

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

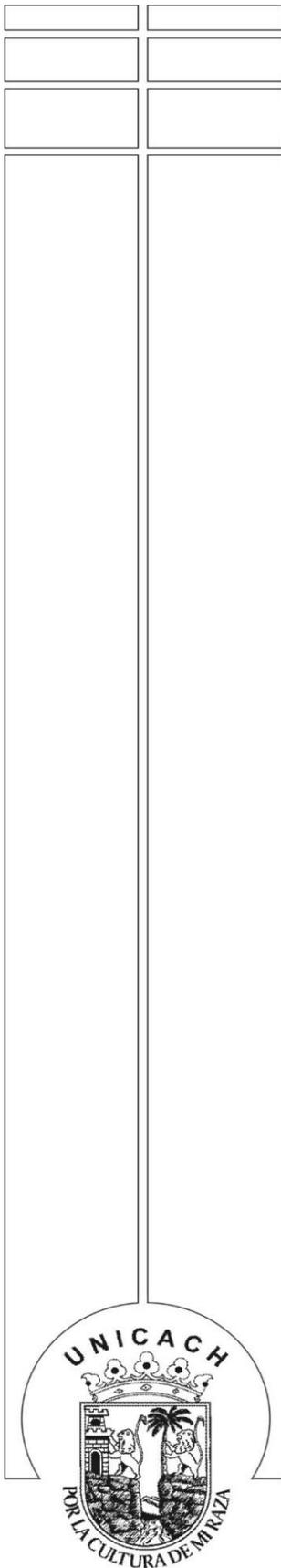
T E S I S

Ocupación de nicho entre larvas de
dos especies de hílidos, en la Reserva
de la Biósfera La Sepultura, Chiapas,
México

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

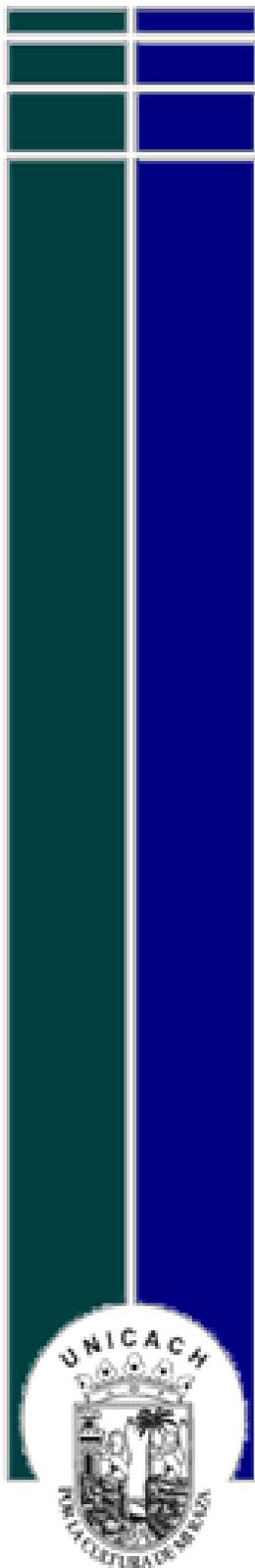
PRESENTA

LUIS JAVIER CALOCA PEÑA



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Noviembre de 2021



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y

ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

Ocupación de nicho entre larvas de
dos especies de hílidos, en la Reserva
de la Biósfera La Sepultura, Chiapas,
México

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

LUIS JAVIER CALOCA PEÑA

Director

BIOL. LUIS ANTONIO MUÑOZ ALONSO

EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR

Asesora

M. en C. ANA GUADALUPE ROCHA LOREDO

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNICACH

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Noviembre de 2021



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA GENERAL
DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES
DEPARTAMENTO DE CERTIFICACIÓN ESCOLAR
AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
Fecha: 10 de febrero de 2022

C. Luis Javier Caloca Peña

Pasante del Programa Educativo de: Licenciatura en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Ocupación de nicho entre larvas de dos especies de hílidos, en la Reserva de la Biósfera .

La Sepultura, Chiapas, México.

En la modalidad de: Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

Revisores

M. en C. Roberto Luna Reyes

Dr. Eduardo E. Espinoza Medinilla

M. en C. Ana Guadalupe Rocha Loredo

Firmas:

[Firma]
[Firma]
[Firma]

Ccp. Expediente



Agradecimientos

Al **Biol. Luis Antonio Muñoz Alonso** por la dirección de esta tesis, también por su confianza, tiempo y dedicación en mi formación académica; gracias por todas esas horas de orientación, enseñanzas y asesorías científicas y de la vida, no tiene idea de lo mucho que aprendí.

Al **Dr. Rene Bolom Huet** por permitirme colaborar en su tesis doctoral de la cual se derivó este trabajo, así mismo por sus valiosos comentarios y observaciones durante el desarrollo de este estudio.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo de Scott Neotropical Fund / The Cleveland Zoological Society.

Al **M. en C. David A. Muñoz Zetina** y a la **M. en C. Ana G. Rocha Loredo** por sus importantes observaciones y comentarios que ayudaron a mejorar el documento.

A **El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal**, por recibirme y facilitarme sus instalaciones, servicios y asesorías las cuales fueron fundamentales para el desarrollo de este estudio y también de mi formación académica.

A la administración de la **Reserva de la Biósfera La Sepultura**, por su apoyo y facilidades otorgadas para el desarrollo del proyecto.

Al **ejido Sierra Morena** por su hospitalidad y atenciones recibidas durante mi estancia, también por permitir moverme a los diferentes sitios de muestreo con total seguridad y confianza. A la **cooperativa Turismo para la Conservación** por todos los servicios proporcionados, **a don Pedro, don Jorge y sus familias.**

Quiero expresar mi más sentido agradecimiento a mi amigo y compañero don **Robertoni Martinez**, muchas gracias don Robert por su hospitalidad, su compañía y apoyo en los muestreos de campo, sin duda fue parte fundamental para este trabajo, aprendí mucho de usted, siga cuidando la naturaleza, siga transmitiendo lo que sabe y nunca deje de aprender don Robert.

Al comité revisor conformado por el Dr. Eduardo Espinoza, el M. en C. Roberto Luna y la M. en C. Ana Rocha por sus observaciones, comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar el escrito.

A la **Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas**, mi alma mater, y al **Instituto de Ciencias Biológicas** por aceptarme y permitirme estudiar el interesante mundo de la Biología.

A todos mis profesores por sus buenas enseñanzas, su ejemplo y disciplina. A mis compañeros, especialmente **a Iris y Karlita** gracias por aguantar mi mal genio, ojala podamos seguir colaborando y explorando nuevas selvas.

A todos los que directa e indirectamente formaron parte de este proceso, MUCHAS GRACIAS.

Dedicatoria

A mis padres:

Javier Caloca Lázaro y Madeli Peña Camera, no hay palabras para agradecer tanto apoyo, tantas horas de preocupación, deudas, corajes y llanto, gracias por velar todo el tiempo por mí, por no cortarme las alas y permitir que desde el principio ya explorara nuevos lugares, por ser flexibles y a la vez exigentes, a ustedes les debo la disciplina, dedicación, el esfuerzo y esmero que le pongo a cada proyecto de mi vida, sin ustedes esto no hubiera sido posible, este trabajo es de ustedes.

A mi esposa e hijo:

Viviana, gracias por tu paciencia, tolerancia y amor, has sido un pilar muy importante en este proyecto, gracias por escucharme, por estar ahí cada que te necesito, este trabajo también es tuyo. **Luis Enrique** mi pequeño renacuajo, tu fuiste y serás el motor propulsor que me permite seguir adelante, mi motivación, por que gracias a tu inocencia haces que tu papá (“El Biólogo” como les dices a todos los que te preguntan por mí) se siga preparando y mejorando día con día.

A ti, que estas ahí y que sé que nos conoceremos.

*Yo nací en una laguna
y mi cuna fue de lodo,
cosa que de ningún modo
me puede desmerecer,
que a la hora de nacer
renacuajos somos todos.*

Sapo Fierro
Maria Elena Walsh

ÍNDICE

I.- INTRODUCCIÓN	1
II.- MARCO TEÓRICO	3
2.1 EL NICHOS ECOLÓGICO	3
2.1.1 El nicho ecológico en larvas de anuros.....	5
2.1.2 Densidad relativa y representatividad en el nicho ecológico.....	6
2.2 ESTADÍOS DE DESARROLLO EN LARVAS DE ANUROS	7
2.2.1 La larva de <i>Plectrohyla matudai</i>	8
2.2.2 La larva de <i>Ptychohyla euthysanota</i>	10
III.- ANTECEDENTES	12
3.1 ESTUDIOS SOBRE LA PARTICIÓN DE RECURSOS CON ANUROS ADULTOS.	12
3.2 ESTUDIOS ECOLÓGICOS EN LARVAS DE ANUROS.	14
IV.- OBJETIVOS.....	17
4.1 OBJETIVO GENERAL	17
4.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	17
V.- ZONA DE ESTUDIO	18
5.1 FISIOGRAFÍA	18
5.2 GEOLOGÍA	19
5.3 CLIMA	19
5.4 HIDROGRAFÍA	20
5.5 VEGETACIÓN.....	20
5.6 FLORA	21
5.7 FAUNA.....	21
VI.- MÉTODOS.....	22
6.1 RECONOCIMIENTO Y SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO	22
6.2 IDENTIFICACIÓN DE LOS MICROHÁBITATS.....	22
6.2.1 Diseño de muestreo.....	23
6.3 REGISTRO DE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT	25
6.4 ANÁLISIS DE DATOS.....	26

VII.- RESULTADOS	29
7.1 DENSIDAD DE LARVAS POR SITIO DE MUESTREO.	30
7.2 ASOCIACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT CON LA DENSIDAD DE LARVAS.	33
7.3 INFLUENCIA DE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT SOBRE LA DENSIDAD DE LAS LARVAS POR SITIO DE MUESTREO Y TIPO DE MICROHÁBITAT.	35
7.4 USO DEL MICROHÁBITAT	41
VIII.- DISCUSIÓN.....	46
8.1 ABUNDANCIA Y DENSIDAD DE LARVAS.....	46
8.2 ABUNDANCIA DE LARVAS POR SITIO DE MUESTREO	48
8.3 INFLUENCIA DE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT SOBRE LA DENSIDAD DE LARVAS.	52
8.4 USO DEL MICROHÁBITAT	58
IX.- CONCLUSIONES	64
X.- PROPUESTAS Y RECOMENDACIONES	65
XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES.....	66
XII.- ANEXOS.....	81

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de los microhábitats seleccionados, siguiendo los criterios de Inger (1985).....	23
Cuadro 2. Resultado del SRA, tomando en cuenta como variable dependiente a la abundancia general de larvas en el ambiente conservado.	37
Cuadro 3. Resultado del SRA, tomando en cuenta como variable dependiente la abundancia general de larvas en el microhábitat piscina, en el ambiente conservado.	39
Cuadro 4. Resultado del SRA, tomando en cuenta como variable dependiente la abundancia general de larvas en el microhábitat rápido, en el ambiente perturbado.	40

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representación hipotética de un volumen tridimensional dentro del concepto de nicho propuesto por Hutchinson (1957), como un hipervolumen n-dimensional. El área dentro del cubo representa la cantidad total disponible de cada factor, mientras que el área dentro de la esfera representa la cantidad de cada factor necesario para que una especie sobreviva (su nicho).	4
Figura 2. (A) Morfología del disco oral de una típica larva de <i>Plectrohyla matudai</i> . (B) Morfología general de una larva de <i>P. matudai</i> . Modificado de Duellman 2001.	9
Figura 3. (A) Morfología del disco oral de una típica larva de <i>Ptychohyla euthysanota</i> . (B) Morfología general de una larva de <i>P. euthysanota</i> . Modificado de Duellman 2001.	11
Figura 4. Localización de los arroyos muestreados en el ejido Sierra Morena. Fuente: LAIGE, 2020.	19
Figura 5. Representación gráfica de las puntuaciones factoriales para el Componente Principal 1 y 2 (CP1 - CP2). Se muestra cómo el CP1 separa a la nube de puntos por sitio de muestreo.	30
Figura 6. a. Relación entre la abundancia general de larvas con el ancho de los rápidos. b. Relación entre la abundancia de larvas con el punto de rocío en el arroyo conservado.	36
Figura 7. Relación entre la densidad general de larvas de <i>Plectrohyla matudai</i> y el ancho de los rápidos en el arroyo conservado.	37
Figura 8. a. Relación entre la abundancia general de larvas en el microhábitat piscinas con los TDS_0.7. b. Relación entre la abundancia de larvas en el microhábitat piscinas con el ancho de los rápidos en el arroyo conservado.	38
Figura 9. Relación entre la abundancia general de larvas en el microhábitat rápidos del arroyo perturbado con las lluvias.	41

ÍNDICE DE GRÁFICAS

Gráfica 1. Densidad promedio mensual de <i>P. matudai</i> y <i>P. euthysanota</i> en el arroyo conservado.....	31
Gráfica 2. Densidad promedio mensual de <i>P. matudai</i> y <i>P. euthysanota</i> en el arroyo perturbado. Se presentan las variaciones mensuales en la abundancia de larvas. ..	32
Gráfica 3. Densidad promedio mensual de larvas de <i>P. matudai</i> registradas en los microhábitats del arroyo conservado.....	42
Gráfica 4. Densidad promedio mensual de larvas de <i>P. euthysanota</i> registradas en los microhábitats del arroyo conservado.....	43
Gráfica 5. Densidad promedio mensual de larvas de <i>P. matudai</i> registradas en los microhábitats del arroyo perturbado.....	44
Gráfica 6. Densidad promedio mensual de larvas de <i>P. euthysanota</i> registradas en los microhábitats del arroyo perturbado.....	45

RESUMEN

Las interacciones ecológicas entre organismos que coexisten en el tiempo y espacio junto con factores abióticos son las responsables de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas, dentro de los estudios ecológicos se busca determinar cómo las especies divergen en el uso de los recursos. En larvas de anuros el principal recurso compartido es el espacio y el tiempo, seguido del alimento. En el presente estudio se determinó el patrón de ocurrencia temporal, el uso del microhábitat y cómo las variables físico-químicas pueden estar interviniendo en la coexistencia de dos especies en simpatria de renacuajos, en dos arroyos con diferente grado de conservación localizados en la Reserva de la Biósfera La Sepultura. Las larvas se capturaron con bolsas de malla alquitranada llenas de hojarasca colocadas en dos microhábitats distintos (piscinas y rápidos), en un transecto de 90 m sobre el cauce de dos arroyos de agosto de 2016 a marzo de 2017. Se contabilizaron las larvas en cada microhábitat, se registró la presencia de depredadores, se midieron variables ambientales como: pH, Sólidos Disueltos Totales (TDS), temperatura del agua, temperatura del ambiente, ancho y profundidad de rápidos y piscinas. Para determinar qué variables estuvieron asociadas con la densidad se aplicó un Análisis de Componentes Principales y uno de Regresión del Componente Principal. Las especies *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota* se encontraron coexistiendo en el mismo espacio y tiempo en ambos arroyos, usando con mayor frecuencia el microhábitat piscina, el arroyo conservado presentó la mayor densidad de larvas, tanto anuales como a lo largo de todos los meses. Los TDS y el ancho de los rápidos fueron las variables con mayor capacidad predictora de la abundancia de larvas en las piscinas. La coexistencia de ambas especies se basa bajo el supuesto que tienen diferentes hábitos alimenticios, debido a que presentan diferencias en su morfología y estructura oral y denticular, se recomienda que futuros estudios evalúen el contenido intestinal, la riqueza y abundancia de alimento, así como el comportamiento alimenticio para confirmar la hipótesis.

Palabras clave: Chiapas, larvas, partición del nicho, *Plectrohyla matudai*, *Ptychohyla euthysanota*..

I.- INTRODUCCIÓN

Las interacciones ecológicas entre organismos que coexisten en el tiempo y en el espacio, junto con los factores abióticos, son las responsables de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Los estudios más frecuentes se han enfocado en determinar cómo las especies difieren en el uso de los recursos (Luiselli, 2008), por lo general, se realiza entre especies en simpatria que cuentan con alguna semejanza en cuanto a sus papeles o roles tróficos (Schoener, 1986).

Las especies pueden o no utilizar diferentes hábitats o microhábitats, recursos alimenticios, o son activas en tiempos diferentes (Zimmerman y Simberloff, 1996). De manera tradicional el reparto de recursos se divide en tres categorías dimensionales, el hábitat, el alimento y el tiempo (Pianka, 1973, 1975), y a su vez pueden subdividirse en macrohábitat, microhábitat, tipo y tamaño de alimento y tiempo de actividad estacional y diaria respectivamente (Schoener, 1974).

Para el caso de los anfibios, Toft (1980) ha resaltado que la forma en que los recursos espacio, alimento y tiempo son repartidos entre las especies es de gran importancia para la estructuración de los ensambles, además se ha demostrado que los fenómenos de selección de recursos son más intensos durante los estadios larvarios (Blair, 1961; Heyer, 1973; 1979), y que los principales recursos particionados son el espacio (Inger *et al.*, 1986) y el tiempo (Toft, 1985).

La partición del hábitat representa una dimensión del nicho espacial (Pianka, 1973) y es un balance entre las necesidades fisiológicas del organismo y las interacciones bióticas dentro del ecosistema (Wisheu, 1998; Zweimuller, 1995). Tanto en hábitats acuáticos como en los terrestres, diferentes patrones de partición pueden ocurrir, ya sea que las especies puedan tener diferentes preferencias por algún espacio en específico o bien pueden compartirlo (Eterovick y Barros, 2003), en el primer caso, se espera que las especies presenten una diferenciación de nicho y en el segundo que las especies manifiesten superposición de nicho o una diferenciación como resultado de la segregación ecológica (Wisheu, 1998).

