstante, la disponibilidad de sol y/o sombra tuvo una importancia moderada en dicha separación. Es probable que la diversidad de estrategias que emplean los reptiles para regular su temperatura influya en que estos factores no sean tan importantes para la separación de especies, por ejemplo, una especie no heliotherma (no dependiente directamente del sol) estará menos condicionada a la disponibilidad de radiación solar que otras especies (Vitt et al., 1998). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, ciertas especies pueden verse favorecidas por la abundancia de claros en el dosel, por esta razón sería más conveniente atender el nicho térmico para cada especie en particular, en lugar de pretender separar grupos de especies, con modos de termorregulación muy diversos. El resto de las variables registradas (porcentaje de arbustos, distancia a la cobertura vegetal más cercana, distancia al refugio más cercano, porcentaje de rocas, altura del sustrato y porcentaje de maderos muertos) tuvieron escasa importancia en la conformación de los ejes. Por tanto, se trata de características del hábitat cuya relevancia es secundaria, al menos para las especies más abundantes.

Se puede apreciar que existe una marcada separación entre las especies llaneras (*S. chrysostictus* y *Aspidoscelis* spp.) con aquellas del género *Anolis*. Esto se debe a que estas últimas, aunque pueden hacer uso de

una gran variedad de sitios, normalmente prefieren aquellos con cierta altura sobre el nivel del suelo (Lee, 1996; Köhler, 2008), y son más abundantes en los sitios más antiguos. En contraparte, las primeras formaron un cúmulo en el sentido opuesto del eje, mostrando una mayor relación con el porcentaje de suelo desnudo (arena), grava (rocas < 50 cm) y disponibilidad de sol. Incluso, la similitud en el tipo de microhábitat usado entre *S. chrysostrictus* y *A. angusticeps* es grande, a tal grado que la función de clasificación atribuyó erróneamente varios individuos de *S. chrysostrictus* a *A. angusticeps* y viceversa. Mucho tiene que ver que ambas especies mostraron preferencia por los mismos sustratos, con la excepción del tronco caído, que no fue utilizado por *A. angusticeps*. Este par de especies son conocidas por su preferencia a los espacios abiertos y su abundancia en los bordes de caminos (Lee, 1996, 2000). Particularmente, *S. chrysostrictus* es común en áreas asociadas a disturbio (Lee, 1996).

Es importante resaltar que una especie marcadamente rastrera y que suele evitar la sombra, como *Am. undulata*, muestre una escasa separación respecto a *An. rodriguezii* y *An. sericeus*. Esto probablemente se debe a que *Am. undulata* acostumbra, de manera muy activa, buscar su alimento entre la hojarasca (Lee, 1996), misma que es muy abundante en los sitios más antiguos, donde son frecuentes las especies de *Anolis*. Aún así, la coincidencia de estas especies en la selva estará limitada a sitios alterados, ya que *Am. undulata* es habitual en acahuals y orillas de caminos (Campbell, 1998; Calderón-Mandujano et al., 2003), pero está prácticamente ausente al interior de la selva, donde es sustituida por otras especies (Lee, 1996).

En el caso particular de *An. sagrei*, su registro en el acahual de 5 años llama la atención, al ser una especie que rara vez se encuentra lejos de disturbios humanos, incluso considerada como comensal del hombre (Lee, 1996). Sin embargo, esta es una especie muy adaptable (Kolbe et al., 2004; 2007), y su habilidad para invadir y colonizar nuevos hábitats es notable (Losos et al., 1993), sobre todo en vegetación abierta de sitios perturbados (Álvarez-Romero et al., 2008), así que estas lagartijas no necesariamente están confinadas a los asentamientos humanos, además es común que los campesinos acarreen por la zona bultos de guano, maíz o leña, que eventualmente sirven como medios de transporte para algunos ejemplares, así que no sería raro que estos animales sean trasladados a esta parte de la selva y puedan establecerse allí.

4.4 Reflexiones sobre conservación

La deforestación y fragmentación del hábitat constituyen las principales causas de pérdida de diversidad a nivel global (Tilman et al., 1994; Vitousek, 1994; Fahring, 2003; Burkey y Reed, 2006; Watling y Donnelly, 2006). Los reptiles, por sus características, son especialmente vulnerables a cualquier tipo de alteración de origen antropogénico (Smart et al., 2005; Gardner et al., 2007b). Es tal su susceptibilidad, que la simple presencia del ser humano constituye una forma de afectación a los reptiles, aun cuando el hábitat en cuestión pueda permanecer intacto (Gibbon et al., 2000).

Los efectos que la transformación del paisaje de la Península de Yucatán tiene sobre la diversidad de reptiles, son escasamente comprendidos: Por una parte, se cree que pueden favorecer la diversidad de un área al

incrementar la heterogeneidad del hábitat, y con ello favorecer una alta riqueza específica en todo el paisaje (Herrera-Montes y Brokaw, 2010). Además, se menciona que la división de una población en pequeñas subpoblaciones, puede favorecer la sobrevivencia de una especie al hacerla menos vulnerable a eventos catastróficos (Brown, 1997). Por el contrario, la fragmentación del hábitat, al dificultar el intercambio de individuos, ocasiona la pérdida de flujo genético entre distintas poblaciones, y como consecuencia incrementa el riesgo de extinción de una especie (Primack et al., 2001; Solé y Montoya, 2006; Machkour-M'Rabet et al., 2009), aunque también una población relativamente aislada puede constituir un reservorio de genomas “puros”, en aquellas especies donde los eventos de hibridación son frecuentes (ver Machkour-M'Rabet et al., 2009). Asimismo, la modificación de determinadas características del hábitat puede tener consecuencias negativas en la historia natural de los reptiles, llevándolos a extinciones locales. Por ejemplo, la disminución del dosel podría traer un incremento en la temperatura del sitio, con la consecuente modificación de los periodos de actividad del animal (Pringle et al., 2003; Webb et al., 2005). A su vez, los cambios en la temperatura de un sitio suelen afectar la cantidad de tiempo disponible para alimentarse (Sinervo et al., 2010). Se sabe que la temperatura influye en el desarrollo embrionario de numerosos reptiles, incluyendo algunas lagartijas y serpientes (Valenzuela, 2004). Incluso, se ha reportado que las especies vivíparas del género *Sceloporus* son especialmente susceptibles a extinciones locales debido a los efectos de altas temperaturas sobre los embriones (Sinervo et al., 2010).

Además, la alteración del hábitat puede favorecer la introducción de especies invasoras (Vitousek, 1990; Kennedy et al., 2002), la cual es una de las principales causas de la disminución de las poblaciones nativas de reptiles (Lee, 1996; Gibbon et al., 2000). A nivel local, la alteración del hábitat trae consigo una disminución de la heterogeneidad ambiental y pérdida de la diversidad, lo que incrementa el riesgo de invasión por parte de especies exóticas (Kennedy et al., 2002; Hooper et al., 2005). Al respecto, existe cierta controversia, ya que también se piensa que un sitio heterogéneo es más vulnerable a la invasión de especies exóticas al presentar una mayor cantidad de nichos disponibles (Levine y D'Antonio, 1999). Lo cierto es que, en este trabajo, se encontró una alta dominancia de especies asociadas a la actividad humana (*B. vittatus*, *A. angusticeps* y *An. sagrei*) y a bordes (*S. chrysostrictus*, *Am. undulata* y *An. sericeus*). A pesar de que se trató de evitar el borde de los acahuales, es posible que la penetración de dichas especies al parche sea mayor a lo esperado; o bien, que el historial de alteraciones del hábitat en los distintos sitios haya modificado la estructura de la vegetación, facilitándoles el establecerse en el interior del parche.

Es complicado predecir cuál será el destino de las selvas de Quintana Roo. Por una parte, el porcentaje de superficie ocupada por la agricultura es menor comparado con la mayoría de los estados del país (SEMARNAT, 2006), mientras que por otra, la densidad poblacional en las zonas rurales, factor asociado a la deforestación por disposición de espacios para agricultura (Wright, 2005), ha comenzado a disminuir en la región, principalmente por la migración de los jóvenes hacia la Riviera Maya. Aunque se cree que la emigración de los campesinos puede favorecer la recuperación de las selvas

(García-Barrios et al., 2009), existen casos donde la emigración no necesariamente se refleja en una disminución del número de hectáreas cultivadas (ver Olvera-Hernández, 2010). Además, desde años recientes existe una tendencia hacia la urbanización de las comunidades rurales y una diversificación de sus actividades productivas, lo que se ha manifestado en los cambios en los modos de vida de los habitantes, y genera que sean cada vez menos dependientes de las actividades agropecuarias (Porter Bolland et al., 2006; Herrera-Montes y Brokaw, 2010).

Mediante el sistema de tumba, roza y quema, la milpa sigue siendo la principal actividad productiva en la mayoría de las comunidades de la península de Yucatán. A pesar de que los ingresos obtenidos por esta práctica son escasos, la importancia cultural de la milpa es tal, que la mayoría de las actividades de las comunidades campesinas de la zona son regidas por el ciclo agrícola (Villa-Rojas, 1978; Porter Bolland et al., 2006). Además, esta práctica es fomentada por diversos programas de gobierno, los cuales alientan, mediante remuneración económica, la quema de terrenos para agricultura o la conversión de selva en pastizales para ganado (Porter Bolland et al., 2006; Smardon y Faust, 2006). En consecuencia, es poco probable que el escenario actual de deforestación cambie en un futuro cercano, por ello las próximas acciones de conservación deberán estar enfocadas a mitigar los efectos del aislamiento en las comunidades biológicas. Una medida que podría resultar útil es el establecimiento de pequeños sitios de protección que funcionen como eslabones que vinculen áreas protegidas más grandes (Watling y Donnelly, 2006).

Otra fuente de disturbio, imposible de ignorar en la Península de Yucatán, son los huracanes que impactan la región con relativa frecuencia, y a menudo con mucha intensidad, estos eventos meteorológicos tienen un efecto negativo sobre las poblaciones de vertebrados (Lynch, 1991; Waide, 1991; Woolbright, 1991; Lugo, 2008; Ramírez-Barajas et al., 2011), afectan directamente la estructura de la vegetación (Sánchez y Islebe, 1999; Lugo, 2008) y alteran tanto el ambiente de la región, como los microclimas de los sitios (Lugo, 2008). En el caso particular de las lagartijas, la severidad del daño a sus poblaciones dependerá no sólo de la intensidad del ciclón, sino además del periodo el año en que este impacte (Schoener et al., 2004), aún así algunas lagartijas muestran cierta habilidad para repoblar los sitios afectados en pocos años (Schoener et al., 2001). A la fecha se sabe poco sobre los efectos que tienen los huracanes en las poblaciones de reptiles de la Península de Yucatán; dado que estos fenómenos son imposibles de predecir, es muy complicado tener un seguimiento de cómo se componen las poblaciones de reptiles antes y después de un ciclón. Por esta misma naturaleza impredecible de los huracanes, es muy difícil encontrar un sitio en la península que esté libre de haber sufrido este disturbio, lo cual siempre será un factor a recordar en todos los estudios sobre diversidad biológica en la región.