De las 8 314 especies de anfibios conocidos en el mundo (Frost, 2021), alrededor de tres cuartas partes presentan una fase larvaria bien definida; de éstas, solo un tercio se han descrito (Altig y McDiarmid, 1999). A pesar de la riqueza de especies de anuros registradas en los trópicos, su ecología larvaria ha sido poco estudiada (Donnelly y Guyer, 1994). Pocos son los trabajos que se han realizado en zonas templadas; donde la riqueza y diversidad de especies es baja y la estacionalidad está regida principalmente por la temperatura (Torres-Orozco *et al.*, 2002), asimismo, estos estudios se han desarrollado en charcas pequeñas con un fuerte efecto estacional y hábitat limitado (Alford y Crump, 1982, Kupferberg *et al.*, 1994).

Las investigaciones sobre la partición del microhábitat usualmente están fundamentados con muestras colectadas con redes de arrastre (Heyer, 1976; Inger *et al.*, 1986; Wild, 1996), por lo tanto, no miden las variables en el punto específico ocupado por los individuos. Además, son pocas las investigaciones realizadas con comunidades larvarias que habitan en arroyos de montaña (primer o segundo orden), las cuales pueden desarrollar modelos adecuados para describir las reglas de organización del nicho entre especies coexistentes, asimismo los arroyos constituyen sistemas con límites bien definidos, dentro de los cuales el nicho espacial puede ser caracterizado y cuantificado.

Debido a la dependencia del agua, a su tamaño pequeño, alta abundancia, baja posición trófica, un lapso de vida relativamente corto, ausencia de comportamiento sexual y a su fácil observación y cuantificación, las larvas de anuros son consideradas como buenos modelos de investigación para determinar el papel que desempeñan las dimensiones del nicho (espacio y tiempo) en las comunidades o ensambles de anfibios (Peachman y Wilbur, 1994; Altig y McDiarmid, 1999).

En la Reserva de la Biosfera La Sepultura (REBISE) coexisten 39 especies de anfibios (Núñez-Orantes y Muñoz-Alonso, 2000), dos de ellas (*Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota*) son las más abundantes y las podemos encontrar en el Bosque mesófilo de montaña y Selva mediana subperennifolia, siendo el primero un ecosistema con altos índices de endemismos y diversidad biológica. Estos anfibios se caracterizan por pasar buena parte de su ciclo de vida (principalmente durante su fase

larvaria) en pequeños y medianos arroyos de aguas cristalinas. Considerando lo anterior, este estudio pretende determinar qué aspectos físicos, químicos y ambientales del macro y microhábitat están influyendo en el reparto de los recursos espacio y tiempo, entre larvas de *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota*; dos especies en simpatria distribuidas en el ejido Sierra Morena, municipio de Villacorzo, Chiapas, localizado dentro de la zona de amortiguamiento y núcleo de la Reserva de la Biosfera La Sepultura.

II.- MARCO TEÓRICO

2.1 EL NICHO ECOLÓGICO

El término “nicho” ha sido descrito bajo una variedad de significados, desde hace más de 100 años su concepto ha cambiado con el paso del tiempo. Johnson (1910), fue el primero en usar la palabra nicho en un sentido explícitamente biológico al hablar sobre el hábitat y los hábitos de los insectos de la familia *Coccinellidae* (Chase y Leibold, 2003). Joseph Grinnell (1917) por su parte, estudiando al Cuitlacoche californiano (*Toxostoma redivivum*), se refirió como nicho, al lugar en el ambiente que ocupa una especie, así como todas las condiciones necesarias para la existencia de ésta, por ejemplo, las tolerancias fisiológicas, limitaciones morfológicas, hábitos alimenticios y las interacciones ecológicas con otros miembros de la comunidad. Charles Elton (1927) vio al nicho como el papel funcional de un animal en la cadena alimenticia y su impacto local sobre el ambiente (Peterson *et al.*, 2011; Chase y Leibold, 2003). Gause (1934) sugirió que la intensidad de competencia entre dos especies refleja el grado de solapamiento de sus nichos (Ricklefs, 1990). Sin embargo, fueron las aproximaciones de Joseph Grinnell (1917) y Charles Elton (1927) las que históricamente generaron confusión en el concepto: el enfoque de Elton lo define como los efectos de una especie sobre su ambiente versus el enfoque de Grinnell que se refiere al efecto que tiene el ambiente sobre las especies (Chase and Leibold, 2003).

Fue George Evelyn Hutchinson (1957) quien dio un paso importante en la definición y cuantificación del concepto de nicho, para Hutchinson el concepto incluye la combinación de los principios de Grinnell y Elton, “el nicho es la suma de todos los

factores ambientales que actúan sobre un organismo; por lo tanto, este se define como una región de un hiper-espacio n -dimensional” (Smith, 1974; Chase y Leibold, 2003).

Hutchinson, en su descripción de nicho, aplicó un enfoque más cuantitativo que lo hecho previamente por Grinnell y Elton (Dodson *et al.*, 1998), indicando que es posible describir el rango de actividad de cada especie a lo largo de cada dimensión del ambiente, por ejemplo, la temperatura, humedad y salinidad, incluso también de los factores biológicos como depredadores, especies presa, o lugares que sirvan de escondite, y que cada una de estas variables puede ser considerada como una dimensión en el espacio (Ricklefs, 1990), de modo que si existieran n dimensiones, entonces el nicho sería un espacio n -dimensional (Figura 1).

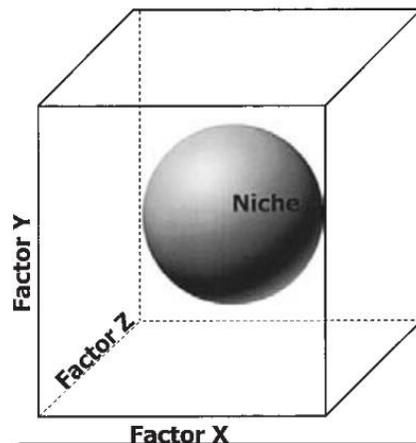


Figura 1. Representación hipotética de un volumen tridimensional dentro del concepto de nicho propuesto por Hutchinson (1957), como un hipervolumen n -dimensional. El área dentro del cubo representa la cantidad total disponible de cada factor, mientras que el área dentro de la esfera representa la cantidad de cada factor necesario para que una especie sobreviva (su nicho).

Para cualquier especie el hipervolumen son los límites superiores e inferiores de todas las variables ambientales en la cual la especie puede subsistir, para la comunidad el hipervolumen consistirá en todos los hipervolumen de sus especies constituyentes (Smith, 1974). En este sentido, el nicho de cada especie ocupa una parte del volumen n -dimensional que representa el espacio total de recursos disponibles para la comunidad, por lo tanto, el número de especies en la comunidad depende de la cantidad total del espacio del nicho y del tamaño promedio del nicho de cada especie (Ricklefs, 1990).

Hutchinson llamó “nicho fundamental de las especies” a todos los aspectos del hipervolumen n-dimensional que permiten la existencia de un organismo en ausencia de otras especies. Sin embargo, rara vez una especie compone sola a la comunidad (de otra forma no sería una “comunidad”), sino que otras especies también se encuentran presentes, provocando relaciones entre ellos y forzando a la especie original a limitarse a la porción del hipervolumen que actualmente ocupa (Smith, 1974), a esto Hutchinson lo llamó “nicho realizado de las especies” que en términos muy generales es la parte del nicho fundamental para la cual las especies se encuentran restringidas debido a relaciones intra e interespecíficas (Chase y Leibold, 2003).

La teoría del nicho es un grupo de modelos teóricos diseñados para investigar cómo las especies podrían coexistir dentro de una comunidad. Invariablemente los modelos se acoplaron a la visión de que la convivencia interespecífica es muy importante para la estructuración de las comunidades (Chase y Leibold, 2003). Este marco de trabajo condujo a los ecólogos de campo a medir la amplitud de nicho (la variedad de recursos o hábitats usados por una especie dada), la “partición del nicho” (el grado de uso diferencial de recursos por especies coexistentes), el “solapamiento de nicho” (el solapamiento de recurso usado por especies diferentes), y el “ensamble de nicho” (la colonización y organización de especies con diferente uso de recursos en hábitats nuevos) en comunidades naturales (MacArthur, 1969; Pianka, 1973; Chase y Leibold, 2003).

2.1.1 El nicho ecológico en larvas de anuros

Dentro de las comunidades larvarias de anfibios, los principales recursos particionados son el hábitat y el tiempo (Toft 1985; Inger *et al.*, 1986). Según diversos autores el número y tipo de micro y macrohábitats, distribución espacial, diversidad estructural (ancho del río, profundidad o forma), características limnológicas (conductividad, oxígeno disuelto, temperatura y TDS) y el hidropериодо (hábitats efímeros, temporales o permanentes) entre otros, son factores claves para comprender la presencia, ausencia y distribución de larvas (Rossa-Feres y Jim, 1994; Hopkins, 2006; Eterovick y Barata, 2006; Do Prado *et al.*, 2009; Eterovick *et al.*, 2010; Rodrigues *et al.*, 2010). Asimismo, en arroyos tropicales, diversas investigaciones comprueban que las

características estructurales del hábitat como el tamaño, la vegetación marginal, volumen y flujo de agua, heterogeneidad de microhábitats, oxígeno disuelto y conductividad tienen distintos efectos sobre las comunidades de larvas de anfibios (Inger *et al.*, 1986; Richards, 2002; Eterovick, 2003; Eterovick y Barata, 2006; Oliveira y Eterovick, 2009; Eterovick *et al.*, 2010). Por esta razón, Teixeira y Duarte (2013), concluyen que el tamaño del arroyo y la heterogeneidad de los microhábitats son factores importantes para la estructuración de las comunidades de renacuajos.

Por otra parte, la partición del tiempo se refiere a los cambios en la abundancia, presencia-ausencia o el uso de un espacio en un determinado momento, como consecuencia del cambio de factores bióticos y abióticos que varían a lo largo del año o de una estación a otra (distribución de las lluvias, humedad del aire, temperatura, hidroperiodo), estos factores pueden ser: las tasas de riesgo de depredación, la densidad poblacional o la selección de los sitios de reproducción por parte de los adultos (Murphy, 2003; Gottsberger y Gruber, 2004; Sluys *et al.*, 2006; Boquimpani-Freitas *et al.*, 2007, Fatorelli *et al.*, 2010), de manera que la distribución temporal de las comunidades larvianas y sus estrategias de ocupación están muy relacionadas con los factores que afectan el comportamiento y atributos reproductivos de los adultos (Teixeira y Duarte, 2013).

2.1.2 Densidad relativa y representatividad en el nicho ecológico

El muestreo de poblaciones animales permite conocer la forma como estos se distribuyen en el espacio, su abundancia, su dinámica en el tiempo y sus posibles interacciones con factores bióticos y abióticos (Rueda-Almonacid *et al.*, 2006). Para medir la abundancia de las poblaciones animales podemos hacer estimaciones de densidad relativa, esta es la abundancia por unidad de muestreo espacial (superficie o volumen) y a menudo resulta más útil que el tamaño absoluto de la población, ya que determina aspectos fundamentales como el uso de los recursos (Martella *et al.*, 2012), además de establecer comparaciones entre poblaciones en diferentes lugares o en diferentes tiempos, conociendo si un hábitat contiene poblaciones más altas que otro, o si una población aumenta o disminuye a través de los años (Rueda-Almonacid *et al.*, 2006). Para que una estimación del tamaño de las poblaciones sea útil y

confiable debe estar acompañada de una medida de precisión que indique la probabilidad de que nuestra estimación sea correcta, la obtención de la estimación y de su grado de precisión se logra a través de un muestreo aleatorio y sistemático (Martella *et al.*, 2012).

Que el muestreo sea aleatorio proporciona que la muestra sea representativa, permitiendo extrapolar y por ende generalizar los resultados observados en ésta, hacia la población objetivo, de modo que, una muestra será representativa o no, solo si fue seleccionada al azar, es decir, que todos los sujetos de la población objetivo, tuvieron la misma posibilidad de ser seleccionados en la muestra y por ende de ser incluidos en el estudio, es así como el análisis de una muestra permite realizar inferencias, extrapolar o generalizar conclusiones a la población objetivo con un alto grado de certeza (Otzen y Manterola, 2017).

2.2 ESTADÍOS DE DESARROLLO EN LARVAS DE ANUROS

Una larva de anuro es un organismo altamente especializado, que atraviesa una etapa no reproductiva dentro del ciclo de vida de los anfibios, y no se trata de una simple fase embrionaria que concluye con la metamorfosis (Viertel y Richter, 1999). La determinación de estadíos es el reconocimiento de ciertos caracteres morfológicos, que parecen ser útiles en la comparación de la secuencia de cambios morfológicos durante un desarrollo continuo. Con el uso de un sistema de clasificación de estadíos, las larvas, que son ampliamente dispares en tamaño y en periodos de desarrollo, pueden llegar a ser comparables (McDiarmid y Altig, 1999).

En este sentido, McDiarmid y Altig (1999) proponen un sistema de clasificación basándose en la tabla normal de Gosner (1960), quién determinó que el desarrollo ontogénico de la larva comprende 46 estadíos, quedando de la siguiente manera: embrión (estadíos 1 a 20), neonatos (21-24), renacuajos (25-41), y metamorfo (42-46); por lo tanto y de acuerdo al sistema de clasificación antes descrito, se omitirá el término renacuajo para referirse al organismo descrito por Viertel y Richter (1999), ya que este más bien hace referencia a una de las etapas del desarrollo larvario propuesto por McDiarmid y Altig (1999), por lo que se sugiere sea usado el término genérico de larva.

2.2.1 La larva de *Plectrohyla matudai*

Las larvas de esta especie son de color cobrizo, con manchas café oscuro en el cuerpo y sobre la musculatura caudal, también están presentes en las aletas caudales en menor proporción, en perfil dorsal, el cuerpo es ovoide, ligeramente ancho (Duellman, 2001) y algo deprimido (Hartweg y Orton, 1941). Las larvas en estadio 25 de acuerdo con la clasificación de Gosner (1960), tienen una longitud corporal de 10.5 a 13.1 mm y una longitud total (incluyendo la longitud de la cola) de 29.5 a 38.2 mm; en estadio 28, tiene un cuerpo de 13.7 mm y una longitud total de 40.5 mm (Duellman, 2001). Presentan un espiráculo sinistral, cuya apertura está próxima a la línea media y en el punto medio de la longitud del cuerpo (Duellman, 2001). Hartweg y Orton (1941), mencionan que el espiráculo es más angosto que el diámetro del ojo y la apertura se encuentra más cerca del hocico que de la base de la cola; de acuerdo con datos de 332 larvas de esta especie obtenidos en campo durante este estudio, confirmamos que, en efecto, el espiráculo se encuentra más cerca del hocico que de la base de la cola e incluso está ligeramente por encima de la línea media del cuerpo (Figura 2B). La larva de esta especie presenta un tubo cloacal en posición dextral con la pared derecha desplazada dorsal y anteriormente.

La musculatura caudal está bien desarrollada, aunque va reduciéndose hacia su extremo posterior, llegando casi hasta la punta de una cola redondeada (Hartweg y Orton, 1941; Duellman, 2001). En términos generales, las aletas caudales (dorsal y ventral) son bajas, sin embargo, la aleta dorsal se vuelve un poco más alta casi al punto medio de la longitud de la cola, ambas aletas son bajas mientras más cerca están del cuerpo (Figura 2B; Hartweg y Orton, 1941; Duellman 2001). La musculatura caudal tiene un tono blanco grisáceo, con manchas café rojizas, estas se pueden observar en ambas aletas, siendo más evidentes en la aleta dorsal.

El aparato oral está posicionado ventralmente y es moderadamente grande (Duellman, 2001), según Hartweg y Orton (1941) los labios son delgados y se encuentran completamente bordeados por una doble fila de papilas marginales, por su parte Duellman (2001) menciona que los labios están bordeados por una sola fila. En este sentido se coincide con Duellman (2001), ya que durante los muestreos de campo

se observaron ejemplares con una sola fila de papilas marginales, con la superficie lateral interna de los labios lisa (Figura 2A). Presentan dos filas de dentículos anteriores y tres posteriores, las filas anteriores son iguales en longitud y más largas que la vaina mandibular, la segunda fila anterior se encuentra interrumpida en la parte media (Hartweg y Orton 1941). La primera y segunda fila de las posteriores son iguales en longitud y notablemente más cortas que las anteriores, la tercera es aún más corta que el resto de las posteriores (Figura 2A; Duellman, 2001).

Unas pocas papilas submarginales de tamaño moderado se encuentran esparcidas entre la primera fila de dentículos anteriores y el borde del labio anterior, así como, entre la tercera fila de las posteriores y el borde del labio posterior (Hartweg y Orton, 1941), la densidad de papilas va de 5 a 20 en la zona que se encuentran entre el borde del labio anterior y la primera fila de dentículos anteriores y de 9 a 34 para las localizadas entre la tercera fila de los dentículos posteriores y el borde del labio posterior (Figura 2A). La vaina mandibular queratinizada es de tamaño moderado en forma de arco y con su borde dentado en forma de picos (Duellman, 2001), un grupo de picos agrandados a cada lado de la vaina anterior se encuentran fusionados dando el aspecto de colmillos (Figura 2A), los cuales parecen estar más desarrollados en larvas de mayor tamaño.

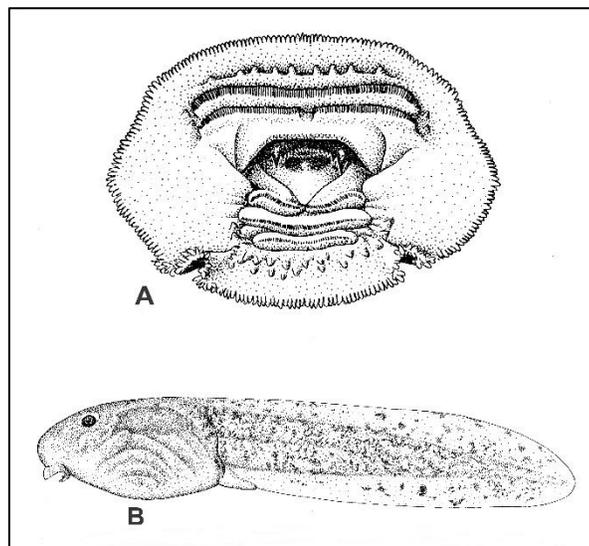


Figura 2. (A) Morfología del disco oral de una típica larva de *Plectrohyla matudai*. (B) Morfología general de una larva de *P. matudai*. Modificado de Duellman 2001.

2.2.2 La larva de *Ptychohyla euthysanota*

Las Larvas de *Ptychohyla euthysanota* presentan un color gris uniforme en la parte dorsal del cuerpo y crema grisáceo en la zona ventral, una mancha vertical de color crema en forma de media luna es claramente visible en el borde posterior del cuerpo y en la parte anterior de la musculatura caudal, este última es de color grisáceo claro con diminutos puntos de color gris oscuro esparcidos por toda la zona, las aletas caudales presentan pequeñas manchas de forma irregular de color negro grisáceo. El cuerpo es moderadamente deprimido y ligeramente ancho, en perfil dorsal tiene forma ovoide (Duellman, 2001), los organismos en estadio 25, tienen una media de longitud total de 33.2 mm y una longitud corporal de 11.6 mm.

El espiráculo es sinistral y se encuentra detrás de la línea de los ojos y a la altura de la línea media longitudinal (Figura 3B; Duellman, 1963), sin embargo, después de revisar 409 individuos de esta especie durante los muestreos de campo, se encontró que el espiráculo se localiza más abajo de la línea media longitudinal del cuerpo y está cerca del borde posterior del cuerpo, además cuenta con un tubo cloacal en posición dextral. La cola es larga, casi dos tercios la longitud total, las aletas caudales son bajas y ligeramente puntiagudas en su extremo posterior. La musculatura caudal es moderadamente fuerte y se extiende casi hasta la punta de la cola, la aleta dorsal se extiende ligeramente sobre el cuerpo y se hace más ancha a dos tercios de la longitud de la cola, la aleta ventral es igual de profunda en toda su longitud (Figura. 3B; Duellman, 1963).

El hocico es redondeado visto lateralmente, mientras que el aparato oral tiene una posición ventral y es casi dos tercios el ancho del cuerpo, presenta pliegues laterales bien desarrollados con labios completamente bordeados por dos filas de pequeñas papilas marginales (Figura 3A; Duellman 1963, 2001). Según Duellman (2001), la vaina mandibular es moderadamente robusta y tiene un borde dentado con picos cortos en forma de gancho; sin embargo, con base en observaciones de campo, los bordes dentados presentan picos con margen redondeado. La vaina superior forma un amplio arco, con extensiones delgadas y de punta redondeada que van hacia cada lado, denominados “procesos laterales” (Figura 3A).

Duellman (2001), indica que las larvas de *P. euthysanota* presentan cuatro filas de dentículos anteriores y seis posteriores, sin embargo, con información resultado de la revisión de organismos colectados para su identificación en este estudio, las larvas de *P. euthysanota* presentaron cuatro filas de dentículos anteriores y cinco posteriores. Todas las filas anteriores son aproximadamente de la misma longitud, la cuarta fila siempre esta interrumpida medialmente. Duellman (1963) menciona que existen variaciones, por ejemplo, la primera fila de las anteriores puede no estar completa, siendo irregular o algunas veces hasta fragmentada, en este sentido coincidimos con esta observación, ya que en el 80% de los ejemplares muestreados la primera fila se encontraba fragmentada. Las primeras cuatro filas de dentículos posteriores son más o menos igual en longitud y algo más cortas que las filas anteriores, mientras que la quinta fila es más corta y algunas veces está fragmentada.

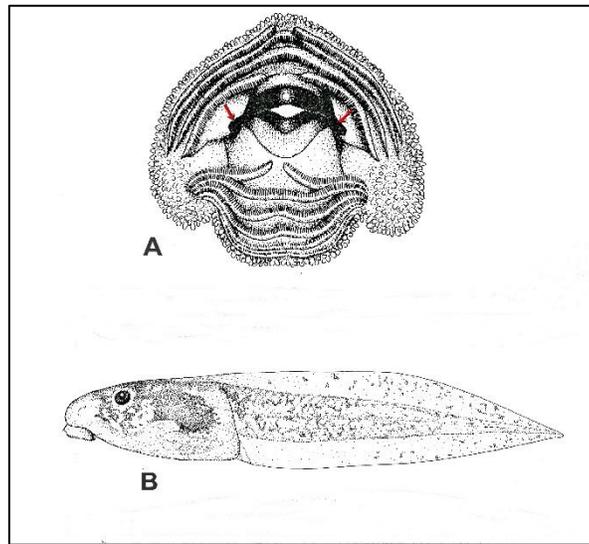


Figura 3. (A) Morfología del disco oral de una típica larva de *Ptychohyla euthysanota*. (B) Morfología general de una larva de *P. euthysanota*. Modificado de Duellman 2001.

III.- ANTECEDENTES

3.1 ESTUDIOS SOBRE LA PARTICIÓN DE RECURSOS CON ANUROS ADULTOS.

La forma en que los anuros usan los recursos puede variar ampliamente de acuerdo con una serie de factores, tales como las lluvias, disponibilidad de hábitats reproductivos, fenología de las especies, la elección de los sitios de reproducción y de la actividad, comportamiento de los adultos, así como, por la riqueza y composición de especies en un determinado hábitat (Teixeira y Duarte, 2013). Consecuentemente, la forma en que las larvas ocupan las dimensiones espacio y tiempo está muy asociado a los factores que afectan el uso de los recursos por parte de los adultos (Toft, 1985).

En ese sentido, Rico *et al.* (2004), en Isla Grande, al sur de Rio de Janeiro, Brasil, determinó que la disponibilidad de hábitats adecuados y su tamaño (ancho y profundidad) parece afectar significativamente la distribución de las puestas de *Scinax trapicheiroi*, una especie asociada a los arroyos permanentes, ya que el 92% de las puestas fueron colocadas en pozas donde la corriente es ausente y la profundidad fluctúa entre 10 y 30 cm.

Las características estructurales del hábitat (tamaño, vegetación marginal, volumen del agua) también juegan un papel fundamental en la presencia y distribución de larvas y adultos. Alfonso y Eterovick (2007), resaltan que la riqueza de especies de anuros en Catas Altas al sureste de Brasil, está asociada con el tamaño del arroyo (medido en volumen de agua), arroyos de aproximadamente 50 m³ albergan el mayor número de especies, de igual manera, subrayan que la composición del ensamble está relacionado con la complejidad del hábitat marginal, donde la mayor diversidad de los estratos de vegetación (hierbas, arbustos y árboles) favorece la presencia de un mayor número de hílidos; grupo que aprovecha una gran cantidad de microhábitats para percharse o para realizar actividades reproductivas (vocalizaciones y amplexo).

Este patrón se ha identificado en otras partes del mundo, por ejemplo, en Isla Buton al sureste de Sulawesi, la diferencia en el uso del hábitat por parte del ensamble de anuros presentes en arroyos se explica por la proximidad a los arroyos y por la

altura de percha, sugiriendo que el componente estructural del microhábitat ripario parece ser más importante que las características estructurales del bosque que lo rodea (Gillespie *et al.*, 2004). Además, el tamaño del arroyo y la densidad de la vegetación, son los principales parámetros que afectan los ensamblajes de anuros en el Parque Nacional Ulu Temburong en Borneo (Keller *et al.*, 2009). Lemos-Espinal *et al.* (2016), reportan la historia natural de *Dryophytes plicatus*, así como, su fenología y el uso de arroyos como hábitat en el estado de México, indicando que los sitios anchos, profundos, con altos niveles de oxígeno disuelto, una corriente lenta y sustrato de color blanco-amarillento y marrón parecen ser las características más adecuadas para la presencia de larvas y adultos, los autores sugieren que estas variables pueden influir en la partición del espacio y en la interacción depredador-presa.

Por último, Woolrich-Piña *et al.* (2017), menciona que un amplio rango en el solapamiento de las dietas entre *Exerodonta xera* y *Lithobates spectabilis* podría indicar que el recurso no es limitado o bien que las dietas son determinadas por otros factores, tales como el uso del microhábitat o el tiempo de actividad de estas dos especies de anuros que habitan a lo largo del Río Salado en Puebla. Asimismo, una mayor disponibilidad de agua y alimento como resultado de las lluvias, en conjunto con la humedad y la temperatura, son los factores que Luna-Reyes (1997) relaciona con el incremento de la diversidad de anuros distribuidos en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (REBITRI) en el estado de Chiapas. Moreno (2005), resalta la importancia de los cuerpos de agua (ríos y arroyos) en hábitats como selva mediana o baja perennifolia, cafetal diversificado y cafetal con sombra de *Inga sp.*, como factores que influyen en la presencia y composición de anuros en dos localidades de la REBITRI, de hecho, menciona que la presencia de cuerpos de agua fue esencial para registrar altas abundancias de especies como *Ptychohyala shmidtorum* (Duellman *et al.*, 2016), *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyala euthysanota*.

Por otra parte, la fenología reproductiva de los adultos es otro factor que discrimina el uso o utilización de los recursos (Teixeira y Duarte, 2013). Por ejemplo, larvas de cohortes que colonizan primero un cuerpo de agua pueden tener ventaja sobre las cohortes más jóvenes, ya que las primeras tienen una tasa de crecimiento y

supervivencia más alta (Gonzales *et al.*, 2011), debido a la mayor presencia de alimento y mayor espacio disponible.

3.2 ESTUDIOS ECOLÓGICOS EN LARVAS DE ANUROS.

Los estudios realizados en la etapa larval de anuros, van desde descripciones y comparaciones de diferentes estructuras anatómicas (Starrett, 1960; Strauss y Altig, 1992; Lavilla y Langone, 1995; Alcalde y Rosset, 2003; Aguilar y Gamarra, 2004; Vejarano *et al.*, 2006; Rada *et al.*, 2007), clasificaciones de estados larvales, notas y claves para su identificación (Gosner, 1960; Kehr, 1987; Mijares-Urrutia, 1998; Lynch, 2011; Köhler, 2011), hasta comparaciones de la dentición y estudios sobre la anatomía oral (Wassersug, 1976; Echeverría *et al.*, 1987; Montanelli y Echeverría, 1992; Echeverría, 1992; Sandoval, 2004; Carezzano y Cabrera, 2011). Son varios los trabajos que aportan datos sobre la ecología de las larvas de anuros, uno de los primeros es el de Heyer (1976), donde el autor analiza la partición del hábitat entre la comunidad larvaria de dos ambientes diferentes: en una charca grande y poco profunda y en piscinas profundas semi o completamente aisladas de la corriente, en su estudio reporta que en la charca grande se observan diferencias en la utilización del hábitat de un año a otro, así como diferencias en las interacciones biológicas (depredador-presa), mientras que en las piscinas, el espacio y tiempo fueron repartidos eficazmente por la comunidad larvaria. El autor plantea que la depredación es un factor de organización para la comunidad, mientras que la competencia interespecífica pasa a ser un segundo factor determinante.

Inger *et al.* (1986), describe una asociación positiva entre los tipos de microhábitat presentes y la comunidad de renacuajos en una selva tropical primaria en la isla de Borneo, reconociendo cuatro grupos taxonómicamente heterogéneos usando en forma diferencial el espacio: uno concentrado en las hojas que están a la deriva, otro usando los rápidos de los riachuelos, uno más haciendo uso de áreas de guijarros y finalmente otro usando las piscinas al aire libre. Asimismo, Eterovick y Sazima (2000) y Eterovick y Fernandes (2001), confirman que la posición en la columna de agua, el periodo de ocurrencia anual, el flujo y la profundidad del agua son variables que influyen en la selección de microhábitats por parte de larvas, asimismo, indican que

influyen sobre la composición de especies dentro de los arroyos temporales en el parque nacional Serra do Cipó en el estado de Minas Gerais, Brasil.

Además, Eterovick y Barata (2006) señalan que, en arroyos del sureste de Brasil, la distribución y riqueza de larvas, se ve afectada por el número de depredadores potenciales, el volumen del arroyo, la cobertura arbórea al margen del cuerpo de agua y la diversidad de microhábitats.

También en un sistema de hábitats reproductivos donde se consideran tres arroyos permanentes al sur de Brasil, Vasconcelos *et al.* (2011) determina que la temperatura ambiental y las precipitaciones se encuentran correlacionadas con la riqueza mensual y abundancia de larvas. Igualmente, Almeida-Gomes *et al.* (2012) registran que el 80.4% de las larvas de *Crossodactylus gaudichaudii* muestreadas en tres arroyos al sureste Brasil están presentes en todos los meses del año en estadios de desarrollo iniciales (hasta el estadio 25) indicando un continuo reclutamiento de nuevos individuos y solamente el 5% son larvas en estadios terminales (estadios 42-46), señalando una alta mortalidad en estadios de desarrollo tempranos.

Por otro parte, la mayoría de los estudios sobre la ecología larvaria de anuros se han realizado en el hemisferio sur, en los límites conocidos como “El Trópico” donde las lluvias ocurren en todo el año, comparado con la estacionalidad en el hemisferio norte donde se presenta una estación lluviosa y una de secas. Además, los estudios desarrollados al norte de la línea del ecuador se han enfocado principalmente en especies que se reproducen en charcas temporales o permanentes (Noland y Ultsch, 1981; Alford, 1986; Smith *et al.*, 1999; Skelly *et al.*, 2002; Torres-Orozco *et al.*, 2002; Smith and Jennings, 2004; Schiesari, 2006; Schiesari *et al.*, 2009; González *et al.*, 2011; Arribas *et al.*, 2014).

En el caso de México pocos son los estudios que describen la ecología larvaria y menos aún de especies que se desarrollan en arroyos de 1° o 2° orden. Canseco-Márquez *et al.* (2003), aporta algunas notas sobre la historia natural de las larvas del hílido *Exerodonta xera*, mencionando que estas son comunes en arroyos con una profundidad de 10 a 40 cm, con un sustrato rocoso o fangoso, así como en piscinas asociadas.

Woolrich-Piña *et al.* (2011) afirma que la profundidad, el tamaño (largo y ancho), altos niveles de oxígeno disuelto y baja salinidad son las variables relacionadas con el aumento de larvas de *Hyla arenicolor* en pozas del Río Salado en Puebla, México. Ahuatzin (2015), explica que variables como la amplitud del arroyo y la cobertura vegetal son parámetros que ejercen un mayor efecto sobre la densidad de larvas de anuros, a su vez la turbidez, salinidad y pH explican gran parte de la variación en la composición de las comunidades larvarias en tres arroyos de la Estación de Biología Chamela en la costa de Jalisco.

En la región montañosa del norte del Estado de Chiapas, Quintero (2004), registra larvas de *Plectrohyla ixil* durante los meses de febrero de 2003 a enero de 2004 en piscinas de tres arroyos permanentes, además larvas de *Ptychohyla macrotympanum* se encuentran presentes en todos los meses del año. En la misma región Anza (2005), registra larvas de *P. ixil* y *P. macrotympanum* desde febrero a septiembre de 2003, la primera especie es más abundante en la temporada de secas (febrero-mayo), mientras que la segunda lo es en la temporada de lluvias (junio-septiembre), la autora hace notar que las larvas de *P. ixil* tienen preferencia por piscinas poco profundas de aguas tranquilas o poco fluidas con sustrato muy arenoso y que *P. macrotympanum* no muestra preferencias por un microhábitat en específico.

Por último, López (2013), registra larvas de *Plectrohyla sagorum* de febrero a octubre de 2003, en tres arroyos permanentes en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, también observa larvas de *Ptychohyla euthysanota* entre agosto y octubre, ambas especies son más abundantes en el mes de octubre, la autora señala que la densidad, abundancia y distribución de las larvas se ven influenciadas por el flujo de la corriente, el volumen y profundidad de los arroyos, el tipo de sedimento, los ciclos estacionales y reproductivos de las especies, la disponibilidad de alimento y la cobertura vegetal.

IV.- OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Describir los mecanismos de partición del nicho ecológico en larvas de dos especies de anuros de la familia *Hylidae* distribuidas en dos arroyos ubicados en la parte sureste de la Reserva de la Biosfera La Sepultura.

4.2 OBJETIVOS PARTICULARES

Describir y diferenciar las variaciones mensuales en la densidad relativa de larvas de *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota*, en dos arroyos con diferente grado de conservación.

Identificar que variables del macro y microhábitat influyen en los cambios de densidad relativa de larvas de *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota* en dos arroyos con diferente grado de conservación.

Determinar si la microfisiografía del arroyo (rápido o piscina) influye en la densidad relativa de las larvas de *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota* distribuidas en dos arroyos con diferente grado de perturbación.

V.- ZONA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biosfera La Sepultura (REBISE), se localiza al suroeste del estado de Chiapas, en la porción noroeste de la Sierra Madre, entre los 16° 00' 18" y 16° 29' 01" N y los 93° 24' 34" y 94° 07' 35" O (Figura 4) y abarca los municipios de Arriaga, Cintalapa, Jiquipilas, Tonalá, Villacorzo y Villaflores. Comprende una superficie total de 167,309 hectáreas, de las cuales 13,759 corresponden a cinco zonas núcleo discontinuas, Instituto Nacional de Ecología/Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (INE/SEMARNAP, 1999).

El estudio se realizó, en la cuenca de dos arroyos localizados al sureste de la Reserva y dentro de los límites del ejido Sierra Morena perteneciente al municipio de Villacorzo, Chiapas (Figura 4). Se localiza entre los paralelos 16° 07' 12.58" y 16° 10' 21.40" N y 93° 33' 53.20" y -93° 36' 51.40" O a 1200 msnm, incluye parte de la zona de amortiguamiento y de la zona núcleo número cinco de la REBISE. El tipo de vegetación predominante es la Selva mediana o baja perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), el Bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 2006), Pinares y Encinares (Miranda y Hernández, 1963).