Hablar de medidas de restauración es otro tópico que requiere de mayor investigación. Se ha señalado que la restauración y regeneración forestal puede favorecer la recuperación y mantenimiento de la diversidad de la herpetofauna en un sitio (Litt et al., 2001; Ruiz-Jaén y Aide, 2005; Gardner et al., 2007d). Sin embargo, existen reportes que señalan que dichos procesos han traído una disminución en la diversidad reptiliana (Fitch, 2006; Michael et

al., 2008). Esto se asoció principalmente al incremento en el dosel, el cual al cerrarse disminuye los espacios por donde pueda filtrarse la radiación solar al sotobosque, lo que resulta perjudicial para algunas especies (Michael et al., 2011; Pike et al., 2011). Desafortunadamente, la mayoría de las investigaciones sobre los efectos de las alteraciones antropogénicas en la biodiversidad, se han enfocado en una sola dirección de cambio, i.e. la transformación de hábitats productivos y complejos a otros más simples (Hawlena y Boukila, 2006). La investigación sobre este aspecto es fundamental si han de establecerse planes de conservación que incluyan a la herpetofauna, no sólo para determinar si es adecuado emprender acciones de restauración forestal, sino para estimar si al recuperarse las áreas de cultivo abandonadas, existe riesgo de erosión específica en la herpetofauna.

Además, es necesario llevar a cabo más estudios para entender el papel que juega la matriz de selva que rodea las reservas establecidas en la región, así como su relación con la diversidad de reptiles. Esto es necesario porque la vegetación secundaria representa la mayor parte de la cubierta forestal de la península (Hartter et al., 2008), constituyendo un verdadero mosaico de parches. Cada parche puede diferir del otro en su resistencia al movimiento de individuos, por lo tanto el aislamiento de las poblaciones puede no solamente estar afectado por la distancia entre ellas, sino además por las propiedades de este mosaico que las rodea (Watling y Donnelly, 2006). El entendimiento de estos procesos es fundamental si se quiere ayudar a la preservación de la herpetofauna peninsular.

5. CONCLUSIONES

- Se encontraron en total 18 especies de reptiles: 12 lagartijas (suborden Sauria), y seis serpientes (suborden Serpentes). Esto representa el 83.8% de las 21.47 especies de reptiles esperadas para todo el sistema.
- Las lagartijas *A. sagrei*, *A. maslini*, *Plestiodon sumichrasti*, *Mesoscincus schwartzei*, así como las serpientes *Ninia sebae*, *Drymobius margaritiferus*, *Oxybelis aeneus*, *Sibon sanniola*, *Micrurus diastema* constituyen nuevos registros de especies para el ejido.
- Adicionalmente, se observaron las especies *Crocodylus sp.*, *Sphenomorphus cherriei*, *Boa constrictor*, *Kinosternum leucostomum* y *K. creaseri*, que no habían sido reportadas en trabajos anteriores.
- Las especies más abundantes en el sistema de acahuales fueron *Sceloporus chrysostictus*, *Aspidoscelis angusticeps* y *Anolis rodriguezii*.
- El sitio con la mayor riqueza potencial de especies fue el acahual de 5 años, aunque sus valores no fueron muy distintos a los de otros sitios. El sitio con menor riqueza potencial fue el acahual con edad de un año.
- La diversidad y distinción taxonómica tuvieron valores más altos en los sitios con mayor tiempo de recuperación. No obstante, la variación en la distinción taxonómica fue superior en el sitio más reciente, reflejando una mayor amplitud taxonómica de la comunidad de reptiles de ese sitio.
- La distinción taxonómica promedio y la variación en la Dtp+, no mostraron tendencia a ser mayores en los sitios con mayor tiempo de recuperación, lo cual no apoya la hipótesis planteada inicialmente aunque, ya que por la falta de replicación, no fue posible aplicar un análisis estadístico de prueba de hipótesis, para rechazarla o aceptarla.

- No se percibió que la estacionalidad tuviese efecto importante sobre la composición de las comunidades de reptiles de los acahuales, pero los periodos de muestreo elegidos no fueron contrastantes en cuando a las variables ombrotérmicas.
- Los sitios fueron diferentes en cuanto a la estructura de la comunidad de reptiles, aunque no se descarta que otros factores, aparte del sitio (edad), pudieran estar influyendo en estas diferencias.
- Existen especies que caracterizaron a los distintos sitios, situación que está en concordancia con el segundo objetivo estipulado inicialmente. Por ejemplo, *Sceloporus chrysostictus* y *A. angusticeps* fueron determinadas como típicas de todos los sitios, *Basiliscus vittatus* lo fue en el sitio de tres años, y *Anolis rodriguezii* de los sitios de mayor edad, esta última puede ser viable como indicador del estado de regeneración de la vegetación.
- Como se planteó en un inicio, existen diferencias en las características del microhábitat que permiten separar a las distintas especies, siendo el porcentaje de arena (suelo desnudo), la disponibilidad de sol y el porcentaje de rocas (> 50 cm) las variables más importantes para especies llaneras como *Aspidoscellis* spp. y *S. chrysostictus*, aunque esta última mostró un poco más de plasticidad.
- El porcentaje de ramas, pasto o hierba, hojarasca, porcentaje de dosel y la altura máxima de la vegetación fueron más importantes para las especies del género *Anolis*, que son escasas en los espacios abiertos.

- *Ameiva undulata*, pese a ser una especie rastrera, se encuentra prácticamente ausente en las áreas de disturbio reciente, y está más asociada a sitios con vegetación alta y hojarasca.
- En cuanto a selección del sustrato, *S. chrysostictus* y *A. angusticeps* fueron las especies con la mayor similitud, ocupando una amplia variedad de estos. *Anolis rodriguezii* y *An. Sericeus* fueron comunes en sustratos de cierta altura, aunque también se les puede encontrar en el suelo o sobre rocas y maderos. Por su parte, *B. vittatus* fue muy variada en cuanto los sustratos que elige y, aunque frecuente en sitios de perturbación reciente, también se le puede encontrar en sitios más antiguos y ocupando sustratos elevados.
- Los reptiles, principalmente las lagartijas, son particularmente sensibles a las características físicas del hábitat. En este sentido, podrían ser considerados como indicadores del estado de conservación del hábitat.
- Es de suma importancia que los próximos trabajos sobre este tema cuenten con un diseño de muestreo con un mayor número de replicaciones, si bien es posible afirmar que los sitios son diferentes en cuanto a su riqueza de especies, distinción taxonómica y las especies que los caracterizan, no es conveniente atribuir estas diferencias al factor edad sin contar con dichas réplicas. Aunque por supuesto, tampoco se puede descartar que la edad de regeneración tenga mucho que ver en cómo están conformadas las comunidades de reptiles en el sistema de acahuales.

7. RECOMENDACIONES:

- Ante el aumento de las selvas secundarias en la península de Yucatán, es deseable que se lleven a cabo más investigaciones en áreas en regeneración, para comprender de mejor manera el papel que dichas áreas tendrán en la conservación de los reptiles de esta región.
- Es necesario incorporar las medidas de diversidad y distinción taxonómica a los futuros inventarios herpetofaunísticos. Además de las numerosas cualidades de dichos índices, son herramientas valiosas para la conservación, al permitir identificar cambios en la estructura taxonómica de las comunidades bióticas.
- Es conveniente prestar mayor atención a las formas en que los reptiles responden a los cambios en la estructura del hábitat, principalmente en cuestiones de temperatura y radiación solar, ya que dichas alteraciones a largo plazo pueden comprometer la supervivencia de las especies.

6. LITERATURA CITADA

ACHARD, F., EVA, H. D., STIBIG, H.-J., MAYAUX, P., GALLEGO, J., RICHARDS, T. y MALINGREAU, J.-P. (2002) Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science*, 297(5583): 999-1002.

ACOSTA-MIRELES, M., VARGAS-HERNÁNDEZ, J., VELÁZQUEZ-MARTÍNEZ, A. y ETCHEVERS-BARRA, J. (2002) Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, 38(6): 725-736.

- ÁLVAREZ-ROMERO, J. G., MEDELLÍN, R. A., OLIVERAS DE ITA, A., GÓMEZ DE SILVA, H. y SÁNCHEZ, O. (2008) *Animales exóticos en México: Una amenaza para la biodiversidad*, México D.F., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.502
- ANDERSON, M. J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1): 32-46.
- ANDERSON, M. J., GORLEY, R. N. y CLARKE, K. R. (2008) *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods*, Reino Unido
- AUSTIN, M. (2007) Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200(1-2): 1-19.
- BAKKER, J. P., OLFF, H., WILLEMS, J. H. y ZOBEL, M. (1996) Why Do We Need Permanent Plots in the Study of Long-Term Vegetation Dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7(2): 147-155.
- BALVANERA, P., PFISTERER, A. B., BUCHMANN, N., HE, J.-S., NAKASHIZUKA, T., RAFFAELLI, D. y SCHMID, B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10): 1146-1156.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. y HARPER, J. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, Estados Unidos, Wiley-Blackwell.752
- BEVILACQUA, S., FRASCHETTI, S., MUSCO, L., GUARNIERI, G. y TERLIZZI, A. (2011) Low sensitiveness of taxonomic distinctness indices to human impacts: Evidences across marine benthic organisms and habitat types. *Ecological Indicators*, 11(2): 448-455.
- BHAT, A. y MAGURRAN, A. E. (2006) Taxonomic distinctness in a linear system: a test using a tropical freshwater fish assemblage. *Ecography*, 29(1): 104-110.

- BLADT, J., LARSEN, F. W. y RAHBEK, C. (2008) Does taxonomic diversity in indicator groups influence their effectiveness in identifying priority areas for species conservation? *Animal Conservation*, 11(6): 546-554.
- BLAKE, J. G. y LOISELLE, B. A. (2001) Bird Assemblages in Second-Growth and Old-Growth Forests, Costa Rica: Perspectives from Mist Nets and Point Counts. *The Auk*, 118(2): 304-326.
- BOWMAN, D. M. J. S., WOINARSKI, J. C. Z., SANDS, D. P. A., WELLS, A. y MCSHANE, V. J. (1990) Slash-and-Burn Agriculture in the Wet Coastal Lowlands of Papua New Guinea: Response of Birds, Butterflies and Reptiles. *Journal of Biogeography*, 17(3): 227-239.
- BROWN, G. P. y SHINE, R. (2006) Why do most tropical animals reproduce seasonally? testing hypothesis on an australian snake. *Ecology*, 87(1): 133-143.
- BROWN, G. P., SHINE, R. y MADSEN, T. (2002) Responses of Three Sympatric Snake Species to Tropical Seasonality in Northern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 18(4): 549-568.
- BROWN, L. J. (1997) An Evaluation of Some Marking and Trapping Techniques Currently Used in the Study of Anuran Population Dynamics. *Journal of Herpetology*, 31(3): 410-419.
- BURKEY, T. V. y REED, D. H. (2006) The effects of habitat fragmentation on extinction risk: Mechanisms and synthesis. *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, 28(1): 9-37.
- BUTCHART, S. H. M., WALPOLE, M., COLLEN, B., VAN STRIEN, A., SCHARLEMANN, J. P. W., ALMOND, R. E. A., BAILLIE, J. E. M., BOMHARD, B., BROWN, C., BRUNO, J., CARPENTER, K. E., CARR, G. M., CHANSON, J., CHENERY, A. M., CSIRKE, J., DAVIDSON, N. C., DENTENER, F., FOSTER, M., GALLI, A., GALLOWAY, J. N., GENOVESI, P., GREGORY, R. D., HOCKINGS, M., KAPOS, V., LAMARQUE, J.-F., LEVERINGTON, F., LOH, J., MCGEOCH, M. A., MCRAE, L., MINASYAN, A., MORCILLO, M. H., OLDFIELD, T. E. E.,