5.1 FISIOGRAFÍA

La Reserva está ubicada en la región fisiográfica Sierra Madre de Chiapas, que es una franja montañosa que corre paralela a la costa del Pacífico. Se caracteriza por lo escarpado y quebrado del terreno, alcanzando pendientes mayores a 80°, siendo una región altamente susceptible a la erosión (Müllerried, 1982). Al sureste, la Sierra Madre se eleva desde los 60 m en la vertiente del Pacífico, hasta los 2 550 msnm, se caracteriza por presentar una topografía más accidentada que en la zona oeste; dentro de las elevaciones destacan el Cerro Tres Picos (2 550 msnm), el Cerro El Caracol (1 950 msnm) y Cerro Bola (1 895 msnm) (INE/SEMARNAP, 1999).

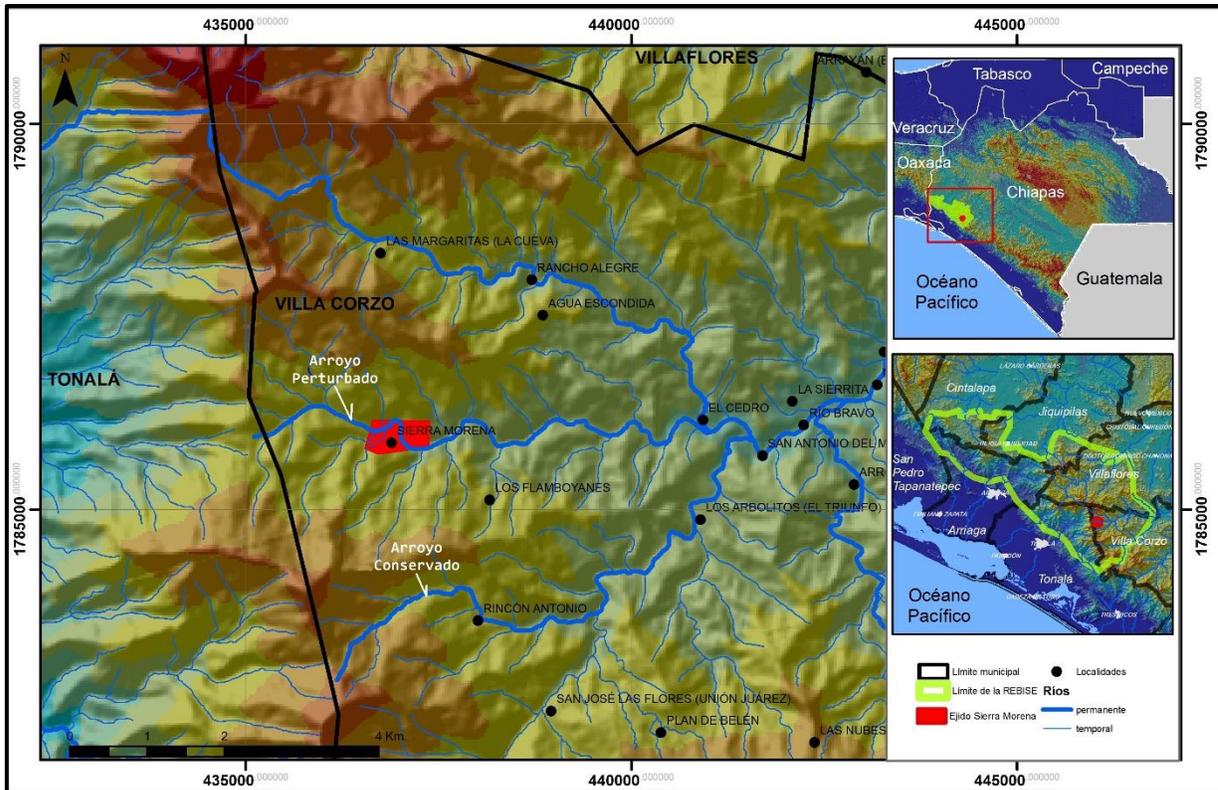


Figura 4. Localización de los arroyos muestreados en el ejido Sierra Morena. Fuente: LAIGE, 2020.

5.2 GEOLOGÍA

La forma escarpada de la Sierra Madre es el resultado de movimientos tectónicos que se produjeron a mediados del Cenozoico y se continuaron en el Plioceno (Johnson, 1989). La superficie de la REBISE está constituida por granito del Paleozoico y sedimentos del terciario; en la parte occidental hay rocas metamórficas del Paleoceno, en la zona del cerro Tres Picos (al sureste) hay extrusiones del Cretácico, y al noroeste de Tonalá hay sedimentos marinos Paleozoicos afectados por metamorfosis regional (Müllerried, 1982).

5.3 CLIMA

El clima en la zona de estudio se caracteriza por ser templado húmedo con abundantes lluvias en verano, lluvias invernales inferior al 5%, precipitación total anual entre 2 000 y 3 000 mm, llegando incluso a los 3 500 mm en el cerro El Caracol. La temperatura fluctúa de 15 °C a 18 °C en el cerro Tres Picos, este tipo de clima es característico en

las partes más altas y laderas de la serranía, donde se distribuye el Bosque mesófilo de montaña (Cardoso, 1979; INE/SEMARNAP, 1999).

5.4 HIDROGRAFÍA

La Reserva de la Biosfera La Sepultura (REBISE), como parte de la Sierra Madre, constituye el parteaguas entre la vertiente del Océano Pacífico; que corresponde a la Región Hidrológica de la Costa de Chiapas, y la vertiente de la Depresión Central de Chiapas; correspondiente a la Región Hidrológica Grijalva-Usumacinta (Hernández, 1995). Las partes altas y medias de la REBISE, debido a su altitud y densa cobertura forestal, funcionan como una esponja captadora de agua, tanto de la proveniente de las lluvias, como la que se condensa de los vientos húmedos procedente del Océano Pacífico, originando de esta forma un importante número de cuencas y microcuencas fluviales que surten de agua a las poblaciones rurales y centros urbanos asentados en la Planicie Costera y Depresión Central de Chiapas (INE/SEMARNAP, 1999).

Los ríos y arroyos que se originan en la REBISE del lado de la vertiente del Pacífico bajan por una pendiente muy accidentada, formando en su trayecto rápidos, pequeñas caídas de agua y algunas cascadas, los ríos de esta vertiente se caracterizan por tener un pequeño tamaño, debido a la corta distancia entre el lugar de su nacimiento y sus desembocaduras. Caso contrario son los ríos y arroyos de la vertiente de la Depresión Central (INE/SEMARNAP, 1999), los cuales se van transformando de pequeños arroyos a grandes ríos caudalosos y amplios. La región hidrológica de la cuenca del Mar Muerto está constituida por los ríos Zanatenco, La Mica, Las Arenas y Tiltepec; mientras que en la región hidrológica que conforma la cuenca Grijalva-Tuxtla Gutiérrez, se originan los ríos Tres Picos, El Tablón, Catarina, Sierra Morena y Los Amates (Hernández, 1995).

5.5 VEGETACIÓN

En la reserva predomina la Selva alta o mediana subperennifolia (Miranda y Hernández, 1963), esta se encuentra entre los 1 000 y 1 400 msnm y se caracteriza porque algunos de sus representantes arbóreos en cierta temporada del año pierden sus hojas. El estrato arbóreo es alto, de hasta 40 m de altura media, donde predomina

el *Quercus* sp. e *Inga* sp., entre otros. En el estrato arbustivo hay plantas principalmente de la familia *Rubiaceae*, *Araliaceae* y *Euphorbiaceae*, (Miranda, 1957; Breedlove, 1981). En zonas más conservadas y a mayor altura (por arriba de los 1 450 msnm) podemos encontrar el Bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 2006), los árboles no sobrepasan los 7 m de alto y se encuentran entrelazados formando un dosel continuo; predominan *Quercus* sp., *Drymis* sp. y ejemplares de la familia *Ericaceae*, entre las hierbas se encuentran especies de las familias *Araceae*, *Asteraceae*, *Smilacaceae* (Breedlove, 1981), este tipo de vegetación se encuentra en los cerros Bola, Tres Picos y Chumpipe (INE/SEMARNAP, 1999).

En menor proporción podemos encontrar Pinares (Miranda y Hernández, 1963), cuyo dosel permanece siempre verde, el sotobosque está compuesto de arbustos y hierbas anuales, la especie más frecuente es el *Pinus oocarpa*. Finalmente es posible observar algunos parches de Encinares (Miranda y Hernández, 1963) secos, que se diferencian de los húmedos por presentar una gran estacionalidad; este tipo de vegetación ocupa sitios menos húmedos por lo que pocas veces se mezcla con la selva siempre verde, predomina un solo estrato arbóreo de encinos (Miranda, 1957; Breedlove, 1981; INE/SEMARNAP, 1999).

5.6 FLORA

Los estudios de flora en la REBISE son muy incipientes y no existen de manera específica. De los pocos trabajos que se han realizado destaca el de Castillo (1996), el cual reporta 407 especies correspondientes a 72 familias. Sin embargo, por la presencia de importantes ecosistemas naturales como el Bosque mesófilo de montaña y las Selva baja caducifolia (Rzedowski, 2006; Miranda y Hernández, 1963), sitios de enorme riqueza, el número de especies puede ser mucho mayor (INE/SEMARNAP, 1999).

5.7 FAUNA

El estado de Chiapas, por su ubicación geográfica, variedad de climas, topografía y vegetación, contiene una gran riqueza faunística y esto se ve reflejado dentro de la REBISE. Hablando específicamente del grupo de las anfibios y reptiles, la REBISE es

una de las áreas naturales protegidas con mayor riqueza de especies, alojando un 33.6 % de las especies de anfibios que se han reportado a nivel estatal (Muñoz, 2010) y un 39 % de las especies de reptiles conocidas para el estado de Chiapas (Johnson *et al.*, 2015).

VI.- MÉTODOS

6.1 RECONOCIMIENTO Y SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO

Se establecieron dos sitios de muestreo, el primer sitio en un arroyo localizado en la zona de amortiguamiento de la REBISE, entre los paralelos 16° 09' 23" N y -93° 35' 55" O a 0.8 km al oeste de la comunidad de Sierra Morena. Este sitio se caracteriza por presentar una vegetación secundaria consistente de numerosos cultivos de café y de palma camedor (Figura 4; Anexo 1); para mayor comodidad y con fines de organización este arroyo fue llamado "Arroyo Perturbado". El segundo sitio fue un arroyo que se encuentra entre los paralelos 16° 07' 59" N y -93° 35' 19" O a 2.0 km de distancia (en línea recta) al sur de la comunidad y a 0.5 km al este de los límites de la Zona Núcleo número cinco de la reserva, el tipo de vegetación predominante es el Bosque mesófilo de montaña y la Selva alta o mediana subperennifolia (Rzedowski, 2006; Miranda y Hernández, 1963), con presencia de abundantes arbustos, helechos arborescentes y ejemplares de la familia *Araceae* (Figura 4; Anexo 1), este sitio fue nombrado "Arroyo Conservado".

6.2 IDENTIFICACIÓN DE LOS MICROHÁBITATS

Con base en la clasificación de Montgomery y Buffington (1997) y tomando en cuenta la microgeomorfología de los arroyos, se seleccionaron dos microhábitats, estos fueron piscinas y rápidos de acuerdo con las definiciones de Inger (1985) (Cuadro 1):

Cuadro 1. Descripción de los microhábitats seleccionados, siguiendo los criterios de Inger (1985).

Microhábitat	Descripción
Piscinas	Áreas tranquilas con agua clara y corriente relativamente lenta, pueden ser laterales o abiertas.
Rápidos	Zonas que por lo general son poco profundas (hasta 25 cm) y agitadas, pero nunca generando espuma, cama de grava y ocasionalmente de rocas, corriente moderada.

6.2.1 Diseño de muestreo

El muestreo se realizó de agosto a noviembre del año 2016 y de enero a marzo de 2017 (uno por mes) destinando un día en cada sitio de muestreo, para ello se trazó sobre el cauce de cada arroyo un transecto de 90 m de longitud. En cada arroyo se realizaron muestreos de larvas utilizando la técnica conocida como “bolsas de hojarasca” propuesta por Pauley y Little (1998) modificado. Para llevar a cabo la técnica, se fabricaron 20 bolsas, pero a diferencia de lo propuesto por Pauley y Little (1998), el material utilizado fue red alquitranada, por considerarse más resistente y duradera ya que estarían mucho tiempo sumergidas en el agua, también se cambió el haz de luz pasando de 3 cm a 1 cm, debido a que la técnica solamente ha sido probada con larvas y adultos de salamandras que pueden alcanzar tallas de hasta 80 mm en su etapa larval y hasta 123 mm en su estado adulto (AmphibiaWeb, 2021) y nuestros sujetos de estudio, es decir las larvas de *P. matudai*, alcanzan solamente una longitud total de 40.5 mm y las larvas de *P. euthysanota* un máximo de 38 mm.

Las bolsas se fabricaron con piezas rectangulares de 50 x 100 cm y se doblaron sobre sí, para formar cuadros de 50 x 50 cm, la orilla fue tejida con hilo alquitranado #18 dejando un espacio en una de las caras del cuadro. Las medidas fueron basadas en el estudio de Waldron, Dodd y Corser (2003), quienes encontraron que los tamaños medio y grande (70 x 70 cm y 90 x 90 cm, respectivamente) funcionaron mejor en arroyos pequeños. Las bolsas utilizadas en este estudio fueron de 50 x 50 cm, debido a que el ancho promedio (en centímetros) de los arroyos muestreados ($\bar{X} = 128.8 \pm 75.23$) no fueron lo suficientemente grandes como para colocar grandes bolsas sin impedir el flujo natural de escombros y materia orgánica, además de que grandes bolsas hubiesen quedado expuestas cuando el flujo de agua fuera escaso y poco profundo.

El interior de cada bolsa se llenó con la hojarasca de la orilla y se colocó una roca de tamaño moderado para evitar que fuera arrastrada corriente abajo, también se amarró un flagging de un color contrastante para que la bolsa fuera visible, finalmente se tejió el extremo abierto para evitar que la hojarasca escapara por efecto de la corriente (Anexo 2).

En cada sitio de muestreo se colocaron 10 bolsas; cinco en cada microhábitat (piscinas y rápidos), las cuales estuvieron separadas por al menos 10 m, la primera bolsa fue colocada al inicio del transecto. El orden en que las bolsas fueron distribuidas obedeció a la disponibilidad del microhábitat y este dependió de la geomorfología del arroyo, de modo que no siempre fueron colocadas de manera alterna (piscina-rápido-piscina-rápido) o consecutiva (piscina-piscina-piscina). Las bolsas fueron instaladas un mes antes del primer muestreo, para dar lugar a que estas fueran colonizadas por las larvas.

Para llevar a cabo los registros y el conteo de larvas, las bolsas fueron rápidamente removidas del agua y agitadas dentro de una cesta por aproximadamente 10 segundos para extraer las larvas capturadas (Anexo 3), la cesta fue de un tamaño mayor a las dimensiones de la bolsa y de un color claro para poder visualizar fácilmente a los individuos capturados, también se revisó el interior de cada bolsa para asegurarnos de que no quedaran larvas atrapadas y así poder registrar a todos los individuos, esto se realizó dentro de la cesta para evitar que los ejemplares escaparan (Anexo 3).

Las larvas fueron contabilizadas y devueltas a sus respectivos microhábitats, corriente arriba para el caso de los rápidos y al centro en las piscinas. Debido al proceso de descomposición de la hojarasca, esta fue reemplazada después de cada muestreo; el orden de revisión de las bolsas se hizo contra la corriente, así se evitó alterar el ambiente en los microhábitats que se encontraban arroyo abajo.

En cada muestreo se registró la especie, el número de individuos capturados por especie y la fase de desarrollo (neonato, estadíos del 21 al 24; renacuajo del 25 al 41; metamorfo estadíos 42 al 46) de acuerdo con Gosner (1960). La identificación se realizó utilizando las claves de Gosner (1960), Duellman y Campbell (1992), Duellman

(2001) y Köhler (2011), cuando la identificación en campo no fue posible, los individuos fueron colocados en frascos de vidrio para su posterior determinación; también se registró el número de depredadores identificándolos al menos hasta el nivel de orden, insectos como pulgas de agua del orden *Hemiptera*, náyades pertenecientes al orden *Odonata*, ninfas de *Megaloptera*, escarabajos acuáticos de la familia *Hydrophilidae* y orden *Coleoptera*, escorpiones de agua de la familia *Napidae*, entre otros.

6.3 REGISTRO DE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT

En cada sitio y mes de muestreo se registraron las siguientes variables.

Macrohábitat: la temperatura del ambiente y humedad relativa, se registró utilizando un dispositivo automático dataloggers marca HOBO® modelo U23-001 el cual se colocó a la orilla de cada arroyo y a una altura de un metro, este dispositivo se programó para registrar los cambios en las variables a intervalos de 15 minutos de forma continua a lo largo del estudio, al final se recogieron los datos compilados a través del programa HOBOWare. La velocidad del viento, punto de rocío y presión barométrica se registraron utilizando un medidor de viento marca SkyMaster modelo SM-28. Por último, los datos de precipitación mensual a nivel regional se obtuvieron de la estación climática “Reforma II” del municipio de La Concordia, localizada en los paralelos 15° 53’ 24” N y -92° 57’ 00” O, a 700 msnm y a 75.7 km en línea recta del ejido Sierra Morena, lo anterior se debió a la no disponibilidad de los datos de precipitación de la estación climática del ejido Sierra Morena, sin embargo la Estación Climática seleccionada, fue la más cercana a la zona y presenta condiciones climáticas y geográficas similares al sitio de estudio.

Microhábitat: con un flexómetro convencional se midió el ancho y profundidad de cada microhábitat (rápido y piscina), el ancho fue medido de una orilla a la otra en línea recta, mientras que la profundidad fue registrada en el punto medio del ancho registrado, se tomaron datos limnológicos tales como: temperatura del agua, sólidos disueltos totales (TDS) a una escala de conversión de 0.7 ppm siendo la sugerida para aguas continentales, conductividad eléctrica haciendo uso de un medidor digital marca HM digital modelo COM-100 y pH mediante un medidor digital marca HM digital modelo

PH-80. Los datos limnológicos fueron medidos en cada uno de los microhábitats y en el punto medio del ancho registrado.

6.4 ANÁLISIS DE DATOS

Abundancia relativa

La abundancia promedio general y de cada especie se obtuvo a través de la suma de todos los individuos registrados entre el número de repeticiones (Magurran, 1988), para cada microhábitat y en cada sitio de muestreo.

$$ArA = \sum ni/Nr$$

ArA= Abundancia promedio total

$\sum ni$ = Sumatoria del número de individuos de las especies registradas

Nr= Número de repeticiones totales

Densidad relativa de larvas

La densidad promedio mensual de cada especie en cada sitio y microhábitat se calculó de acuerdo con la fórmula de Jaeger e Inger (1994):

$$D_1 = ni/Nr$$

D₁= densidad de larvas

ni= número de individuos de la especie *i* por cm² registrados en cada mes y en cada microhábitat.

Nr= Número de réplicas

Dado que la mayoría de los estudios que han obtenido la densidad larvaria, lo han contabilizado por metro cuadrado y con la finalidad de realizar una comparación de nuestros datos con los de otros estudios, fue necesario hacer una conversión,

multiplicando por cuatro la densidad promedio de larvas. Lo anterior debido a que las bolsas de hojarasca fueron de 50 x 50 cm², es decir 0.25 m², de modo que al multiplicar por cuatro obtuvimos el estimado correspondiente para un metro cuadrado.

Análisis estadístico

Las condiciones ambientales del macro y microhábitat entre sitios de muestreo se analizaron y compararon mediante la prueba U de Mann-Whitney, ya que la distribución de los datos no cumplió el supuesto de normalidad. También se aplicó un análisis de componentes principales para identificar la variación de los datos y la dispersión de puntos en un gráfico de cargas, con la finalidad de identificar si los sitios de muestreos presentaban condiciones ambientales diferentes.

Los datos de abundancia de cada especie fueron analizados mediante la prueba de Shapiro-Wilk para conocer si presentan una distribución normal, esta prueba es ideal para conocer el ajuste a la distribución normal de muestras pequeñas ($n < 30$). Los valores obtenidos de las muestras se contrastaron con los valores de W de la prueba y W tabulada a un nivel de significancia de 0.05 (Shapiro y Wilk, 1965).

Debido a que la distribución de los datos de abundancias no cumplió con el supuesto de normalidad, el número de individuos registrados entre microhábitats y entre sitios de muestreo se compararon mediante la prueba U de Mann-Whitney, técnica estadística que contrasta las medianas de dos grupos independientes con libre distribución y que busca probar si dos muestras independientes provienen de la misma distribución (Zar, 2010).

Para comparar las abundancias registradas a lo largo de los muestreos (meses), se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, la cual sirve para probar la hipótesis de que diferentes muestras provienen de la misma población o de poblaciones idénticas (Triola, 2000). Las pruebas de Shapiro-Wilk, U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis, se realizaron utilizando el paquete estadístico SPSS versión 24.

Con el propósito de identificar cuáles son las variables del macro y microhábitat relacionadas con la abundancia de larvas en los sitios de muestreo y debido a que

algunas variables independientes resultaron ser una función lineal de otra variable independiente (fenómeno conocido como Multicolinealidad), se realizó un Análisis de Regresión del Componente Principal o PCR (Principal Component Regression; Paschalidou *et al.*, 2009).

De acuerdo con Paschalidou *et al.* (2009), la PCR es una técnica de análisis de regresión múltiple basada en el análisis de componentes principales, y se utiliza cuando los datos sufren de multicolinealidad, esta técnica consiste en aplicar un Análisis de Componentes Principales (ACP) a la matriz de datos inicial conservando todos los componentes con autovalores mayores a uno (>1), posteriormente un Análisis de Regresión Por pasos o SRA (Stepwise Regression Analysis) es aplicado a aquellas variables que están altamente correlacionadas con la Componente Principal (CP), en caso de que dos o más variables sean altamente correlacionadas (>0.70) al mismo CP, solo la variable con el coeficiente más alto será usado en el SRA, con esto los problemas de multicolinealidad desaparecen y los nuevos coeficientes de regresión son estimados con mucha mayor precisión.

VII.- RESULTADOS

Durante los siete meses de muestreo que duró el estudio (agosto 2016 a marzo 2017, exceptuando diciembre de 2016) continuamente se registraron y observaron larvas de ambas especies, la mayoría de ellas en la fase de renacuajos; no se registraron larvas en la fase de neonato, sin embargo, durante las salidas de prospección efectuadas en mayo y junio de 2016 se observaron larvas de ambas especies en la fase de metamorfo (estadios de desarrollo 42-46) las cuales ya presentaban extremidades anteriores y posteriores, incluso se observaron individuos posados sobre el sustrato a la orilla del arroyo o bien sobre las hojas y ramas.

Debido a lo anterior, en este documento todos los datos numéricos y estadísticos mencionados hacen referencia a larvas en la fase de renacuajo. Al finalizar el estudio se registró un total de 4 446 larvas ($\bar{X}= 635.14 \pm 409.09$), la especie más abundante fue *P. matudai* con 3 068 registros ($\bar{X}= 438.28 \pm 316.00$), mientras que de *P. euthysanota* se obtuvieron 1 378 registros ($\bar{X}= 196.85 \pm 109.70$), los resultados de la prueba U de Mann-Whitney indicaron diferencias significativas entre las abundancias relativas totales de ambas especies ($U= 7410$, $Z= -3.585$, $p= 0.001$). En el arroyo conservado se registraron 3 506 larvas ($\bar{X}= 500.85 \pm 359.19$) y en el perturbado 940 ($\bar{X}= 134.28 \pm 74.35$), el estadístico también señaló diferencias significativas entre los sitios ($U= 1260$, $Z= -4.994$, $p= 0.001$).

Cuando comparamos las variables entre sitios (perturbado versus conservado), los resultados de la prueba U de Mann-Whitney indicaron que existen diferencias significativas en ocho de 14 variables medidas (Anexo 7). El Análisis de Componentes Principales (ACP) reveló que los factores (componentes) que separaron a los sitios de muestreo corresponden a una combinación de la temperatura ambiental, temperatura del agua y el pH en el Componente Principal 1 (CP1) y en el Componente Principal 2 (CP2) corresponde a las condiciones químicas del agua: los TDS y la conductividad eléctrica (Anexo 6), el primero separó con mayor claridad los sitios de muestreo (Figura 5). Confirmando que en cada sitio existen condiciones químico-ambientales diferentes,

causando diversas estrategias de uso y utilización de los recursos espacio y tiempo por la comunidad larvaria.

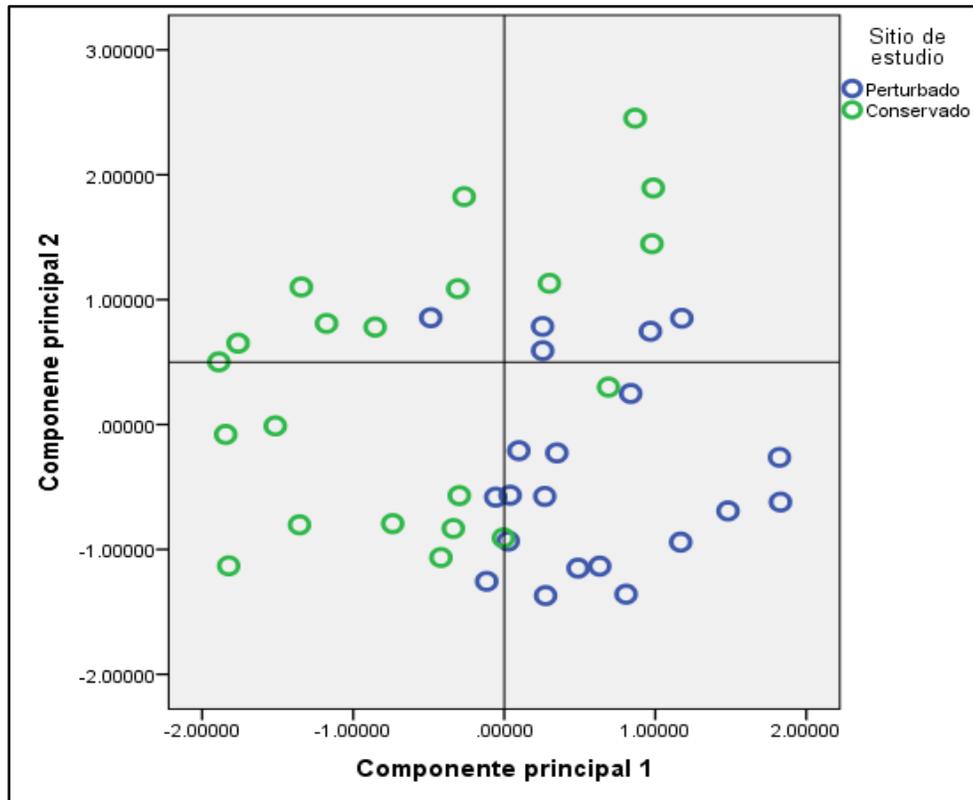


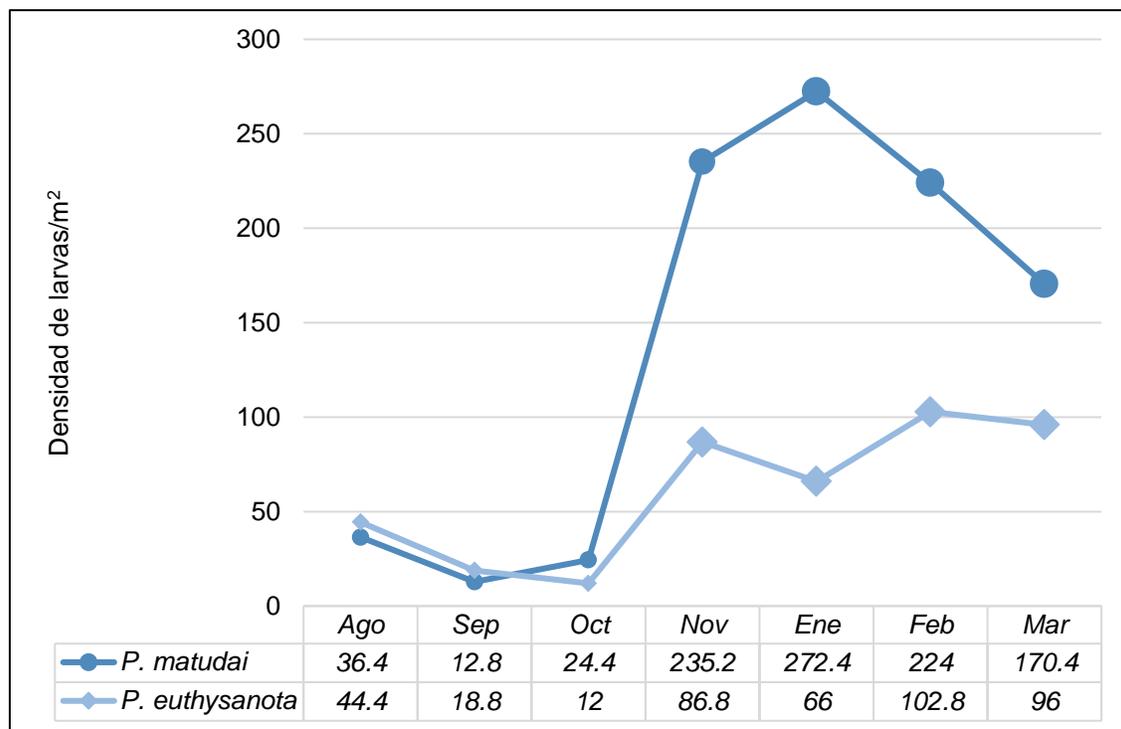
Figura 5. Representación gráfica de las puntuaciones factoriales para el Componente Principal 1 y 2 (CP1 - CP2). Se muestra cómo el CP1 separa a la nube de puntos por sitio de muestreo.

7.1 DENSIDAD DE LARVAS POR SITIO DE MUESTREO.

Arroyo conservado

La especie con mayor densidad promedio fue *P. matudai* con 139.3 larvas/m², mientras que para *P. euthysanota* fue de 60.9 larvas/m² ($U= 1733.5$, $Z= -2.996$, $p= 0.003$). Las densidades relativas mensuales de *P. matudai* presentaron diferencias significativas ($\chi^2=39.210$, $gl=6$, $p=0.0001$) siendo el mes de enero de 2017 el de mayor densidad (272.4 larvas/m²) y septiembre de 2016 el de menor densidad (12.8 larvas/m²; Gráfica 1).

La densidad de larvas de *P. matudai* presentó un patrón en forma de campana, una fase con una densidad alta presente en los meses de noviembre, enero, febrero y marzo y otra fase con baja densidad que comprende los meses de agosto, septiembre y octubre. La prueba Kruskal-Wallis indicó diferencias entre los meses de agosto con respecto a enero ($p= 0.030$), septiembre con respecto a noviembre ($p= 0.013$), septiembre con enero ($p= 0.000$), septiembre con febrero ($p= 0.001$), septiembre con marzo ($p= 0.006$) y por último entre la densidad del mes de octubre con respecto a enero ($p= 0.015$) y febrero ($p= 0.026$).

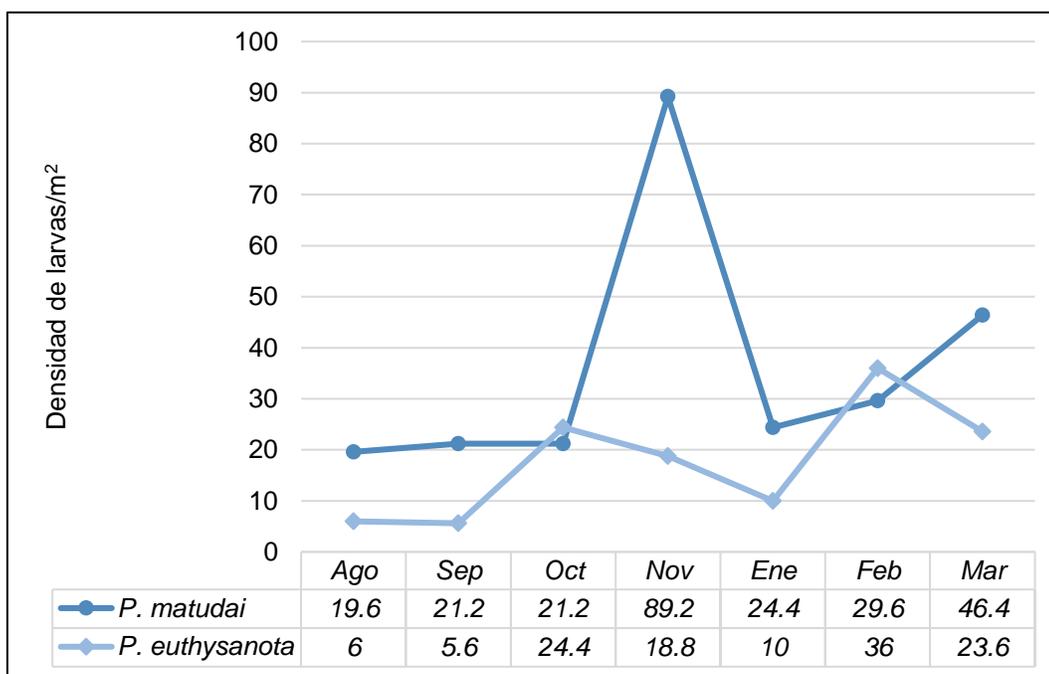


Gráfica 1. Densidad promedio mensual de *P. matudai* y *P. euthysanota* en el arroyo conservado.

Ptychohyla euthysanota también presentó diferencias significativas en sus densidades mensuales ($\chi^2=14.603$, $gl=6$, $p=0.024$), febrero fue el mes con mayor densidad relativa de individuos con 102.8 larvas/m² y octubre el menor con 12 larvas/m² (Gráfica 1), al igual que con la especie anterior, las densidades de *P. euthysanota* también presentaron dos fases, una de bajas densidades entre los meses de agosto a octubre y una de altas densidades en los meses de noviembre, enero, febrero y marzo, aunque no tan alta comparativamente con la especie *P. matudai*.

Arroyo perturbado

La especie con mayor densidad promedio fue *P. matudai* con 35.94 larvas/m², mientras que *P. euthysanota* con 17.70 larvas/m² ($U= 1850.5$, $Z= -2.623$, $p= 0.009$). Las densidades registradas a lo largo de los meses de muestreo para *P. matudai* no presentaron diferencias significativas ($\chi^2= 6.253$, $gl= 6$, $p= 0.395$), a pesar de que el mes con más registros fue noviembre con 89.2 larvas/m² y el menor fue agosto con 19.6 larvas/m² (Gráfica 2). En términos generales los datos de densidad relativa mensual para esta especie fueron bajos, especialmente de agosto a octubre y de enero a marzo, únicamente en el mes de noviembre se registró una alta densidad.



Gráfica 2. Densidad promedio mensual de *P. matudai* y *P. euthysanota* en el arroyo perturbado. Se presentan las variaciones mensuales en la abundancia de larvas.

Las densidades de *P. euthysanota*, no presentaron diferencias significativas a lo largo de los meses de muestreo ($\chi^2= 4.281$, $gl= 6$, $p= 0.639$), el mes con mayor densidad fue febrero con 36 larvas/m², mientras que el mes con menos larvas fue septiembre con 5.6 larvas/m² (Gráfica 2).