- PAULY, D., QUADER, S., REVENGA, C., SAUER, J. R., SKOLNIK, B., SPEAR, D., STANWELL-SMITH, D., STUART, S. N., SYMES, A., TIERNEY, M., TYRRELL, T. D., VIÉ, J.-C. y WATSON, R. (2010) Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982): 1164-1168.
- BYRON, S. W. y WINGFIELD, J. C. (1994) Seasonal and Interpopulational Variation in Plasma Levels of Corticosterone in the Side-Blotched Lizard (*Uta stansburiana*). *Physiological Zoology*, 67(4): 1025-1049.
- CALDERÓN-MANDUJANO, R. (2006a) *Anfibios y reptiles como potenciales indicadores del estado de conservación del hábitat, en tres sitios del Corredor Biológico Mesoamericano (CBM) en México*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- CALDERÓN-MANDUJANO, R. (2006b) Anfibios y reptiles de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. In: RAMÍREZ-BAUTISTA, A., CANSECO-MÁRQUEZ, L. y MENDOZA-QUIJANO, F. (eds.) *Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad*. Ciudad de México: Sociedad Herpetológica Mexicana.
- CALDERÓN-MANDUJANO, R. y CEDEÑO-VÁZQUEZ, J. R. (2011) Reptiles. In: POZO, C. (ed.) *Riqueza Biológica de Quintana Roo: Un Análisis para su Conservación*. Chetumal, Quintana Roo: ECOSUR, CONABIO, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente, Programa de Pequeñas Donaciones.
- CALDERÓN-MANDUJANO, R., CEDEÑO-VÁZQUEZ, J. R. y POZO, C. (2003) New distributional records for amphibians and reptiles from Campeche, México. *Herpetological Review*, 34(3): 269-272.
- CALDERÓN-MANDUJANO, R., GALINDO-LEAL, C. y CEDEÑO-VÁZQUEZ, R. (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva serie)*, 24(1): 95-114.

- CAMPBELL, J. A. (1998) *Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan, and Belize*, EUA, University of Oklahoma Press.400
- CAMPBELL, W., ARCE-PÉREZ, R. y GÓMEZ-ANAYA, J. (2008) Taxonomic distinctness and aquatic Coleoptera: comparing a perennial and intermittent stream with differing geomorphologies in Hidalgo, Mexico. *Aquatic Ecology*, 42(1): 103-113.
- CAMPBELL, W. B. y NOVELO-GUTIÉRREZ, R. (2007) Reduction in odonate phylogenetic diversity associated with dam impoundment is revealed using taxonomic distinctness. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 168(1): 83-92.
- CEDEÑO-VÁZQUEZ, J. R., CALDERÓN, R. R. y POZO, C. (2003) New distributional records for amphibians and reptiles from Quintana Roo on the Yucatán peninsula, México. *Herpetological Review*., 34(4): 393-395.
- CLARKE, K. R. y GORLEY, R. N. (2006) *PRIMER v6: User manual/tutorial*, Plymouth, Reino Unido, PRIMER-E Ltd.190
- CLARKE, K. R. y WARWICK, R. M. (1998) A Taxonomic Distinctness Index and its Statistical Properties. *Journal of Applied Ecology*, 35(4): 523-531.
- CLARKE, K. R. y WARWICK, R. M. (2001a) *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*, Reino Unido
- CLARKE, K. R. y WARWICK, R. M. (2001b) A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology-Progress Series*, 216265-278.
- CLENCH, H. (1979) How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 33(4): 216-231.
- CONKLIN, H. C. (1961) The Study of Shifting Cultivation. *Current Anthropology*, 2(1): 27.
- CONNELL, J. H. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335): 1302-1310.

- CONVENIO-DIVERSIDAD-BIOLÓGICA (2006) *Perspectiva Mundial sobre Diversidad Biológica. Secretaria del Convenio sobre la Diversidad Biológica*, Canadá, Secretaria del Convenio sobre la Diversidad Biológica.81
- CORLETT, R. T. (1994) What is secondary forest? *Journal of Tropical Ecology*, 10(03): 445-447.
- CORN, P. y BURY, R. (1990) Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles. EUA: Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- CRUMP, M. y SCOTT, N. (1994) Visual encounter surveys. *In: HEYER, W. R., DONNELLY, W., MCDIARMID, M., HAYEK, L. y FOSTER, M. (eds.) Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. EUA: Smithsonian Institution Press.
- CRUZ, B. (2000) *Caracterización y uso actual del suelo en el ejido X-Hazil y anexos, Quintana Roo, México*. Tesis, Licenciatura, Instituto Tecnológico Agropecuario No. 16.
- CRUZ-SÁENZ, D., GUERRERO-VÁZQUEZ, S., HUERTA-MARTÍNEZ, J. y LAZCANO-VILLAREAL, D. (2006) Efecto de los incendios forestales sobre la comunidad de reptiles en el área natural protegida Bosque de La Primavera, Jalisco, México. *Memorias IX Reunión Nacional de Herpetología. Sociedad Herpetológica Mexicana*.
- CUPUL-NOH, E. (1997) *Evaluación de la regeneración de la selva mediana subperennifolia después del aprovechamiento forestal selectivo en el ejido "X-Hazil y Anexos", Quintana Roo*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur.
- CHALLENGER, A. y DIRZO, R. (2009) Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en Capital natural de México. *Capital Natural de México*. México: Conabio.

- CHAZDON, R., HARVEY, C., KOMAR, O., GRIFFITH, D., FERGUSON, B., MARTÍNEZ-RAMOS, M., MORALES, H., NIGH, R., SOTO-PINTO, L., VAN BREUGELS, M. y PHILPOTT, M. (2009) Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica*, 41(2): 142-153.
- DIEKMANN, X. (2001) *Soil nutrient dynamics during shifting cultivation in Campeche, México*. Tesis, Tesis de Doctorado, Universidad de Virginia.
- DUELLMAN, W. E. (1995) Temporal Fluctuations in Abundances of Anuran Amphibians in a Seasonal Amazonian Rainforest. *Journal of Herpetology*, 29(1): 13-21.
- DUNN, R. R. (2004) Recovery of Faunal Communities During Tropical Forest Regeneration. *Conservation Biology*, 18302-309.
- EATON, J. M. y LAWRENCE, D. (2009) Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. *Forest Ecology and Management*, 258(6): 949-958.
- ESTRADA-LUGO, E. (2005) *Grupo doméstico y usos del parentesco entre los mayas macehuales del centro de Quintana Roo: El caso del ejido X-Hazil y Anexos*. Tesis, Doctorado, Universidad Iberoamericana.
- FAHRING, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34487–515.
- FINEGAN, B. y NASI, R. (2004) The Biodiversity and conservation potencial of shifting cultivation landscapes. *In*: SCHROTH, G., DA FONSECA, G., HARVEY, C., GASCON, C., VASCONCELOS, H. y IZAC, A. (eds.) *Agroforestry: the practice of integrating trees and other large woody perennials on farms and throughout the agricultural landscape*. EUA: Island Press.
- FISHER, R. A., CORBET, A. S. y WILLIAMS, C. B. (1943) The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a

- Random Sample of an Animal Population. *Journal of Animal Ecology*, 12(1): 42-58.
- FITCH, H. S. (2006) Collapse of a fauna: reptiles and turtles of the University of Kansas natural history reservation. *Journal of Kansas Herpetology*, 1710-13.
- FLORES-VILLELA, O. (1993) Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes y nuevas especies. *Carnegie museum of natural history*, 1738.
- FLORES-VILLELA, O. y CANSECO, L. (2004) Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 20115-144.
- FOSTER, B. L. y TILMAN, D. (2000) Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146(1): 1-10.
- GARCÍA, A. y CABRERA-REYES, A. (2008) Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva serie)*, 24(2): 91-115.
- GARCÍA-BARRIOS, L., GALVÁN-MIYOSHI, Y. M., VALDIVIESO-PÉREZ, I. A., MASERA, O. R., BOCCO, G. y VANDERMEER, J. (2009) Neotropical Forest Conservation, Agricultural Intensification, and Rural Out-Migration: The Mexican Experience. *BioScience*, 59(10): 863-873.
- GARDNER, T. A., BARLOW, J., PARRY, L. W. y PERES, C. A. (2007a) Predicting the Uncertain Future of Tropical Forest Species in a Data Vacuum. *Biotropica*, 39(1): 25-30.
- GARDNER, T. A., BARLOW, J. y PERES, C. A. (2007b) Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138(1-2): 166-179.

- GARDNER, T. A., FITZHERBERT, E. B., DREWES, R. C., HOWELL, K. M. y CARO, T. (2007c) Spatial and Temporal Patterns of Abundance and Diversity of an East African Leaf Litter Amphibian Fauna. *Biotropica*, 39(1): 105-113.
- GARDNER, T. A., RIBEIRO-JÚNIOR, M. A., BARLOW, J. O. S., ÁVILA-PIRES, T. C. S., HOOGMOED, M. S. y PERES, C. A. (2007d) The Value of Primary, Secondary, and Plantation Forests for a Neotropical Herpetofauna-El Valor de la Biodiversidad de Bosques Primarios, Secundarios y Plantaciones para una Herpetofauna Neotropical. *Conservation Biology*, 21(3): 775-787.
- GAUSSEN, H. y BAGNOULS, F. (1957) Les climats biologiques et leur classification. *Annales de Géographie*, 66(355): 193-220.
- GIBBON, J. W., SCOTT, D. E., RYAN, T. J., BUHLMANN, K. A., TUBERVILLE, T. D., METTS, B. S., GREENE, J. L., MILLS, T., LEIDEN, Y., POPPY, S. y WINNE, C. T. (2000) The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience*, 50(8): 653-666.
- GIENGER, C. M., BECK, D. D., SABARI, N. C. y STUMBAUGH, D. L. (2002) Dry Season Habitat Use by Lizards in a Tropical Deciduous Forest of Western Mexico. *Journal of Herpetology*, 36(3): 487-490.
- GOODMAN, B. A. (2009) Nowhere to run: the role of habitat openness and refuge use in defining patterns of morphological and performance evolution in tropical lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(7): 1535-1544.
- GRIME, J. P. (1973) Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242(5396): 344-347.
- GÜNTHER, A. 1885-1902. Reptilia and Batrachia. *Biologia Centrali-Americana*. Londres.