7.2 ASOCIACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT CON LA DENSIDAD DE LARVAS.

Arroyo conservado

La densidad relativa de *P. matudai* aumentó durante los meses de noviembre y enero, pasando de 24.4 larvas/m² en octubre a 235.2 larvas/m² en noviembre y 272.4 larvas/m² en enero. La velocidad promedio del viento siguió el mismo patrón que la abundancia de larvas; pasando de $\bar{X}= 0.266$ m/s (± 0.251) en octubre a $\bar{X}= 3.133$ m/s (± 4.738) en noviembre y $\bar{X}= 6$ m/s (± 9.440) en enero (Anexo 7). También el grado de basicidad o pH siguió la misma tendencia consiguiendo su mayor valor promedio en enero ($\bar{X}= 8.6 \pm 0.100$) para posteriormente comenzar a disminuir. Asimismo, los sólidos disueltos totales (TDS) cambiaron a valores altos a partir de noviembre registrándose los datos más elevados en marzo de 2017 ($\bar{X}= 82.9$ ppm ± 1.006 ; Anexo 7).

Por otro lado, las lluvias y la humedad relativa (RH) cambiaron de forma inversa a la densidad mensual de *P. matudai*; las lluvias comenzaron a disminuir progresivamente a partir de octubre al igual que la humedad relativa, llegando hasta su valor más bajo en el mes de marzo ($\bar{X}= 81.8$ % ± 13.626 ; Anexo 7).

La densidad de la especie *P. euthysanota* presentó un aumento durante el mes de noviembre, pasando de 12 larvas/m² en octubre a 86.8 larvas/m² en noviembre, en enero registró un leve descenso y el mes con mayor densidad de larvas fue febrero (102.8 larvas/m²), siendo los meses de noviembre a marzo los de mayor abundancia para esta especie. Los picos de mayor densidad relativa de *P. euthysanota* coinciden con los valores más altos de la velocidad del viento y el pH, así como, los TDS (Anexo 7), por el contrario, la temperatura ambiente y temperatura del agua registraron sus valores más bajos de noviembre a febrero.

Arroyo perturbado

En este hábitat las larvas de la rana *Plectrohyla matudai* registraron valores más bajos en comparación con el hábitat conservado, en el mes de octubre presentó una densidad de 21.2 larvas/m² mientras que en noviembre aumentó a 89.2 larvas/m², en enero presentó baja densidad, en febrero y marzo volvió a incrementarse. El patrón de distribución de la velocidad promedio del viento, fue similar a la densidad de *P. matudai* (Anexo 7), con valores bajos en la mayor parte del año, siendo marzo donde la velocidad promedio del viento registró su valor más alto ($\bar{X}= 0.733 \text{ m/s} \pm 0.416$), de igual manera el pH presentó sus valores mas altos en noviembre, enero, febrero y marzo (Anexo 7), los sólidos disueltos totales fueron más bajos en el mes de octubre ($\bar{X}= 67.66 \text{ ppm} \pm 6.408$) y alcanzaron sus concentraciones más altas en el mes de febrero (Anexo 7). Las variables cuya distribución de datos fue inversa a la densidad de *P. matudai*, fueron la temperatura ambiente; ésta comenzó a descender gradualmente a partir de octubre y en enero llegó a su punto más bajo ($\bar{X}= 17.70 \text{ }^\circ\text{C} \pm 3.602$), las lluvias comenzaron a disminuir de octubre a marzo; siendo marzo el mes más seco con una precipitación promedio de $\bar{X}= 0.0225 \text{ mm}$, la temperatura del agua fue más baja en noviembre ($\bar{X}= 17.2 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.1$; Anexo 7).

Las densidades de *P. euthysanota* fueron mayores en octubre (24.4 larvas/m²) y en febrero (36 larvas/m²). En noviembre y enero se registró un descenso en las abundancias, coincidiendo con la temperatura ambiental más baja ($\bar{X}= 17.70 \text{ }^\circ\text{C} \pm 3.602$), pero a su vez, las abundancias más altas de larvas de esta especie coincidieron en febrero donde los TDS reportaron su valor más alto.

7.3 INFLUENCIA DE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT SOBRE LA DENSIDAD DE LAS LARVAS POR SITIO DE MUESTREO Y TIPO DE MICROHÁBITAT.

Arroyo conservado

La aplicación del Análisis de Regresión del Componente Principal o PCR (Principal Component Regression), dio como resultado que seis Componentes Principales (CPs) explicaron el 82.8% de la varianza total (Anexo 8). El primer componente explicó el 24% de la varianza total y corresponde al punto de rocío (0.920) en combinación con la temperatura ambiente (0.895). Por lo tanto, el punto de rocío fue seleccionado para ser usado en el SRA ya que fue la variable con el coeficiente de correlación más alto.

El segundo CP explicó el 20.9% de la varianza total y está representado por los sólidos disueltos totales (0.941). El tercer CP expresa el 15.7% de la varianza total y se correlaciona con la profundidad de la piscina (0.896), mientras el cuarto CP estuvo correlacionado con el ancho de los rápidos (0.822), el quinto presentó una correlación directa con la velocidad del viento (0.858) y el sexto con la cantidad de lluvias (0.938; Anexo 8). El análisis de SRA indicó que el ancho de los rápidos ($r^2= 0.383$, $p= 0.011$) y el punto de rocío ($r^2= 0.383$, $p= 0.048$) fueron las variables con un efecto significativo sobre la abundancia relativa general de larvas (Cuadro 2), ambas presentaron una correlación positiva (Figura 6); de acuerdo con los coeficientes de regresión estandarizados (*Beta*), el ancho de los rápidos fue la variable más importante relacionada a la abundancia general de larvas (Cuadro 2), esta variable tuvo un efecto significativo sobre la densidad relativa general de *P. matudai* ($r^2= 0.230$, $p= 0.028$; Figura 7). Mientras que para *P. euthysanota* la prueba de SRA indicó que ninguna variable fue significativa.

Por su parte, en el microhábitat piscina la abundancia de larvas estuvo relacionada de forma significativa y positiva con los sólidos disueltos totales (TDS_0.7) ($r^2= 0.465$, $p= 0.016$) y de forma negativa por el ancho de los rápidos ($r^2= 0.465$, $p= 0.024$), el coeficiente de regresión estandarizado (*Beta*) indicó que los TDS_0.7 fue la

variable con mayor importancia predictora para la abundancia de larvas en las piscinas (Cuadro 3). El SRA no indicó variables relacionadas de manera significativa con la abundancia de larvas en el microhábitat rápido, tampoco el coeficiente de correlación señaló alguna asociación entre las variables y la abundancia de larvas en el microhábitat rápidos.

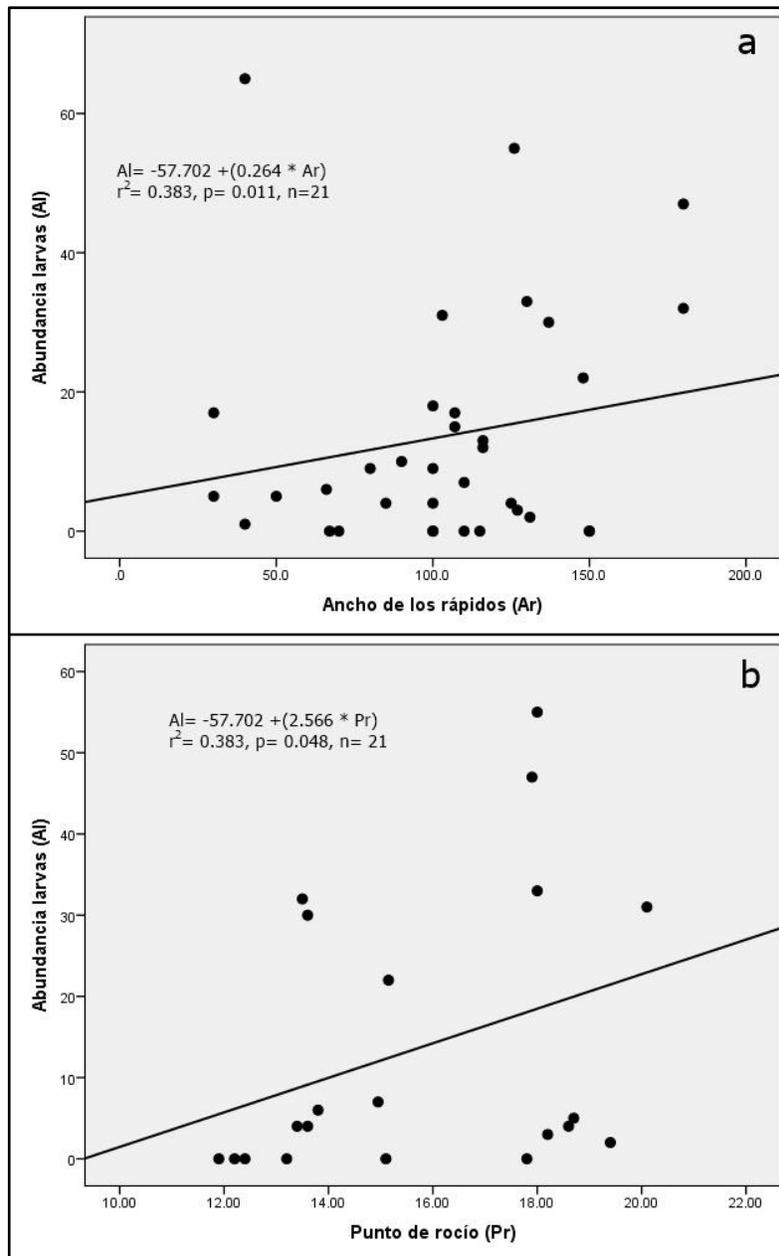


Figura 6. a. Relación entre la abundancia general de larvas con el ancho de los rápidos. b. Relación entre la abundancia de larvas con el punto de rocío en el arroyo conservado.

Cuadro 2. Resultado del SRA, tomando en cuenta como variable dependiente a la abundancia general de larvas en el ambiente conservado.

Modelo		Coeficientes*				Colinealidad VIF
		Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	Sig.	
		B	Error estándar	Beta		
1	R cuadrado: 0.228					
	(Constante)	-14.643	12.389		0.252	
	Ancho rápido	0.239	0.101	0.477	0.029	1.000
2	R cuadrado: 0.383					
	(Constante)	-57.702	23.258		0.023	
	Ancho rápido	0.264	0.094	0.527	0.011	1.016
	Punto de rocío	2.556	1.204	0.396	0.048	1.016

*. Variable dependiente: abundancia general de larvas

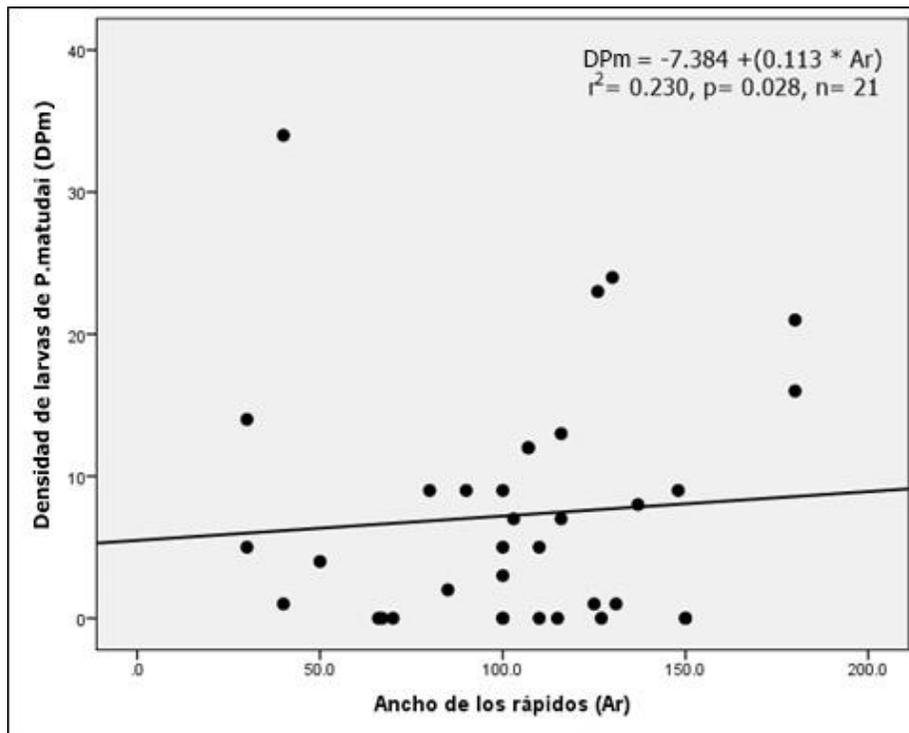


Figura 7. Relación entre la densidad general de larvas de *Plectrohyla matudai* y el ancho de los rápidos en el arroyo conservado.

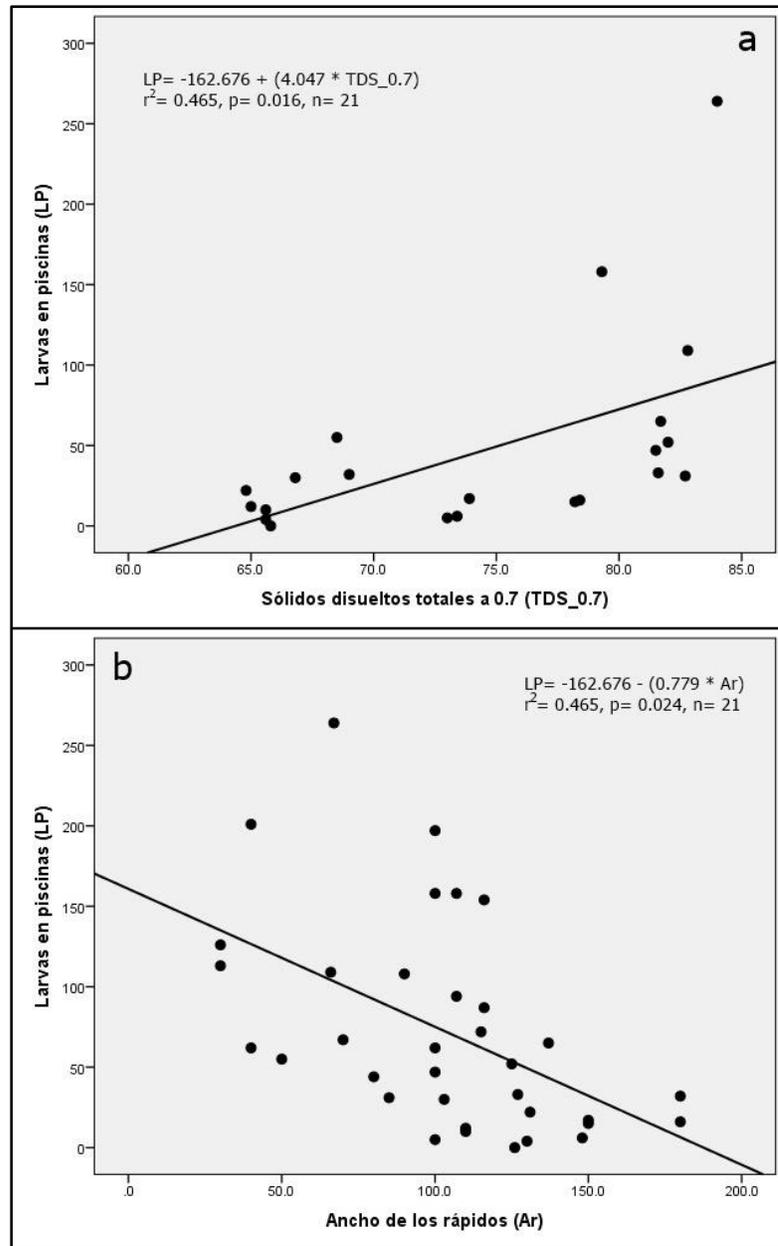


Figura 8. a. Relación entre la abundancia general de larvas en el microhábitat piscinas con los TDS_0.7. b. Relación entre la abundancia de larvas en el microhábitat piscinas con el ancho de los rápidos en el arroyo conservado.

Cuadro 3. Resultado del SRA, tomando en cuenta como variable dependiente la abundancia general de larvas en el microhábitat piscina, en el ambiente conservado.

Modelo		Coeficientes*				
		Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	Sig.	Colinealidad
		B	Error estándar	Beta		VIF
1	R cuadrado: 0.284					
	(Constante)	-298.489	126.301		0.029	
	Sólidos disueltos totales a 0.7 ppm	4.638	1.689	0.533	0.013	1.000
2	R cuadrado: 0.465					
	(Constante)	-162.676	125.048		0.210	
	Sólidos disueltos totales a 0.7 ppm	4.047	1.520	0.465	0.016	1.026
	Ancho de los rápidos	-0.779	0.316	-0.430	0.024	1.026

*. Variable dependiente: abundancia larvas en piscinas.

Arroyo perturbado

Seis fueron los CPs resultado del análisis de PCR, los cuales explicaron el 81.1% de la varianza total (Anexo 9). El primer componente explicó la mayor varianza con un 25.2% y se correlacionó directamente con la temperatura del ambiente (0.950), el segundo componente representó el 18.5% de la varianza total y estuvo fuertemente correlacionado con los sólidos disueltos totales. El tercer CP con el 12.9% de la varianza se correlacionó en forma directamente proporcional con el ancho de los rápidos (0.789), mientras que el cuarto CP estuvo correlacionado con la presión barométrica (0.779), el quinto presentó una correlación directa con la velocidad del viento (0.896) y el sexto con la cantidad de lluvias (0.954; Anexo 9).

El análisis de SRA indicó que ninguna de las variables estudiadas tuvo efectos significativos en la abundancia general de larvas en el arroyo perturbado, mismos resultados se obtuvieron con la densidad de larvas de *P. matudai* y *P. euthysanota* en forma separada. Sin embargo, la abundancia de larvas en el microhábitat rápido estuvo significativamente relacionada con la variable cantidad de lluvias ($r^2= 0.710$, $p= 0.001$), tendiendo a incrementarse conforme las lluvias aumentan (Cuadro 4; Figura 9), el coeficiente de correlación demostró una baja asociación, pero significativa, con el ancho de los rápidos ($r = 0.410$, $p = 0.032$). Por su parte, el análisis de SRA señaló que ninguna variable afectó de manera significativa la abundancia de larvas en el microhábitat piscina.