- HAMMOND, D. S. (1995) Post-Dispersal Seed and Seedling Mortality of Tropical Dry Forest Trees After Shifting Agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 11(2): 295-313.
- HANSON, N. (2011) Using biological data from field studies with multiple reference sites as a basis for environmental management: The risks for false positives and false negatives. *Journal of Environmental Management*, 92(3): 610-619.
- HARGROVE, W. W. y PICKERING, J. (1992) Pseudoreplication: a *sine qua non*; for regional ecology. *Landscape Ecology*, 6(4): 251-258.
- HARTTER, J., LUCAS, C., GAUGHAN, A. y LIZAMA-ARANDA, L. (2008) Detecting tropical dry forest succession in a shifting cultivation mosaico of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Applied geography*, 28:134-149.
- HAWLENA, D. y BOUKILA, A. (2006) Land management practices for combating desertification causes species replacement in desert lizards. *Journal of Applied Ecology*, (43): 701-709.
- HEINO, J., MYKRÄ, H., HÄMÄLÄINEN, H., AROVIITA, J. y MUOTKA, T. (2007) Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 52(9): 1846-1861.
- HENDERSON, R. W. y HOEVERS, L. G. (1977) The Seasonal Incidence of Snakes at a Locality in Northern Belize. *Copeia*, 1977(2): 349-355.
- HERRERA-MONTES, A. y BROKAW, N. (2010) Conservation value of tropical secondary forest: A herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*, 143(6): 1414-1422.
- HIRAI, T. (2004) Dietary Shifts of Frog Eating Snakes in Response to Seasonal Changes in Prey Availability. *Journal of Herpetology*, 38(3): 455-460.
- HOOPER, D. U., CHAPIN, F. S., III, EWEL, J. J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., LAWTON, J. H., LODGE, D. M., LOREAU, M., NAEEM,

- S., SCHMID, B., SETÄLÄ, H., SYMSTAD, A. J., VANDERMEER, J. y WARDLE, D. A. (2005) Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3-35.
- HOWARD, K. E. y HAILEY, A. (1999) Microhabitat Separation Among Diurnal Saxicolous Lizards in Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology*, 15(3): 367-378.
- HUEY, R. B. y PIANKA, E. R. (1977) Seasonal Variation in Thermoregulatory Behavior and Body Temperature of Diurnal Kalahari Lizards. *Ecology*, 58(5): 1066-1075.
- HURLBERT, S. H. (1984) Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, 54(2): 187-211.
- HUSTON, M. (1979) A General Hypothesis of Species Diversity. *The American Naturalist*, 113(1): 81-101.
- HUTCHINSON, G. E. (1953) The Concept of Pattern in Ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 105(ArticleType: primary_article / Full publication date: 1953 / Copyright © 1953 Academy of Natural Sciences): 1-12.
- INEGI (2005) *Felipe Carrillo Puerto. México.*, Aguascalientes, México, Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática
- INGLE, N. R. (2003) Seed Dispersal by Wind, Birds, and Bats between Philippine Montane Rainforest and Successional Vegetation. *Oecologia*, 134(2): 251-261.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A. y HORTAL, J. (2003) Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8151 – 161.
- KANOWSKI, J. J., REIS, T. M., CATTERALL, C. P. y PIPER, S. D. (2006) Factors Affecting the Use of Reforested Sites by Reptiles in Cleared

- Rainforest Landscapes in Tropical and Subtropical Australia. *Restoration Ecology*, 14(1): 67-76.
- KAPELLE, M. (2008) *Diccionario de la biodiversidad*, 1 Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, Instituto Nacional de la Biodiversidad, INBio.348
- KENNEDY, T. A., NAEEM, S., HOWE, K. M., KNOPS, J. M. H., TILMAN, D. y REICH, P. (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417(6889): 636-638.
- KÖHLER, G. (2008) *Reptiles of Central America*, 2da Offenbach, Alemania, Herpeton.400
- KOLBE, J. J., GLOR, R. E., RODRIGUEZ SCHETTINO, L., LARA, A. C., LARSON, A. y LOSOS, J. B. (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, 431(7005): 177-181.
- KOLBE, J. J., LARSON, A. y LOSOS, J. B. (2007) Differential admixture shapes morphological variation among invasive populations of the lizard *Anolis sagrei*. *Molecular Ecology*, 16(8): 1579-1591.
- LAWRENCE, D. (2004) Erosion of Tree Diversity during 200 Years of Shifting Cultivation in Bornean Rain Forest. *Ecological Applications*, 14(6): 1855-1869.
- LAWRENCE, D., D'ODORICO, P., DIEKMANN, L., DELONGE, M., DAS, R. y EATON, J. (2007) Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52): 20696-20701.
- LEE, J. C. (1980) An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula *Miscellaneous Publications of The University of Kansas Museum of Natural History*, 67.
- LEE, J. C. (1996) *The Amphibians and Reptiles of the Yucatán Peninsula*, Ithaca, N.Y., Cornell University Press

- LEE, J. C. (2000) *A Field Guide to the amphibians and reptiles of the maya world*, Ithaca, NY, Cornell University Press.402
- LENIHAN, H. S. (1999) Physical-Biological Coupling on Oyster Reefs: How Habitat Structure Influences Individual Performance. *Ecological Monographs*, 69(3): 251-275.
- LEONARD, D. R. P., ROBERT CLARKE, K., SOMERFIELD, P. J. y WARWICK, R. M. (2006) The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessments. *Journal of Environmental Management*, 78(1): 52-62.
- LEVINE, J. M. y D'ANTONIO, C. M. (1999) Elton Revisited: A Review of Evidence Linking Diversity and Invasibility. *Oikos*, 87(1): 15-26.
- LIEBERMAN, S. S. (1986) Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest : La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva serie)*, 151-72.
- LITT, A. R., PROVENCHER, L., TANNER, G. W. y FRANZ, R. (2001) Herpetofaunal Responses to Restoration Treatments of Longleaf Pine Sandhills in Florida. *Restoration Ecology*, 9(4): 462-474.
- LOSOS, J. B., MARKS, J. C. y SCHOENER, T. W. (1993) Habitat Use and Ecological Interactions of an Introduced and a Native Species of Anolis Lizard on Grand Cayman, with a Review of the Outcomes of Anole Introductions. *Oecologia*, 95(4): 525-532.
- LUGO, A. E. (2008) Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: an international review. *Austral Ecology*, 33368-398.
- LUJA, V. H. (2004) *Efectos del cambio de uso de suelo en la herpetofauna del ejido Caobas, Quintana Roo, México*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).

- LUJA, V. H., HERRANDO-PÉREZ, S., GONZÁLEZ-SOLÍS, D. y LUISELLI, L. (2008) Secondary Rain Forests are not Havens for Reptile Species in Tropical Mexico. *Biotropica*, 40(6): 747-757.
- LYNCH, J. F. (1991) Effects of Hurricane Gilbert on Birds in a Dry Tropical Forest in the Yucatan Peninsula. *Biotropica*, 23(4): 488-496.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., GARCÉS, A., PULIDO, T. y LUNA, L. (1990) *Manual de recolección y preparación de animales*, México, Universidad Nacional Autónoma de México.270
- MACARIO, P. (2003) *Efecto del cambio en el uso del suelo sobre la selva y estrategias para el manejo sustentable de la vegetación secundaria en Quintana Roo*. Tesis, Doctorado, Universidad Autónoma de Yucatán.
- MACARIO, P., GARCÍA, E., AGUIRRE, J. y HERNÁNDEZ, E. (1995) Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperenifolia perturbada por extracción forestal. *Acta Botánica Mexicana.*, 3211-23.
- MACARTHUR, R. (1955) Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3): 533-536.
- MACARTHUR, R. H. y MACARTHUR, J. W. (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3): 594-598.
- MACHKOUR-M'RABET, S., HÉNAUT, Y., CHARRUAU, P., GEVREY, M., WINTERTON, P. y LEGAL, L. (2009) Between introgression events and fragmentation, islands are the last refuge for the American crocodile in Caribbean Mexico. *Marine Biology*, 156(6): 1321-1333.
- MAGURRAN, A. E. (2004) *Measuring biological diversity*, Wiley-Blackwell 256
- MAGURRAN, A. E. (2007) Species abundance distributions over time. *Ecology Letters*, 10(5): 347-354.
- MARGALEF, R. (1963) On Certain Unifying Principles in Ecology. *The American Naturalist*, 97(897): 357-374.

- MARTÍNEZ-MORALES, M. D. P. (2008) *Diversidad de reptiles en dos sistemas productivos de X-Hazil y Anexos, Quintana Roo, México*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- MCCANN, K. S. (2000) The diversity-stability debate. *Nature*, 405(6783): 228-233.
- MCGARIGAL, K., CUSHMAN, S. y STAFFORD, S. (2000) *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*, EE.UU., Springer Science+Business Media.283
- MEDELLIN, R. A. y EQUIHUA, M. (1998) Mammal Species Richness and Habitat Use in Rainforest and Abandoned Agricultural Fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 35(1): 13-23.
- MELVILLE, J. y SCHULTE II, J. A. (2001) Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Austral Ecology*, 26(6): 660-669.
- MICHAEL, D. R., CUNNINGHAM, R. B. y LINDENMAYER, D. B. (2008) A forgotten habitat? Granite inselbergs conserve reptile diversity in fragmented agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 45(6): 1742-1752.
- MICHAEL, D. R., CUNNINGHAM, R. B. y LINDENMAYER, D. B. (2011) Regrowth and revegetation in temperate Australia presents a conservation challenge for reptile fauna in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 144(1): 407-415.
- MILLENNIUM-ECOSYSTEM-ASSESSMENT (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*, Washington, DC, World Resources Institute
- MORENO, C. E. (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*, Zaragoza, España, CYETD, ORCYT-UNESCO, Sociedad Entomológica Aragonesa.86

- MORENO, C. E. y HALFFTER, G. (2000) Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37(1): 149-158.
- MORIN, C. (2005) *Herpetofaunal responses to prescribed fire in upland pine communities of northeast Florida*. Tesis, Maestría, Universidad de Florida.
- NAMGYEL, U., SIEBERT, S. F. y WANG, S. (2008) Shifting Cultivation and Biodiversity Conservation in Bhutan. *Conservation Biology*, 22(5): 1349-1351.
- NAUGHTON-TREVES, L., MENA, J. L., TREVES, A., ALVAREZ, N. y RADELOFF, V. C. (2003) Wildlife Survival Beyond Park Boundaries: the Impact of Slash-and-Burn Agriculture and Hunting on Mammals in Tambopata, Peru/Sobrevivencia de Fauna Silvestre por Fuera de los Límites del Parque: el Impacto de la Agricultura de Roza y Quema y de la Cacería sobre Mamíferos en Tambopata, Perú. *Conservation Biology*, 17(4): 1106-1117.
- OCHOA-OCHOA, L. M. y FLORES-VILLELA, O. (2006) *Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana*, Ciudad de México, CONABIO, Universidad Nacional Autónoma de México.211
- ODUM, E. P. (1969) The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164(3877): 262-270.
- ODUM, E. P. (1993) *Ecology: A bridge between Science and society* Estados Unidos, Sinauer Associates, Inc
- OLVERA-HERNÁNDEZ, S. E. (2010) *La migración como factor de ajuste en la distribución del trabajo de la milpa en Calakmul, Campeche*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur.
- PATTERSON, B. D. (1987) The Principle of Nested Subsets and Its Implications for Biological Conservation. *Conservation Biology*, 1(4): 323-334.

- PAWAR, S. S., RAWAT, G. S. y CHOUDHURY, B. C. (2004) Recovery of frog and lizard communities alteration in Mizoram, Northeast India. *BMC Ecology*, 4(10).
- PELEGRIN, N., CHANI, J. y ECHEVARRIA, A. (2009) Effects of forest degradation on abundance and microhabitat selection by ground dwelling Chaco lizards. *Amphibia-Reptilia*, 30:265-271.
- PIANKA, E. R. (1966) Convexity, Desert Lizards, and Spatial Heterogeneity. *Ecology*, 47(6): 1055-1059.
- PIANKA, E. R. (1967) On Lizard Species Diversity: North American Flatland Deserts. *Ecology*, 48(3): 334-351.
- PIANKA, E. R. (1973) The many dimensions of a lizard's ecological niche. In: VALAKOS, E. D., BOHME, W., PÉREZ-MELLADO, V. y MARAGOU, P. (eds.) *Lacertids of the mediterranean Basin*. Grecia: Hellenic Zoological Society, University of Athens, Greece.
- PIKE, D. A., WEBB, J. K. y SHINE, R. (2011) Chainsawing for conservation: Ecologically informed tree removal for habitat management. *Ecological Management & Restoration*.
- PIMM, S. L. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949): 321-326.
- PORTER BOLLAND, L., DREW, A. P. y VERGARA-TENORIO, C. (2006) Analysis of a natural resources management system in the Calakmul Biosphere Reserve. *Landscape and Urban Planning*, 74(3-4): 223-241.
- POZO, C. y GALINDO-LEAL, C. 2001. Inventario y monitoreo de anfibios, reptiles y mariposas en la Reserva de Calakmul, Campeche, Fase II. *Proyecto Q049*. Chetumal, Quintana Roo: El Colegio de la Frontera Sur.
- PRESTON, F. W. (1948) The Commonness, And Rarity, of Species. *Ecology*, 29(3): 254-283.