Cuadro 4. Resultado del SRA, tomando en cuenta como variable dependiente la abundancia general de larvas en el microhábitat rápido, en el ambiente perturbado.

Modelo		Coeficientes*				Colinealidad
		Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	Sig.	
		B	Error estándar	Beta		
1	R cuadrado: 0.710					
	(Constante)	-4.430	3.733		0.250	
	Lluvias	1.440	0.211	0.843	0.000	1.000

*. Variable dependiente: Abundancia general de larvas en los rápidos.

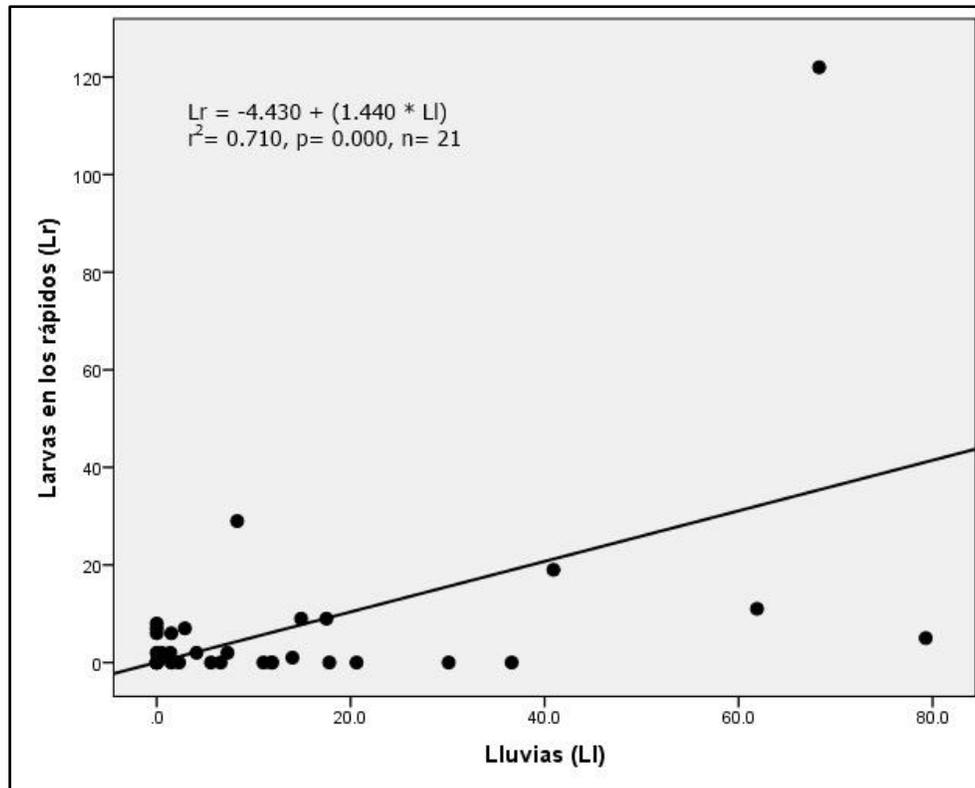


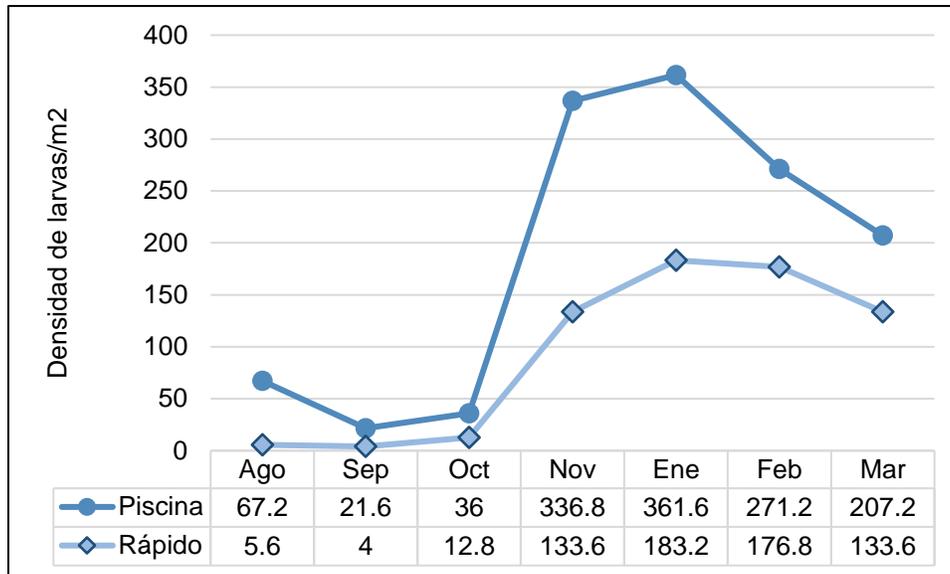
Figura 9. Relación entre la abundancia general de larvas en el microhábitat rápidos del arroyo perturbado con las lluvias.

7.4 USO DEL MICROHÁBITAT

La determinación de la preferencia del microhábitat (piscinas o rápidos) de las larvas de *P. matudai* y *P. euthysanota* se basó en la densidad relativa de cada especie en un determinado microhábitat. En este sentido a lo largo de siete meses de muestreo, se registró un total de 3 219 larvas en las piscinas ($\bar{X}= 229.9 \pm 217.7$) y 1 227 en los rápidos ($\bar{X}= 87.8 \pm 100.6$), el análisis estadístico indicó diferencias significativas entre microhábitats ($U= 1382$, $Z= -4.482$, $p= 0.0001$).

Arroyo conservado

En este hábitat las larvas presentaron una tendencia a usar las piscinas en lugar de los rápidos, en las primeras se obtuvieron un total de 2 528 registros ($\bar{X}= 361.1 \pm 246.3$), mientras que para los rápidos se reportaron 978 ($\bar{X}= 139.7 \pm 117.2$), existiendo diferencias significativas entre ambos microhábitats ($U= 305$, $Z= -3.615$, $p= 0.0001$).

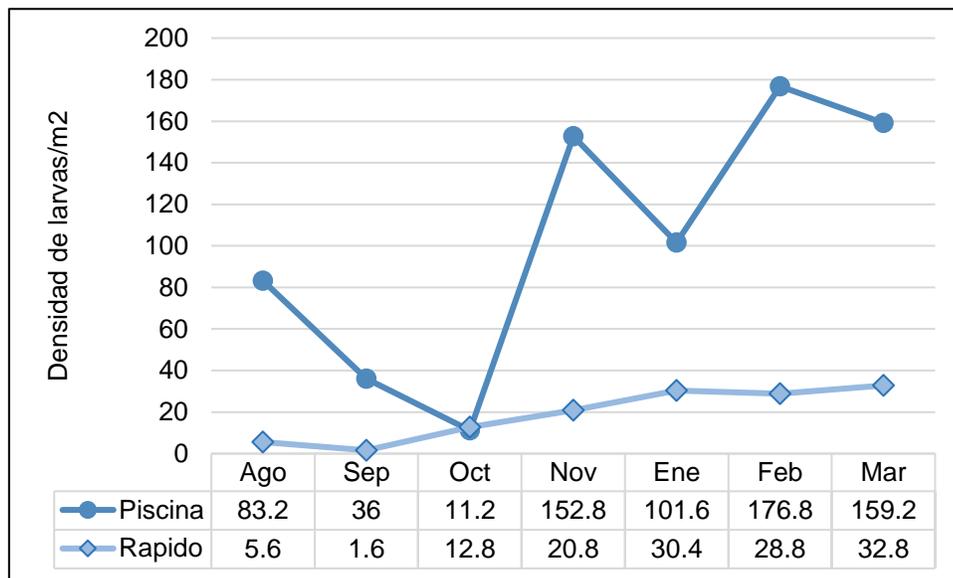


Gráfica 3. Densidad promedio mensual de larvas de *P. matudai* registradas en los microhábitats del arroyo conservado.

La especie *Plectrohyla matudai* reportó una densidad promedio de 185.92 larvas/m² en las piscinas y 92.8 larvas/m² en los rápidos, presentando diferencias significativas ($U= 373$, $Z= -2.818$, $p= 0.005$). En las piscinas, el mes con mayor densidad promedio fue enero con 361.6 larvas/m², mientras que septiembre que fue el mes con menos registros se reportaron 21.6 larvas/m² (Gráfica 3), con diferencias significativas entre los meses de muestreo ($\chi^2= 24.168$, $gl= 6$, $p= 0.001$), las diferencias se presentaron entre el mes de septiembre (mes con menor densidad) con noviembre ($P= 0.034$), enero ($P= 0.020$) y febrero ($P= 0.040$) (meses con mayor densidad). En los rápidos, la mayor densidad promedio de larvas de *P. matudai* fue en el mes de enero con 183.2 larvas/m², y el de menor número fue septiembre con 4 larvas/m² (Gráfica 3), la prueba estadística indicó diferencias significativas entre los meses de muestreo ($\chi^2= 21.676$, $gl= 6$, $p= 0.001$), dichas diferencias se encontraron entre el mes de septiembre y enero ($P= 0.034$).

En *P. euthysanota* se presentaron diferencias significativas entre las densidades promedio de las piscinas y los rápidos ($U= 206.5$, $Z= -4.797$, $p= 0.001$). En el microhábitat piscinas, el mes con mayor densidad promedio fue febrero con 176.8 larvas/m², y el menor fue octubre con 11.2 larvas/m² (Gráfica 4), presentando diferencias significativas ($\chi^2= 16.102$, $gl= 6$, $p= 0.013$) entre el mes de octubre y febrero

($p= 0.024$). En los rápidos, la mayor densidad promedio se registró en marzo con 32.8 larvas/m² y en septiembre la menor densidad con 1.6 larvas/m², sin embargo, no hubo diferencias significativas entre los meses de muestreo ($\chi^2= 8.560$, $g= 6$, $p= 0.200$).



Gráfica 4. Densidad promedio mensual de larvas de *P. euthysanota* registradas en los microhábitats del arroyo conservado.

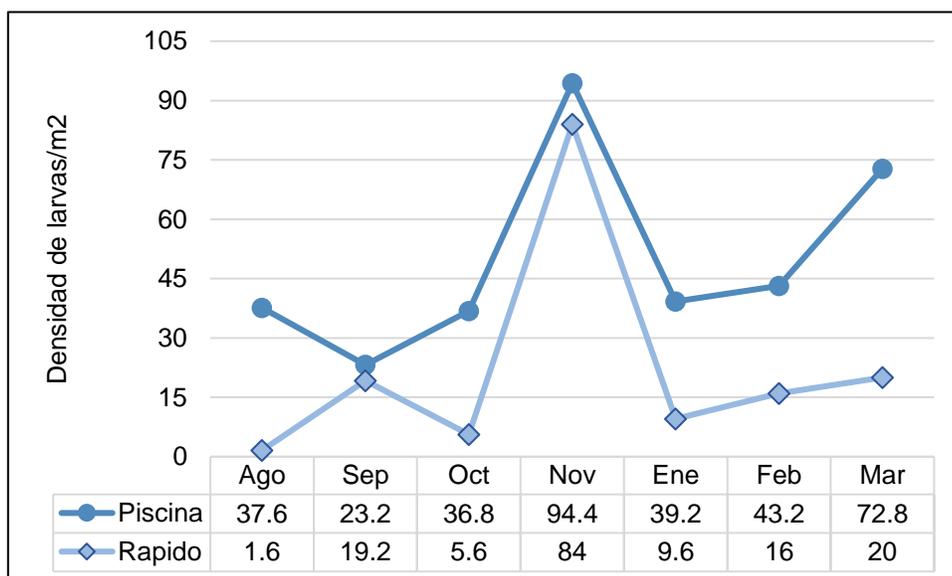
Los depredadores potenciales se observaron en enero, febrero y marzo, siendo el microhábitat rápido donde se detectó una mayor riqueza y abundancia; se registraron tres órdenes, *Megaloptera*, *Odonata* y *Hemiptera*, el más abundante fue *Odonata* con 13 náyades, *Hemiptera* con dos individuos pertenecientes a la familia *Naucoridae*, por último, *Megaloptera* fue el orden con solamente un ejemplar registrado. Febrero fue el mes con más registros de individuos (ocho náyades de *Odonata* y un adulto de la familia *Naucoridae* (*Hemiptera*)), le siguió marzo (una ninfa de *Megaloptera*, cuatro náyades de *Odonata* y un ejemplar de *Naucoridae* [*Hemiptera*]), finalmente en enero solo se registró una náyade de *Odonata*.

En las piscinas, se registraron dos órdenes de depredadores potenciales, *Odonata* (siete ejemplares) y *Megaloptera* (un ejemplar), enero fue el mes con más registros; contabilizando cuatro náyades de *Odonata* y una ninfa de *Megaloptera*, en febrero no se obtuvieron registros y en marzo se observaron tres náyades de *Odonata*.

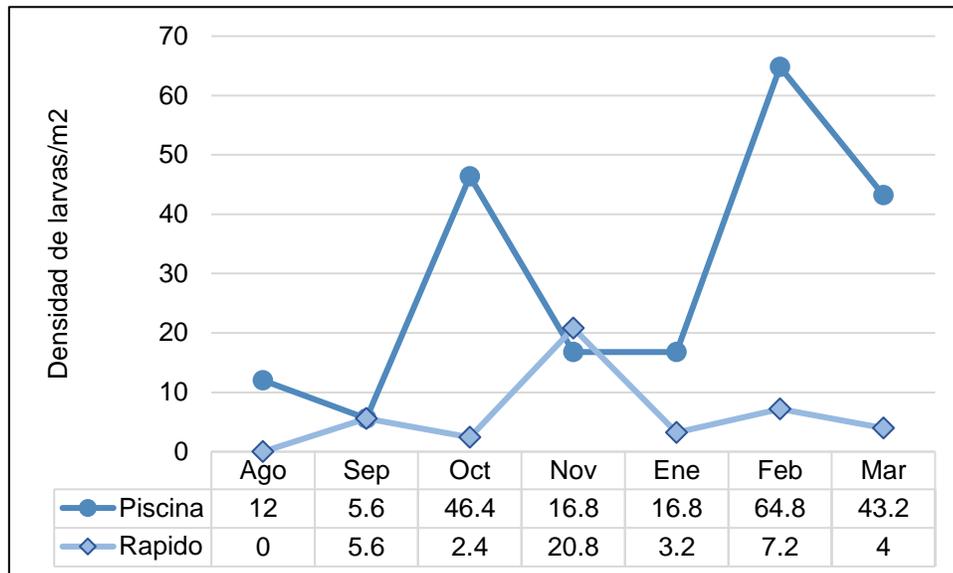
Arroyo perturbado

Las larvas registradas en este sitio mostraron una tendencia a usar con mayor frecuencia las piscinas en lugar de los rápidos, en las piscinas se contabilizaron un total de 691 larvas ($\bar{X}= 98.7 \pm 43.2$) y en los rápidos se reportaron 249 ($\bar{X}= 35.5 \pm 43.5$) individuos, presentando diferencias significativas en la frecuencia de larvas entre los microhábitats ($U= 338.5$, $Z= -3.297$, $P= 0.001$).

Las densidades relativas de larvas de la rana *Plectrohyla matudai* presentaron diferencias entre microhábitats ($U= 347$, $Z= -3.195$, $p= 0.001$) con una densidad promedio de 49.6 larvas/m² en las piscinas y de 22.28 larvas/m² en los rápidos. En las piscinas, el mayor promedio de larvas fue registrado en el mes de noviembre con 94.4 larvas/m² y el de menor número fue septiembre con 23.2 larvas/m² (Gráfica 5), sin embargo, las abundancias no fueron significativamente diferentes entre los distintos meses del año ($\chi^2= 5.746$, $g/= 6$, $P= 0.452$). En los rápidos la densidad de *P. matudai* fue alta en el mes de noviembre (84 larvas/m²) y agosto fue el mes con menor densidad (1.6 larvas/m²; Gráfica 5), el estadístico de Kruskal-Wallis indicó que no existen diferencias significativas entre los meses de muestreo ($\chi^2= 3.989$, $g/= 6$, $p= 0.678$).



Gráfica 5. Densidad promedio mensual de larvas de *P. matudai* registradas en los microhábitats del arroyo perturbado.



Gráfica 6. Densidad promedio mensual de larvas de *P. euthysanota* registradas en los microhábitats del arroyo perturbado.

Ptychohyala euthysanota, tuvo una densidad promedio de 29.36 larvas/m² en las piscinas y 6.16 larvas/m² en los rápidos, presentando diferencias significativas ($U=325.5$, $Z= -3.684$, $p= 0.000$) entre ambos microhábitats. En las piscinas, la mayor densidad relativa fue en el mes de febrero con 64.8 larvas/m², mientras que la menor fue durante septiembre con 5.6 larvas/m² (Gráfica 6), sin embargo, las densidades entre los meses de muestreo no presentaron diferencias significativas ($\chi^2= 6.006$, $gl= 6$, $p= 0.423$). En los rápidos, *P. euthysanota* fue más abundante en noviembre con 20.8 larvas/m², mientras que en agosto no se registraron larvas (Gráfica 6), a pesar de la diferencia de abundancias relativas a lo largo de los meses de muestreo, no existieron diferencias entre ellos ($\chi^2= 2.628$, $gl= 6$, $P= 0.854$).

En cuanto a la presencia de depredadores, en el arroyo perturbado se registraron cuatro órdenes, *Odonata*, *Megaloptera*, *Coleoptera* y *Hemiptera*. Las piscinas fueron los microhábitats con mayor riqueza y abundancia de depredadores, las náyades de libélulas (*Odonata*) fueron las más abundantes con 26 individuos observados, seguido de *Megaloptera* con siete ejemplares, *Hydrophilidae* (*Coleoptera*) y *Belostomatidae* (*Hemiptera*) con tres individuos cada uno. Los meses con mayor cantidad de registros fueron enero, febrero y marzo siendo el último mes donde se observó a los cuatro órdenes; en agosto, octubre y noviembre no se registró a ningún

depredador. En los rápidos, se contabilizaron dos órdenes, *Odonata* y *Megaloptera*, el primero con 10 individuos y el segundo con cinco, septiembre fue el mes con mayor frecuencia de registros, mientras que en agosto, octubre, noviembre y enero no se registraron depredadores potenciales. En febrero se contabilizaron dos náyades de *Odonata* y una ninfa de *Megaloptera*, mientras que en marzo únicamente se registró a una ninfa de *Megaloptera*.