- PRIMACK, R., ROZZI, R., FAINSINGER, P., DIRZO, R. y MASSARDO, F. (2001) *Fundamentos de conservación biológica: Perspectivas latinoamericanas*, México.797
- PRINGLE, R. M., WEBB, J. K. y SHINE, R. (2003) Canopy Structure, Microclimate, and Habitat Selection by a Nocturnal Snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology*, 84(10): 2668-2679.
- PULIDO, M. T. y CABALLERO, J. (2006) The impact of shifting agriculture on the availability of non-timber forest products: the example of Sabal yapa in the Maya lowlands of Mexico. *Forest Ecology and Management*, 222(1-3): 399-409.
- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., ISLEBE, G. A. y CALMÉ, S. (2011) Impact of Hurricane Dean (2007) on Game Species of the Selva Maya, Mexico. *Biotropica*.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A. y ROSA, D. P.-D. L. (2002) Reproductive Cycle and Characteristics of the Widely-Foraging Lizard, *Cnemidophorus communis*, from Jalisco, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 47(2): 205-214.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A. y VITT, L. J. (1997) Reproduction in the Lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Herpetologica*, 53(4): 423-431.
- RAO, K. S. y RAMAKRISHNAN, P. S. (1989) Role of Bamboos in Nutrient Conservation During Secondary Succession Following Slash and Burn Agriculture (Jhum) in North-East India. *Journal of Applied Ecology*, 26(2): 625-633.
- READ, J. L. (2002) Experimental trial of Australian arid zone reptiles as early warning indicators of overgrazing by cattle. *Austral Ecology*, 27(1): 55-66.

- READ, L. y LAWRENCE, D. (2003) Recovery of Biomass Following Shifting Cultivation in Dry Tropical Forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13(1): 85-97.
- REICE, S. (1994) Nonequilibrium determinants of biological community structure. *American Scientist*, 82(5): 424-435.
- RENKEN, R. (2006) Does fire affect amphibians and reptiles in eastern U.S. oak forests? In: DICKINSON, M. (ed.) *Fire in eastern oak forests: delivering science to land managers, proceedings of a conference*. EUA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.
- ROJAS-GARCÍA, J. (1999) *Los recursos pesqueros del ejido X-Hazil y Anexos; Quintana Roo, México: Un estudio etnobiológico*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur.
- RUIZ-JAÉN, M. C. y AIDE, T. M. (2005) Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management*, 218(1-3): 159-173.
- RUTHVEN, D. C., III, KAZMAIER, R. T., GALLAGHER, J. F. y SYNATZSKE, D. R. (2002) Seasonal Variation in Herpetofauna Abundance and Diversity in the South Texas Plains. *The Southwestern Naturalist*, 47(1): 102-109.
- SALDARRIAGA, J. G., WEST, D. C., THARP, M. L. y UHL, C. (1988) Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76(4): 938-958.
- SÁNCHEZ, O. S. y ISLEBE, G. A. (1999) Hurricane Gilbert and Structural Changes in a Tropical Forest in South-Eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 8(1): 29-38.
- SANTIAGO-CRUZ, B. (2000) *Caracterización y uso actual del suelo en el ejido X-Hazil y Anexos, Quintana Roo, México*. Tesis, Licenciatura, Instituto Tecnológico Agropecuario 16.

- SCHNEIDER, L. C. (2004) Bracken Fern Invasion in Southern Yucatán: A Case for Land-Change Science. *Geographical Review*, 94(2): 229-241.
- SCHOENER, T. W., SPILLER, D. A. y LOSOS, J. B. (2001) Natural Restoration of the Species-Area Relation for a Lizard After a Hurricane. *Science*, 294(5546): 1525-1528.
- SCHOENER, T. W., SPILLER, D. A. y LOSOS, J. B. (2004) Variable ecological effects of hurricanes: The importance of seasonal timing for survival of lizards on Bahamian islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(1): 177-181.
- SEMARNAT (2006) *El medio ambiente en México 2005; en resumen*, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).91
- SHIPMAN, P., FOX, S., THILL, R., PHELPS, J. y LESLIE, D. (2004) Reptile communities under diverse forest management in the Ouachita, Mountains, Arkansas. In: GULDIN, J. M. (ed.) *Ouachita and Ozark Mountains symposium: ecosystem management research*. Gen. Tech. Rep. SRS-74. Asheville, NC.
- SIGALA-RODRÍGUEZ, J. y GREENE, H. W. (2009) Landscape change and conservation priorities mexican herpetofaunal perspectivas at local and regional scales: Cambios en el paisaje y prioridades de conservación, una perspectiva herpetofaunística mexicana a escalas local y regional. *Revista Mexicana de Biodiversidad.*, 80231-240.
- SINERVO, B., MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ, F., MILES, D. B., HEULIN, B., BASTIAANS, E., VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M., LARA-RESENDIZ, R., MARTÍNEZ-MÉNDEZ, N., CALDERÓN-ESPINOSA, M. L., MEZA-LÁZARO, R. N., GADSDEN, H., AVILA, L. J., MORANDO, M., DE LA RIVA, I. J., SEPULVEDA, P. V., ROCHA, C. F. D., IBARGÜENGOYTÍA, N., PUNTRIANO, C. A., MASSOT, M., LEPETZ, V., OKSANEN, T. A., CHAPPLE, D. G., BAUER, A. M., BRANCH, W. R., CLOBERT, J. y SITES, J. W. (2010) Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980): 894-899.

- SIQUEIROS-BELTRONES, D. (2005) Una paradoja sobre uniformidad vs orden y estabilidad en la medida de la diversidad de especies según la teoría de la información. *Ludus Vitalis*, 13(24): 83-92.
- SMARDON, R. C. y FAUST, B. B. (2006) Introduction: international policy in the biosphere reserves of Mexico's Yucatan peninsula. *Landscape and Urban Planning*, 74(3-4): 160-192.
- SMART, R., WHITING, M. J. y TWINE, W. (2005) Lizards and landscapes: integrating field surveys and interviews to assess the impact of human disturbance on lizard assemblages and selected reptiles in a savanna in South Africa. *Biological Conservation*, 122(1): 23-31.
- SMITH, A. L., ORTIZ, J. S. y ROBERTSON, R. J. (2001) Distribution Patterns of Migrant and Resident Birds in Successional Forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica*, 33(1): 153-170.
- SMITH, D. A. (2005) Garden Game: Shifting Cultivation, Indigenous Hunting and Wildlife Ecology in Western Panama. *Human Ecology*, 33(4): 505-537.
- SMITH, H. M. (1938) Notes on reptiles and amphibians from Yucatan and Campeche, México. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan Press*, 388.
- SMITH, H. M. y TAYLOR, E. H. (1945) An annotated checklist and key to the snakes of Mexico. *United States National Museum Bulletin*, 1871-239.
- SMITH, H. M. y TAYLOR, E. H. (1948) An annotated checklist and key to the amphibia of Mexico. *United States National Museum Bulletin*, 1941-118.
- SMITH, H. M. y TAYLOR, E. H. (1959) An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *United States National Museum Bulletin*, 1991-253.
- SOLE, R. V. y MONTOYA, J. M. (2006) Ecological Network Meltdown from Habitat Loss and Fragmentation. *In: PASCUAL, M. y DUNNE, J. A.*

- (eds.) *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.
- SOSA-LÓPEZ, A., RAMOS-MIRANDA, J., FLORES-HERNÁNDEZ, D., MOUILLOT, D. y DO CHI, T. (2005) Evidencias de cambios en la diversidad ictiofaunística de laguna de Terminos, México: Una aplicación de índices de diversidad taxonómica. *Jaina boletín informativo*, 158-15.
- SOUSA, W. P. (1984) The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(ArticleType: research-article / Full publication date: 1984 / Copyright © 1984 Annual Reviews): 353-391.
- STEWART-OATEN, A., MURDOCH, W. W. y PARKER, K. R. (1986) Environmental Impact Assessment: "Pseudoreplication" in Time? *Ecology*, 67(4): 929-940.
- STRUHSAKER, T. T. (1998) A Biologist's Perspective on the Role of Sustainable Harvest in Conservation. *Conservation Biology*, 12(4): 930-932.
- SUAZO-ORTUÑO, I., ALVARADO-DIAZ, J. y MARTÍNEZ-RAMOS, M. (2008) Effects of Conversion of Dry Tropical Forest to Agricultural Mosaic on Herpetofaunal Assemblages. *Conservation Biology*, 22(2): 362-374.
- TEWS, J., BROSE, U., GRIMM, V., TIELB, OUML, RGER, K., WICHMANN, M. C., SCHWAGER, M. y JELTSCH, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 3179-92.
- THOMPSON, W., WHITA, G. y GOWAN, C. (1998) *Monitoring vertebrate populations*, EUA, Academic Press, INC
- TILMAN, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30): 10854-10861.

- TILMAN, D., MAY, R. M., LEHMAN, C. L. y NOWAK, M. A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492): 65-66.
- TOKY, O. P. y RAMAKRISHNAN, P. S. (1983) Secondary Succession Following Slash and Burn Agriculture in North-Eastern India: I. Biomass, Litterfall and Productivity. *Journal of Ecology*, 71(3): 735-745.
- UHL, C. (1987) Factors Controlling Succession Following Slash-and-Burn Agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*, 75(2): 377-407.
- UNDERWOOD, A. J. (1991) Beyond BACI: Experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Marine and Freshwater Research*, 42(5): 569-587.
- UNDERWOOD, A. J. (1994) On Beyond BACI: Sampling Designs that Might Reliably Detect Environmental Disturbances. *Ecological Applications*, 4(1): 4-15.
- UNDERWOOD, A. J. (2000) Importance of experimental design in detecting and measuring stresses in marine populations. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery (Formerly Journal of Aquatic Ecosystem Health)*, 7(1): 3-24.
- URBINA-CARDONA, J. N., OLIVARES-PÉREZ, M. y REYNOSO, V. H. (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132(1): 61-75.
- VALDEZ-HERNÁNDEZ, M. (2001) *Desarrollo de la vegetación secundaria en una selva tropical después de tres tipos de disturbio*. Tesis, Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur.
- VALENZUELA, N. (2004) Temperature-dependent sex determination. In: VALENZUELA, N. y LANCE, V. A. (eds.) *Temperature-Dependent Sex Determination in Vertebrates*. Estados Unidos: Smithsonian Institution.

- VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E. y ARITA, H. T. (2010) The Yucatan peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography*, 33(2): 212-219.
- VIEIRA, I. y PROCTOR, J. (2007) Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. *Plant Ecology*, 192(2): 303-315.
- VILLA-ROJAS, A. (1978) *Los elegidos de Dios; Etnografía de los mayas de Quintana Roo*, México, Instituto Nacional Indigenista.574
- VITOUSEK, P. M. (1990) Biological Invasions and Ecosystem Processes: Towards an Integration of Population Biology and Ecosystem Studies. *Oikos*, 57(1): 7-13.
- VITOUSEK, P. M. (1994) Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7): 1861-1876.
- VITT, L. J., AVILA-PIRES, T. C. S., CALDWELL, J. P. y OLIVEIRA, V. R. L. (1998) The Impact of Individual Tree Harvesting on Thermal Environments of Lizards in Amazonian Rain Forest. *Conservation Biology*, 12(3): 654-664.
- VITT, L. J., COLLI, G. R., CALDWELL, J. P., MESQUITA, D. O., GARDA, A. A. y FRANÇA, F. G. R. (2007) Detecting Variation in Microhabitat Use in Low-Diversity Lizard Assemblages across Small-Scale Habitat Gradients. *Journal of Herpetology*, 41(4): 654-663.
- VON EULER, F. y SVENSSON, S. (2001) Taxonomic distinctness and species richness as measures of functional structure in bird assemblages. *Oecologia*, 129(2): 304-311.
- VONESH, J. R. (2001) Patterns of Richness and Abundance in a Tropical African Leaf-litter Herpetofauna1. *Biotropica*, 33(3): 502-510.
- WAIDE, R. B. (1991) Summary of the Response of Animal Populations to Hurricanes in the Caribbean. *Biotropica*, 23(4): 508-512.

- WALKER, L. R., WARDLE, D. A., BARDGETT, R. D. y CLARKSON, B. D. (2010) The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4): 725-736.
- WANGER, T. C., ISKANDAR, D. T., MOTZKE, I., BROOK, B. W., SODHI, N. S., CLOUGH, Y. y TSCHARNTKE, T. (2010) Effects of Land-Use Change on Community Composition of Tropical Amphibians and Reptiles in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology*, 24(3): 795-802.
- WARWICK, R. M. (1993) Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations. *Australian Journal of Ecology*, 18(1): 63-80.
- WARWICK, R. M. y CLARKE, K. R. (1995) New "biodiversity" measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129301-305.
- WARWICK, R. M. y CLARKE, K. R. (1998) Taxonomic Distinctness and Environmental Assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35(4): 532-543.
- WARWICK, R. M. y SOMERFIELD, P. J. (2008) All animals are equal, but some animals are more equal than others. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2): 184-186.
- WATLING, J. I. y DONNELLY, M. A. (2006) Fragments as Islands: a Synthesis of Faunal Responses to Habitat Patchiness/Los Fragmentos como Islas: una Síntesis de las Respuestas de la Fauna a la Heterogeneidad de Hábitats. *Conservation Biology*, 20(4): 1016-1025.
- WEBB, J. K., SHINE, R., PRINGLE, R. M. y LANNOO, M. J. (2005) Canopy Removal Restores Habitat Quality for an Endangered Snake in a Fire Suppressed Landscape. *Copeia*, 2005(4): 894-900.
- WHITE, P. y PICKETT, S. (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* San Diego, EUA.472

- WIKELSKI, M., HAU, M. y WINGFIELD, J. C. (2000) SEASONALITY OF REPRODUCTION IN A NEOTROPICAL RAIN FOREST BIRD. *Ecology*, 81(9): 2458-2472.
- WILKIE, D. S. y FINN, J. T. (1990) Slash-Burn Cultivation and Mammal Abundance in the Ituri Forest, Zaire. *Biotropica*, 22(1): 90-99.
- WILKINSON, D. M. (1999) The Disturbing History of Intermediate Disturbance. *Oikos*, 84(1): 145-147.
- WILSEY, B. J., CHALCRAFT, D. R., BOWLES, C. M. y WILLIG, M. R. (2005) Relationships among Indices Suggest That Richness Is an Incomplete Surrogate for Grassland Biodiversity. *Ecology*, 86(5): 1178-1184.
- WOOLBRIGHT, L. L. (1991) The Impact of Hurricane Hugo on Forest Frogs in Puerto Rico. *Biotropica*, 23(4): 462-467.
- WRIGHT, S. J. (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10): 553-560.
- WRIGHT, S. J. y MULLER-LANDAU, H. C. (2006a) The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38(3): 287-301.
- WRIGHT, S. J. y MULLER-LANDAU, H. C. (2006b) The Uncertain Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38(4): 443-445.
- ZHU, W., CHENG, S., CAI, X., HE, F. y WANG, J. (2009) Changes in plant species diversity along a chronosequence of vegetation restoration in the humid evergreen broad-leaved forest in the Rainy Zone of West China. *Ecological Research*, 24(2): 315-325.

7. ANEXOS

7.1 Figuras

Figura FA1. Diseño de muestreo ortogonal y sistemático con dos factores: El primero comprende la unidad temporal, que cuenta con dos niveles (temporada de lluvias y temporada de secas), el segundo factor lo integran las unidades de paisaje y cuenta con cuatro niveles (acahuales con disturbio inmediato, disturbio reciente, disturbio intermedio y disturbio lejano). Finalmente, se tienen las repeticiones, las cuales se definen como el número de visitas que se realiza a cada sitio durante la temporada (Seis).

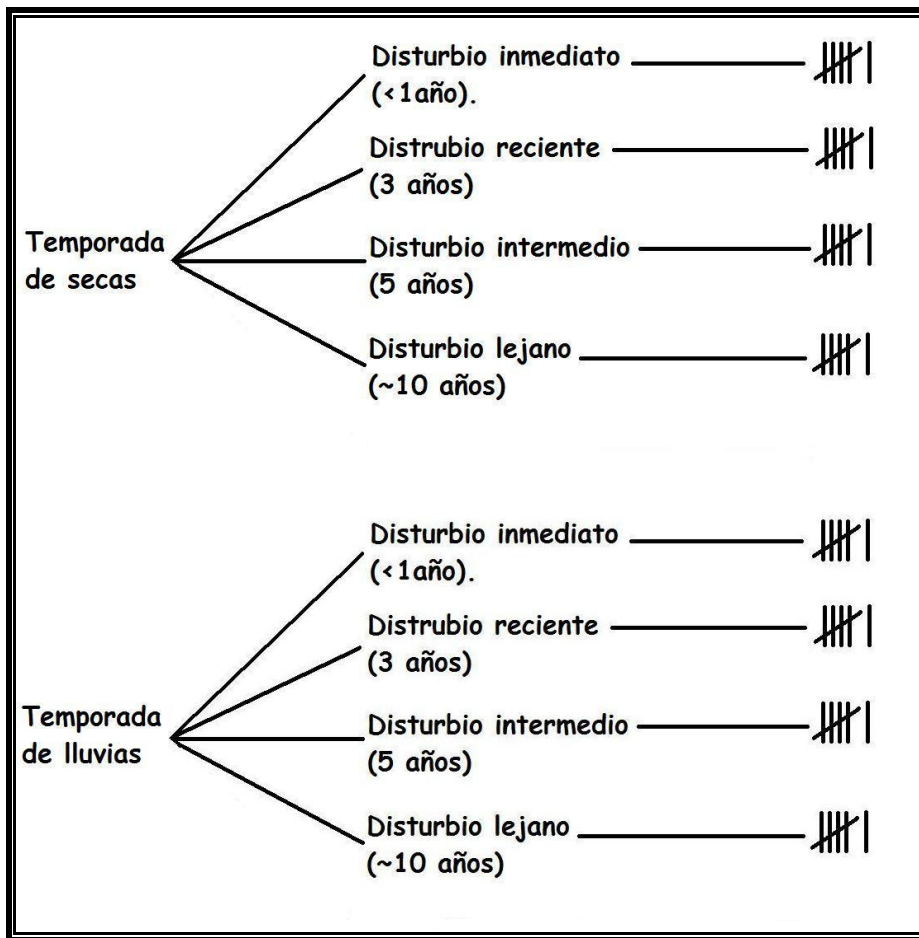


Figura FA2. Distancias taxonómicas entre las especies: Se muestran las especies observadas durante este estudio, de izquierda a derecha: Especie, Género, familia, suborden y clase, en la parte inferior está la ponderación taxonómica (ω) para cada categoría.

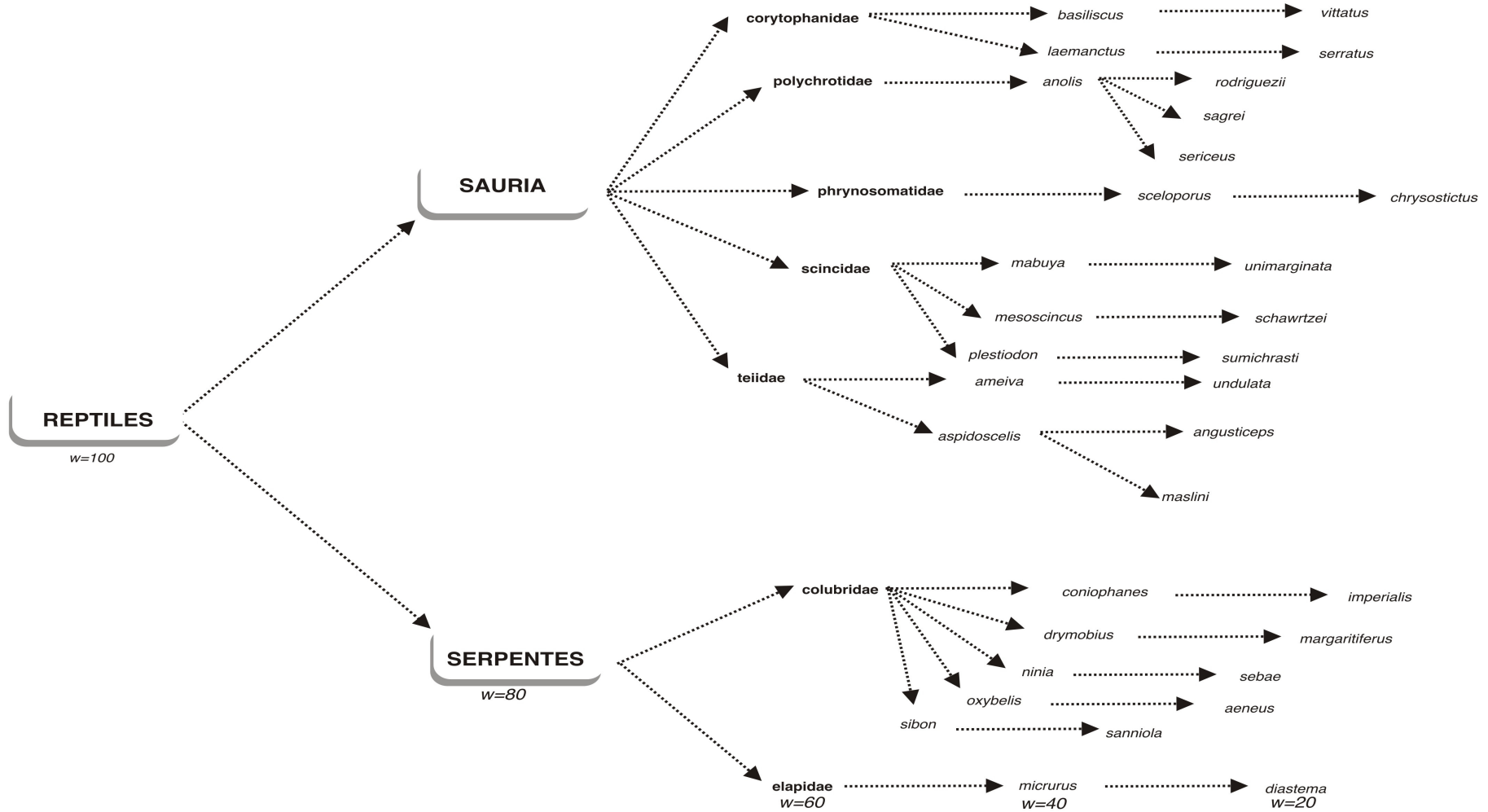
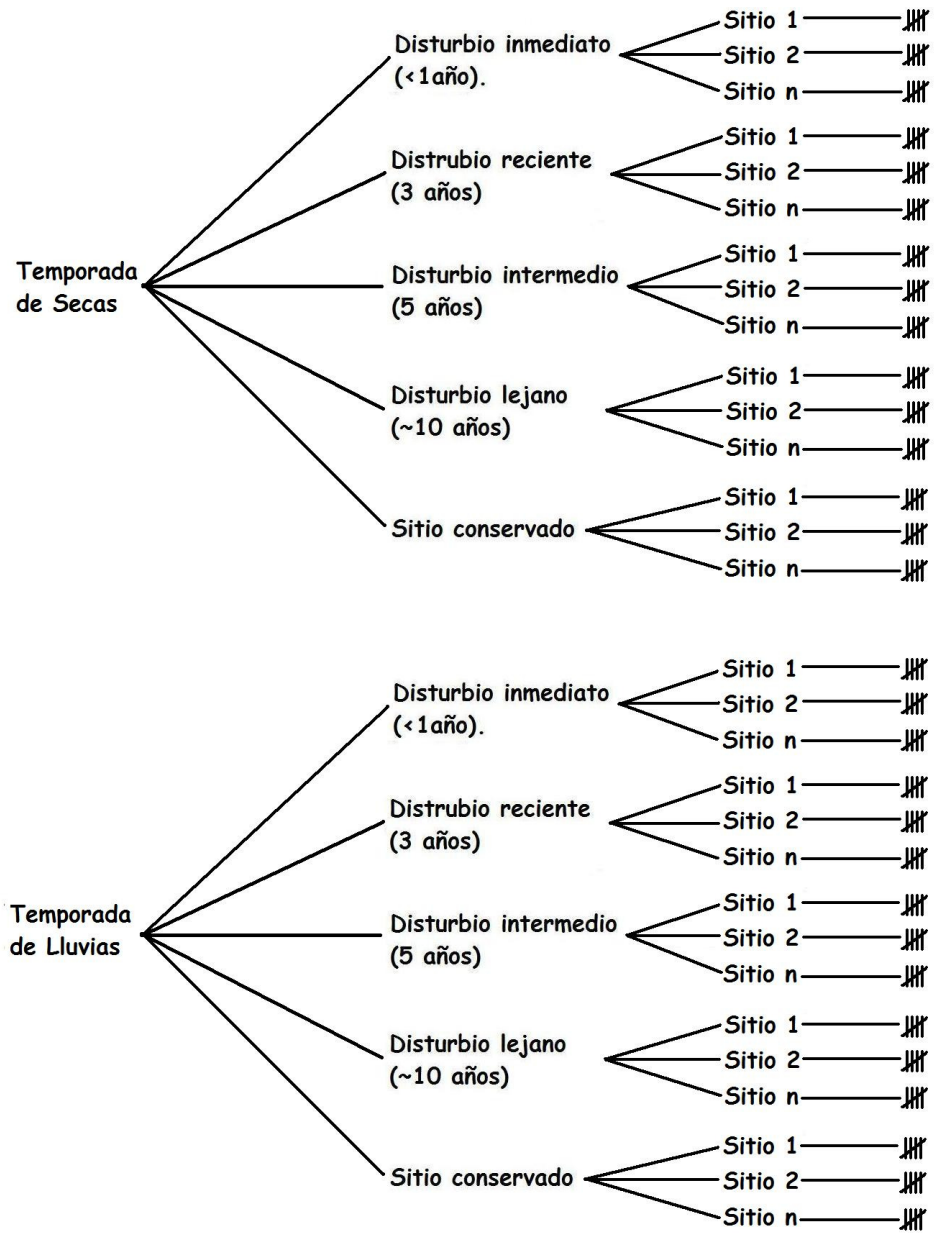


Figura FA3. Diseño de muestreo con 3 factores: El primero comprende la unidad temporal, que cuenta con dos niveles (temporada de lluvias y temporada de secas), el segundo factor lo integran las unidades de paisaje y cuenta con cuatro niveles (acahuales con disturbio inmediato, disturbio reciente, disturbio intermedio y disturbio lejano), el tercero corresponde a las réplicas para cada sitio de 1, hasta n sitios con la condición a evaluar. Finalmente, se tienen las repeticiones, es decir, el número de visitas que se realiza a cada sitio durante la temporada (cinco).



7.2 Cuadros

Cuadro CA1. Registros mensuales de temperatura y precipitación pluvial durante el 2010. Obtenidos del observatorio meteorológico de Felipe Carrillo Puerto (QR08-FCARRILLO). Cortesía de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA).

REGISTROS MENSUALES DE TEMPERATURA Y PRECIPITACIÓN (2010)												
Temperatura media mensual (°C)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Prom. anual
23.8	24.2	25.1	28.5	29.7	30.1	28.9	29.6	29.3	26.8	25.3	22.2	27.0
Temperatura máxima promedio (°C)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Prom. anual
29.3	30.3	32.1	34.3	34.6	34.6	33.1	34.6	34.0	32.6	31.2	29.0	32.5
Temperatura mínima promedio anual (°C)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Prom. anual
18.2	18.1	18.1	22.8	24.7	25.6	24.7	24.7	24.6	21.0	19.5	15.5	21.5
Temperatura máxima extrema (°C)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Extrema anual
35.0	35.2	38.0	38.1	37.8	36.8	35.7	36.8	36.7	35.3	34.0	31.9	38.1
Temperatura mínima extrema (°C)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Extrema anual
9.5	11.7	13.5	17.2	23.0	23.8	22.7	23.4	22.3	17.4	12.5	10.6	9.5
Precipitación mensual (mm)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Total anual
18.8	16.4	10.0	76.6	341.2	123.4	378.3	168.0	167.2	33.1	62.4	1.9	1,397.3
Precipitación máxima en 24 horas (mm)												
Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Extrema anual
10.9	7.5	5.4	14.9	136.0	39.3	57.5	41.2	18.6	14.7	33.8	1.0	136.0

Cuadro CA2. Listado de especies de reptiles reportadas para el ejido X-Hazil-Sur y anexos. Las claves equivalen a M= Martínez-Morales (2008) G= González-Sánchez (este trabajo), N= Ninguna categoría de Protección, Pr= Sujeta a protección especial, A= Amenazada, P= Peligro de extinción, NE= No Endémica, PY= Península de Yucatán (Campeche, Yucatán, Quintana Roo, Belice, Petén), MX= México.

ESPECIE	FUENTE	ESTATUS NOM-059-2010	ENDEMISMO
Suborden Sauria			
<u>Familia Corytophanidae</u>			
<i>Basiliscus vittatus</i>	M, G	N	NE
<i>Corytophanes cristatus</i>	M	Pr	NE
<i>Laemactus serratus</i>	M, G	Pr	NE
<u>Familia Gekkonidae</u>			
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	M	Pr	NE
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	M	Pr	NE
<u>Familia Polychrotidae</u>			
<i>Anolis lemurinus</i>	M	N	NE
<i>Anolis rodriguezii</i>	M, G	N	NE
<i>Anolis sagrei</i>	M, G	N	NE
<i>Anolis sericeus</i>	M, G	N	NE
<i>Anolis tropidonotus</i>	M	N	NE
<u>Familia Phrynosomatidae</u>			
<i>Sceloporus chrysostictus</i>	M, G	N	PY
<i>Sceloporus lundelli</i>	M	N	PY
<i>Sceloporus serrifer</i>	M	N	NE
<u>Familia Scincidae</u>			
<i>Mabuya unimarginata</i>	G	N	NE
<i>Mesoscincus schwartzei</i>	G	N	PY
<i>Plestiodon sumichrasti</i>	G	N	NE
<i>Sphenomorphus cherriei?</i>	G	N	NE
<u>Familia Teiidae</u>			
<i>Ameiva undulata</i>	M, G	N	NE
<i>Aspidoscelis angusticeps</i>	M, G	N	NE
<i>Aspidoscelis maslini</i>	G	N	PY
Suborden Serpentes			
<u>Familia Boidae</u>			
<i>Boa constrictor</i>	G	A	NE
<u>Familia Colubridae</u>			
<i>Coniophanes imperialis</i>	M, G	N	NE
<i>Dipsas brevifaces</i>	M	Pr	PY
<i>Dryadophis melanolomus</i>	M	N	
<i>Drymarchon corais?</i>	M, G	N	NE
<i>Drymobius margaritiferus</i>	G	N	NE
<i>Ficmia publia</i>	M	N	NE
<i>Lampropeltis triangulum</i>	M	A	NE
<i>Leptophis mexicanus</i>	M	A	NE
<i>Ninia sebae</i>	G	N	NE
<i>Oxybelis aeneus</i>	G	N	NE
<i>Sibon sanniola</i>	G	N	PY
<i>Spilotes pullatus</i>	M	N	NE
<i>Tantillita canula</i>	M	N	PY
<u>Familia Elapidae</u>			
<i>Micrurus diastema</i>	G	Pr	NE
<u>Familia Viperidae</u>			
<i>Bothrops asper</i>	M	N	NE
Orden Testudines			
<u>Familia Kinosternidae</u>			
<i>Kinosternum creaseri</i>	M, G	N	MX
<i>Kinosternum leucostomum</i>	G	Pr	NE
<i>Kinosternum scorpioides</i>	G	Pr	NE
Orden Crocodylia			
<u>Familia Crocodylidae</u>			
<i>Crocodylus sp.</i>	G	Pr	NE

Cuadro 3: Índices de diversidad taxonómica para cada sitio, donde S=Número de especies, N=Individuos totales, Δ =Diversidad taxonómica promedio, Δ^* =Distinción taxonómica promedio (abundancias), $\Delta+$ =Distinción taxonómica promedio (presencia-ausencia), $\Lambda+$ =Variación en la distinción taxonómica promedio.

	1 año	3 años	5 años	10 años
S	5	8	12	11
N	68	62	76	71
Delta	36.1633011	41.8085669	44.1754386	45.5774648
Delta*	57.4476987	57.4563953	60.2392344	60.1806589
Delta+	64	60.7142857	62.4242424	66.1818182
Lambda+	304	242.346939	236.547291	201.785124

Cuadro CA3. Valores de la ponderación taxonómica (ω) utilizada para calcular los índices de diversidad y distinción taxonómica.

TAXÓN	PESO (Ω)
Especie	20
Género	40
Familia	60
Suborden	80
Clase	100

Cuadro A4. Matriz de estructura de factores: Correlaciones entre los recorridos y las raíces canónicas (CAPx). Clave A=Sitio<1año, B=Sitio 3 años, C,=sitio 5 años, D=sitio~10 años. Números=Recorrido, donde 1-6 en secas y 7-12 en Lluvias.


Muestra	CAP1	CAP2
A1	0.0904	-0.0133
A2	0.2073	-0.0193
A3	0.0404	0.0101
A4	0.1562	-0.017
A5	0.0328	0.012
A6	0.0823	0.0147
A7	0.1531	-0.0016
A8	0.0659	0.002
A9	0.0512	0.0292
A10	0.1012	0.0076
A11	0.1121	-0.0219
A12	0.0743	0.0199
B1	0.0224	0.0003
B2	0.1012	0.0238
B3	0.1375	-0.0363
B4	0.0944	-0.0098
B5	0.0409	0.0536
B6	0.1237	-0.004
B7	0.1189	-0.0223
B8	0.0121	0.0466
B9	0.0761	0.0174
B10	0.1776	-0.0281
B11	-0.1199	-0.0679
B12	0.1434	-0.0335
C1	0.017	0.0518
C2	-0.1998	0.0273
C3	-0.0545	-0.0189
C4	0.0194	0.0262
C5	0.0142	0.0544
C6	0.0348	0.0189
C7	-0.1058	0.0125
C8	0.0067	-0.0504
C9	-0.0681	0.0094
C10	-0.1021	-0.0106
C11	-0.0269	-0.022
C12	-0.1603	0.0023
D1	-0.0003	0.0166
D2	-0.2278	0.0174
D3	-0.2265	-0.0589
D4	-0.0754	0.0065
D5	-0.1315	-0.013
D6	-0.0021	0.0003
D7	-0.1105	0.0116
D8	-0.1285	-0.0605
D9	-0.0585	-0.0334
D10	-0.2023	0.0021
D11	-0.1768	0.0184
D12	-0.1298	0.0297

Cuadro A5: Matriz de estructura de factores: Correlaciones entre las variables de microhábitat y las raíces canónicas (CAPx).

	CAP1	CAP2	CAP3	CAP4	CAP5	CAP6
% Dosel	0.3496	-0.2600	-0.1787	-0.0386	-0.1021	-0.1198
% Arbustos	0.0909	-0.0717	-0.0698	0.0129	-0.0328	-0.0484
% Pasto o hierba	0.2899	-0.1200	-0.0018	0.0011	-0.0342	-0.1301
Dist. Cob. Veg.	-0.1002	-0.0361	0.0807	-0.0129	0.0591	0.0488
Dist. Refug.	-0.0464	0.1486	0.0926	-0.0194	0.0854	0.0499
R < 50	-0.0945	0.0215	0.0737	0.0414	-0.0820	0.0492
R >50	-0.2062	0.0612	0.1289	-0.0026	0.0471	0.0427
Altura Percha	-0.0039	-0.0985	-0.0202	-0.0054	0.0336	0.0090
Max. Alt. Veg.	0.6288	-0.1804	-0.1707	-0.0051	0.0040	-0.0983
% Hojaras	0.3675	-0.2263	-0.1446	-0.0680	-0.0771	-0.1195
% Suelo desnudo	-0.2497	0.2173	0.0097	0.0208	-0.0093	0.0580
% Ramas	0.2918	-0.0394	-0.0049	0.0857	-0.0325	-0.0849
% Maderos muertos	0.1159	-0.0670	-0.0218	-0.0204	-0.0516	-0.0543
T. Sustrato	-0.0158	0.0705	0.1008	0.0644	-0.0200	0.0217
T. Aire	-0.0370	-0.0334	0.0985	0.0076	-0.0669	-0.0336
Sol/som	-0.1858	0.1666	0.0636	0.0244	0.0237	0.0639

7.3 Documentos

Documento DA1. Permiso de colecta expedido por la SEMARNAT



**SUBSECRETARÍA DE GESTIÓN
PARA LA PROTECCIÓN AMBIENTAL
DIRECCIÓN GENERAL DE VIDA SILVESTRE**

OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/ 04993/10
MÉXICO, D. F., A 23 JUN 2010

"2010, Año de la Patria. Bicentenario del Inicio de la Independencia y Centenario del Inicio de la Revolución"

**BIOL. VÍCTOR HUGO GONZÁLEZ SÁNCHEZ
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR (ECOSUR)
UNIDAD CHETUMAL
ZACIL-BE No. 44, FRACC. VILLA DE KINICHNÁ,
C.P. 77014, CHETUMAL, QUINTANA ROO.
Tel. (044) 983 113-2322
lord_ruthven99@hotmail.com**


Considerando que ha dado cumplimiento a los requisitos establecidos para efectuar investigación y colecta científica de flora y fauna silvestres en territorio mexicano y con fundamento en el Artículo 32 Bis fracciones I, III, XXII, XXXIX de la Ley Orgánica de la Administración Pública Federal; Artículo 31, fracción VI del Reglamento Interior de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales; 79, 80 fracción I, 82, 83 y 87 párrafo cuarto de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente; Artículos 9º. Fracción XII, 97 y 98 de la Ley General de Vida Silvestre; 12, 123 Fracción IV y 126 del Reglamento de la Ley General de Vida Silvestre; Artículo 85, Artículo 88, fracciones I y II, Artículo 105, fracciones II y III del Reglamento de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente en Materia de Áreas Naturales Protegidas (ANP's); las disposiciones relativas de la Norma Oficial Mexicana NOM-126-SEMARNAT-2000, por la que se establecen las especificaciones para la realización de actividades de colecta científica de material biológico de especies de flora y fauna silvestres y otros recursos biológicos en el territorio nacional; la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo, la Dirección General de Vida Silvestre **autoriza** la licencia de colecta científica por proyecto sobre especies o poblaciones en riesgo o sobre hábitat crítico, para desarrollar las siguientes actividades inherentes al proyecto de investigación denominado **"Diversidad y selección de hábitat de reptiles en estados de regeneración vegetal del ejido X-Hazil Sur y anexos, Quintana Roo, México"**.

- Colecta de ejemplares de reptiles en la cantidad que requiera el proyecto, para toma de datos morfológicos, sexado, marcaje, identificación taxonómica y su liberación inmediata.
- Colecta definitiva de un (01) ejemplar por especie de reptiles encontrados en el área de estudio.

Las actividades se llevarán a cabo **en el en las poblaciones de X-Hazil, Chancha-Veracruz y Uh-May, Ejido X-Hazil Sur y anexos, Municipio de Felipe Carrillo Puerto, Estado de Quintana Roo**. Esta autorización tendrá una vigencia de un (01) año a partir de la emisión de la presente autorización.

La presente se expide con el aval de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, **debiendo sujetarse obligatoriamente a las siguientes condicionantes:**

- 1.- **Cumplir con las disposiciones Administrativas, Fiscales y de Sanidad exigibles por las autoridades competentes.**
2. – En todo momento el titular de la investigación será el responsable de los impactos significativos que haya sobre las poblaciones de la flora o fauna silvestres y sus hábitats, por lo que deberá considerar el riesgo de perturbación del ecosistema, antes de su ejecución y no llevarlo a cabo si el riesgo es alto.
3. - Previo al inicio de las actividades de campo, deberá enviar obligatoriamente por escrito y utilizando cualquier medio su programa de trabajo a la Delegación Federal de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales en

Continúa al reverso.../ 
Hoja 1 de 1

Av. Revolución 1425, Nivel 1, Col. Tlacopac San Ángel,
Delegación Álvaro Obregón, C. P. 01040, México, D. F.
Teléfono 01(55) 56-24-33-09, Fax 01(55)56-24-36-42

el Estado de Quintana Roo (Tel. 01 (983) 835 02 22, 835 02 26), enviando copia del mismo a la Dirección General de Vida Silvestre. De igual manera, al término de dichas actividades lo notificará a esa Delegación Federal, enviando un reporte detallado por escrito.

4. – **La totalidad del material colectado deberá destinarse exclusivamente a los fines específicos del proyecto, objeto de la presente autorización.** Con base al Capítulo IV, Artículo 98 de la Ley General de Vida Silvestre, las muestras biológicas colectadas serán depositadas en las instalaciones de la Colección Herpetológica del Museo de Zoología de ECOSUR-CHETUMAL y el titular de la autorización asume la responsabilidad de remitir a esta Dirección General, copia de la(s) constancia(s) del(los) depósitos(s) debidamente firmado(s), especificando la cantidad del material depositado.

5. – Con base al Capítulo IV, Artículo 98 de la Ley General de Vida Silvestre y 126 del Reglamento de la Ley General de Vida Silvestre, el responsable del proyecto deberá someter a la consideración de la Dirección General de Vida Silvestre, en un plazo no mayor de 30 (TREINTA) días de concluida la vigencia de la presente, un informe que describa **detalladamente** las actividades realizadas, los resultados obtenidos, la problemática del área trabajada, las potenciales alternativas de solución y -en resultados su oportunidad-, la(s) publicación(es) y sobre tiros producto de la investigación.

7. - Queda estrictamente **prohibido** efectuar cualquier aprovechamiento de las especies de flora y fauna silvestres, cualesquiera que sea su estatus, excepto lo aquí autorizado, así como realizar actividades en áreas naturales protegidas de México, sean Estatales o Federales, sin previa autorización.

De acuerdo al Artículo 87 de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente y al Capítulo IV, Artículo 97 de la Ley General de Vida Silvestre, esta autorización no ampara el aprovechamiento para fines comerciales, ni de utilización en biotecnología.

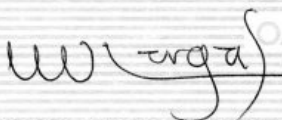
Se recomienda que durante sus actividades de campo, en el caso de encontrar ejemplares de especies listadas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, se notifique de ello (la especie, ubicación geográfica y la fecha) a esta Dirección General, en el informe de actividades antes mencionado.

La presente autorización es personal e intransferible y habrá de mostrarse a las Autoridades Federales, Estatales y Municipales cuantas veces lo soliciten. Así mismo y tomando en consideración lo establecido por el Artículo 87 de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente y por el Capítulo IV, Artículo 97 de la Ley General de Vida Silvestre, el titular de la presente deberá contar con el consentimiento previo, expreso e informado de los legítimos propietarios de la(s) tierra(s) donde pretende desarrollar el proyecto.

El incumplimiento de las condiciones aquí establecidas, dará origen a la instauración de un procedimiento administrativo ante la autoridad competente, para proceder a la cancelación de la autorización y a la aplicación de la legislación correspondiente, según sea el caso.

ATENTAMENTE

EL DIRECTOR GENERAL DE VIDA SILVESTRE



MVZ. MARTÍN VARGAS PRIETO

C.c.p.- C. Joel Gonzalez Moreno.- Director General de Inspección de Vida Silvestre, Recursos Marinos y Ecosistemas Costeros, PROFEPA. e-mail: vida_silvestre@profepa.gob.mx
C. Gabriela Lima Laurents.- Delegada Federal de la SEMARNAT en el Estado de Quintana Roo.- Av. Insurgentes 445 (Av. Tecnológico de América y Tecnológico de Chetumal), Col. Magisterial, C.P. 77039, Chetumal, Quintana Roo. e-mail: gabriela.lima@qr.semarnat.gob.mx
C. Fernando Sánchez Camacho.- Departamento de Análisis para el Aprovechamiento de Otras Especies. e-mail: fsanchez@semarnat.gob.mx

Archivo General (DGCS-04527/1006)

MACG/FSC/ECM

c.berenice/colecta cientifica/permiso especial_Hugo González

"Por uso eficiente del papel, las copias de conocimiento de este asunto son remitidas vía electrónica".