VIII.- DISCUSIÓN

8.1 ABUNDANCIA Y DENSIDAD DE LARVAS

En total se registraron 4 446 larvas ($\bar{X}= 635.14 \pm 409.09$): *Plectrohyla matudai* con 3 068 registros ($\bar{X}= 438.28 \pm 316.00$) y *Ptychohyla euthysanota* con 1 378 ($\bar{X}= 196.85 \pm 109.70$) observaciones, mientras que las densidades promedio fueron de 17.76 larvas/m² la mínima (*P. euthysanota*) y 139.3 larvas/m² la máxima (*P. matudai*). Al comparar estos valores con el estudio de Anza (2005), en las montañas del norte del estado de Chiapas, difieren ampliamente, Anza (2005) registra durante el mismo periodo de tiempo (aunque en distintos años) tan solo 1 770 larvas; 1 532 corresponden a la especie *Plectrohyla ixil* y 238 a *Ptychohyla macrotympnum*, con densidades de 1 larva/m² a 35.7 larvas/m². Asimismo, los registros obtenidos en nuestro estudio son superiores, a los reportados por López (2013) en arroyos permanentes de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, ella reporta únicamente 522 larvas, 458 corresponden a la especie *Plectrohyla sagorum* y 64 a *Ptychohyla euthysanota* con densidades que van de un máximo de 38 larvas/m² a un mínimo de 1 larva/m².

Estas diferencias se podrían explicar, en parte, por el tipo de método utilizado para la captura de larvas. Anza (2005), utilizó un cuadro de 1 m² elaborado de malla, con el que hizo presión sobre el sustrato cuantificando el número de larvas capturadas, López (2013) realizó redadas por un espacio de cinco minutos utilizando una red tipo “D” (como las de acuario), a lo largo de un transecto de 400 m. De acuerdo con Shaffer *et al.* (1994), la mayoría de las larvas son de medianos a buenos nadadores y pueden

escapar de una red (como las de tipo “D”) que se desplaza lentamente. Skelly y Richardson (2009), mencionan que las larvas comúnmente escapan ocultándose en el fondo, lo que hace que aquellas personas con poca práctica en el uso de redes colecten una gran cantidad de sustrato cuando realizan los muestreos. La vegetación y/o fondos de superficie irregular (como la de los arroyos) hacen difícil cualquier muestreo, las redadas y los muestreos con marcos rígidos como el utilizado por Anza (2005), pueden ser prácticamente inútiles (Shaffer *et al.*, 1994).

Por otro lado, el método de las bolsas de hojarasca, utilizado en este estudio, busca crear un hábitat artificial representando la acumulación natural de hojas, comúnmente encontradas en el fondo de los arroyos, de este modo los ejemplares quedan capturados dentro de una bolsa que puede ser fácilmente removida y muestreada. Como una primera conclusión, los datos indican que el método utilizado en este estudio parece ser más efectivo que los métodos empleados por Anza (2005) y López (2013) y sería recomendable como una técnica muy efectiva para realizar estudios de densidad y abundancia de larvas de anuros.

Independientemente del método utilizado, se debe tomar en cuenta que la biología reproductiva de las especies, la estructura de la vegetación, los factores históricos y geológicos de las diferentes zonas (López, 2013) pueden tener un papel relevante. Aunque casi todas las abundancias comparadas pertenecen a especies diferentes, todas ellas corresponden a la misma familia (*Hylidae*) y a los mismos géneros (*Plectrohyla* y *Ptychohyla*) compartiendo características muy similares en cuanto al microhábitat donde se desarrollan (Young *et al.*, 2001; Gilliespie *et al.*, 2004), lo anterior no indica necesariamente que las especies estudiadas respondan por igual a las mismas condiciones ambientales, pero probablemente los aspectos climáticos locales en el sitio de estudio (altitud, humedad, temperatura, precipitación), propician las mejores condiciones para el desarrollo de las especies consideradas en este trabajo, permitiendo un mayor éxito reproductivo que en otros lugares.

8.2 ABUNDANCIA DE LARVAS POR SITIO DE MUESTREO

La forma en que los adultos de anuros usan los recursos espacio y tiempo puede variar ampliamente de acuerdo con una serie de factores bióticos (depredación, competencia intra o interespecífica), abióticos (distribución de las lluvias, humedad del aire, temperatura, forma y tamaño del microhábitat; Van Sluys *et al.*, 2006; Almeida-Gomes *et al.*, 2007; Fatorelli *et al.*, 2010) y características intrínsecas de las especies, como es su etología, comportamiento reproductivo o dependencia a ciertos factores ambientales, como consecuencia, la abundancia y densidad de larvas, así como, el uso de las dimensiones espacio y tiempo están asociados a factores que afectan la abundancia de los adultos y a su comportamiento reproductivo.

En este sentido y a partir de los resultados estadísticos obtenidos, fue posible determinar que las abundancias de los adultos y su actividad reproductiva guardan una estrecha relación con las características del macrohábitat y microhábitat de cada lugar. Un ejemplo de ello es la temperatura ambiental y humedad relativa, las cuales fueron variables que discreparon entre los sitios de muestreo; en el arroyo conservado la temperatura promedio del ambiente fue más baja ($\bar{X}= 18.1$ °C; Anexo 7) y la humedad fue más alta ($\bar{X}= 93.6\%$), mientras que en el sitio perturbado fue a la inversa ($\bar{X}= 19.5$ °C y $\bar{X}= 86.7\%$ respectivamente; Anexo 7); tales factores, están relacionados con el inicio de las lluvias y ambos son considerados como detonantes de la actividad reproductiva en anuros adultos (Van Sluys *et al.*, 2006; Anza, 2005; Bolom, 2011; López, 2013), de modo que una temperatura ambiente más baja y humedad relativa más alta, podría permitir una mayor abundancia de adultos de ambas especies en el sitio conservado y por ende, de un mayor número de larvas, estableciendo que estos dos factores abióticos influyen en la abundancia y composición de larvas.

Los datos de esta investigación concuerdan con los resultados de otros estudios similares, por ejemplo Eterovick (2003) menciona que los arroyos con más sombra, más fríos y con poca variación diaria en la temperatura, son el hábitat preferido para las especies de hílidos en los arroyos de montaña del sur de Brasil. Anza (2005), señala que la alta densidad de *Plectrohyla ixil* en arroyos de las montañas del norte de

Chiapas, está relacionada con la poca variación diaria de la temperatura y alta humedad relativa; de acuerdo con lo anterior y con los resultados obtenidos en este estudio, el arroyo conservado posee las mejores condiciones ambientales para la actividad reproductiva de adultos de *P. matudai* y *P. euthysanota*, siendo esta una de las razones del porque en este sitio se registró una mayor densidad relativa de larvas que en el arroyo perturbado.

Los hábitats acuáticos (lénticos y lóticos) pueden variar en su estructura (ancho del río, área y profundidad de la charca), características limnológicas (conductividad, oxígeno disuelto, temperatura, pH) e hidropериodo (hábitats efímeros, temporales o permanentes), los cuales a su vez generan diferentes efectos sobre la población larvaria (Peltzer y Lajmanovich, 2004; Both *et al.*, 2009).

Los resultados del análisis de componentes principales (ACP) indican que los factores estructurales y las condiciones químicas del hábitat y microhábitat están influyendo sobre las distintas abundancias de larvas; la temperatura ambiental en relación con el pH fue uno de los factores que separó a un sitio del otro. Por ejemplo, el pH promedio registrado en el arroyo conservado ($\bar{X}= 8.41 \pm 0.17$) se diferenció significativamente del arroyo perturbado ($\bar{X}= 8.32 \pm 0.14$; Anexo 7). Leuven *et al.*, (1986), demostró que valores de pH bajos (< 5) afectan negativamente a las poblaciones de anuros, mediante la reducción del éxito de fertilización y el registro de una alta mortalidad de huevos y embriones, sin embargo, posteriormente Eterovick (2003), concluye que la acidez no influye en la distribución y abundancia de larvas en su sitio de estudio y Gerlanc y Kaufman (2005) indican que un pH de hasta 8.1 solo retrasa la metamorfosis de las larvas de *Pseudacris triseriata* pero no su densidad. Por su parte, López (2013), reporta que los valores de pH en arroyos de la Reserva de la Biosfera El Triunfo van desde 6.95 hasta 7.37 (intervalos normales de calidad del agua) asumiendo que el pH no tiene efecto sobre la abundancia de larvas de *P. sagorum* y *P. euthysanota*. En este estudio los valores de pH registrados asociado a otros factores, al parecer tienen un efecto sobre la abundancia y densidad de larvas.

Un segundo factor que diferenci6 a los sitios de muestreo fueron las condiciones qu6micas del agua; en espec6fico los s6lidos disueltos totales (TDS) y la conductividad el6ctrica. Pocos son los estudios que han evaluado la influencia de estos par6metros limnol6gicos en las poblaciones larvrias, uno de ellos es el de Hecnar y M'Closkey (1996), ellos indicaron que de los diversos factores analizados bajo distintos modelos, el que mejor predijo la abundancia y riqueza de especies de anuros fue el que incluy6 a la conductividad.

Browne y Paszkowski (2009), se6alan que la conductividad y los TDS muestran una relaci6n negativa con la abundancia de anuros. Pascuzzi (2012), se6ala que al exponer salamandras a valores de TDS de 1000 ppm causa significativa p6rdida de peso y actividad locomotora. L6pez (2012), registr6 valores de TDS que van de los 16.62 a 29.53 mg/l y de conductividad el6ctrica desde los 30.1 a 55.10 μ s, concluyendo que estas variables no son un factor causal en la din6mica poblacional de las larvas de anuros. Finalmente, Oliveira y Eterovick (2009), determinaron que la conductividad es la variable m6s importante para explicar la distribuci6n local de larvas en arroyos del sureste de Brasil.

Los valores de TDS (60.4 a 84 ppm) de este estudio indican una baja relaci6n con la abundancia y densidad de larvas. Sin embargo, merece la pena subrayar que el aumento de la concentraci6n de los TDS en conjunto con la conductividad el6ctrica, al parecer tienen un efecto en la abundancia de larvas entre sitios de muestreo (conservado vs perturbado). Lo anterior probablemente se deba a que el arroyo conservado presenta una mayor entrada de materia org6nica (hojas y ramas) a causa de una arquitectura riparia m6s compleja y mayor biomasa vegetal a su alrededor, generando una mayor ca6da de hojarasca dentro de los arroyos, con ello viene una mayor productividad y descomposici6n de materia org6nica (m6s alimento y m6s sitios de refugios para las larvas) y por ende un aumento en los valores de TDS. Por el contrario, el arroyo perturbado, presenta una menor entrada de materia org6nica (hojas y ramas) debido a una estructura vegetal m6s simple (menos 6rboles y menor vegetaci6n riparia) y con cambios dr6sticos a lo largo del a6o por actividades del manejo agr6cola de los cafetales y cultivos de palma camedor que se encuentra a su

alrededor, produciendo cambios en su funcionamiento, menor productividad y descomposición de materia orgánica, reportando valores más bajos de TDS, provocando un desequilibrio microambiental en varias épocas del año.

VARIABLES COMO LA COBERTURA DEL DOSEL Y LA COBERTURA VEGETAL A NIVEL DE SOTOBOSQUE NO FUERON CUANTIFICADAS, SIN EMBARGO, EN ESTE SENTIDO EL SITIO CONSERVADO FUE MÁS DIVERSO Y COMPLEJO, JUGANDO UN PAPEL IMPORTANTE EN LAS DIFERENCIAS ENTRE LA TEMPERATURA AMBIENTAL Y HUMEDAD RELATIVA ENTRE SITIOS. Rico-Guzmán *et al.* (2011) menciona que el sotobosque es un factor clave en la estructura del hábitat ya que proporciona materia orgánica, regula la temperatura, funge como barrera natural contra las variaciones climáticas que se dan fuera del complejo arbóreo, ofreciendo un microclima que favorece el desarrollo de las especies que lo habitan.

Oliveira y Eterovick (2009), indican que la cobertura vegetal, en conjunto con la vegetación del sotobosque, son los posibles factores determinantes de la variación en la temperatura del aire y del agua, influyendo en el establecimiento y distribución de anuros. López (2013) y Anza (2005), por su parte, atribuyen que la abundancia de larvas de dos especies de anuros en arroyos de zonas conservadas de la Reserva de la Biosfera El Triunfo y Montañas del Norte del estado de Chiapas respectivamente, se debe a la mayor cantidad de árboles jóvenes y vegetación arbustiva (sotobosque), así como la existencia de microhábitats disponibles como troncos podridos, presencia de abundante hojarasca en descomposición dentro del agua y en la superficie del suelo, lo que favorece la disponibilidad de microhábitats, sitios de refugio y de alimentación para las larvas.

En este estudio se demostró que el arroyo conservado presenta gran parte de las características mencionadas en los párrafos anteriores, ya que posee una mayor complejidad estructural que el arroyo perturbado. El arroyo conservado se localiza en un lugar cuya vegetación predominante es el Bosque mesófilo de montaña y la Selva alta o mediana subperenifolia (Rzedowski, 2006; Miranda y Hernández, 1963) mientras que en un estrato más bajo se presenta vegetación arbustiva con presencia de helechos arborescentes y ejemplares de la familia *Araceae*, así como abundante

hojarasca, ramas y troncos, tanto en su margen como dentro y fuera de su cauce (Anexo 1).

Por el contrario, el arroyo perturbado se caracterizó, por ser un sitio más abierto, con un dosel irregular y discontinuo, con claros en diferentes puntos del transecto, rodeado de cultivos de café y palma camedor. Además, los campesinos limpian de “maleza” (estrato herbáceo) el cauce de este arroyo, en varias épocas del año. Adicionalmente, los habitantes del ejido Sierra Morena usan el agua del arroyo perturbado para consumo personal, realizando “mantenimiento” constante; removiendo hojarasca, palos y troncos del interior del arroyo, afectando de esta manera no solo la disponibilidad de microhábitats y sitios de reproducción para los adultos, sino también aumentando la mortalidad de las larvas. Por lo tanto, un sotobosque simplificado y discontinuo afecta la composición del ensamble y abundancia de los anuros y sus larvas, ya sea limitando los sitios de percha para producir sus cantos nupciales y sus sitios de refugio y con ello alterar sus actividades reproductivas.

8.3 INFLUENCIA DE LAS VARIABLES DEL MACRO Y MICROHÁBITAT SOBRE LA DENSIDAD DE LARVAS.

Aunque se registraron larvas de ambas especies a lo largo de todo el muestreo, éstas estaban únicamente en la fase de renacuajo (estadios 25-41), sin embargo, en observaciones ocasionales, durante los meses de mayo y junio de 2016 y 2017 (fuera de los meses de muestreo), se identificaron larvas de ambas especies en la fase de metamorfo (estadios 42-46), mismos que ya presentaban extremidades posteriores, incluso se observaron juveniles en proceso de absorción de la cola, los cuales estaban posados sobre el sustrato a la orilla del arroyo o bien sobre las hojas y ramas. Anza (2005) y López (2013) también reportan con mayor frecuencia larvas a lo largo de todo su estudio en estado de renacuajos y pocos individuos metamorfos y juveniles durante los meses de mayo y junio.

La mayor frecuencia de larvas en la fase de renacuajo (estadios 25-41) podría deberse en gran parte al hidroperiodo de los cuerpos de agua; tal como afirman Alford (1999) y Patterson y McLachlan (1989), señalando que en hábitats ribereños permanentes, las larvas tienen periodos de desarrollo relativamente largos adquiriendo grandes tamaños de cuerpos, debido a que la estabilidad del nivel del agua deja de ser un estrés ecológico y permiten que los recursos energéticos sean invertidos en su crecimiento. Por lo contrario, el riesgo de muerte por desecación en larvas es relativamente alto en arroyos poco estables o temporales (Heyer *et al.*, 1975; Fatorelli y Rocha, 2008), de modo que invierten más energía en la alimentación con la finalidad de acelerar su proceso de metamorfosis. En este caso, los arroyos estudiados tuvieron una corriente y flujo de agua permanente a lo largo de todo el año, siendo hábitats muy estables para las larvas. Asimismo, la presencia de larvas durante todo el ciclo anual está relacionado con una actividad reproductiva prolongada de las especies; ranas de los géneros *Plectrohyla* y *Ptychohyla* son de reproducción prolongada y continua durante todo el año según lo afirma Duellman, 2001. Anza (2005) y López (2013), registran el mismo patrón en otros arroyos de Chiapas.

Además, de acuerdo con Anza (2005), temperaturas bajas del agua reducen la actividad de las larvas, ocasionando que los estadios larvarios sean más prolongados. Igualmente, Anderson *et al.* (2001) y Hawley (2010), señalan que en arroyos con temperaturas menores a 20 °C el crecimiento de las larvas es más lento alcanzando la metamorfosis en mayor tiempo que aquellas que se desarrollan en temperaturas mayores a 25 °C. Los arroyos estudiados presentaron una temperatura media menor a 20 °C (\bar{X} = 18.1 °C en el conservado y \bar{X} = 19.5 °C en el perturbado; Anexo 7), concluyendo que la baja temperatura del agua junto con el hidroperiodo son factores que influyen en el desarrollo de las larvas, retrasando el tiempo para alcanzar la metamorfosis.

Por otra parte, en el sitio conservado se presentaron dos fases en la abundancia relativa de larvas de ambas especies, una de pocos registros (agosto a octubre – época de lluvias) y una fase prolongada (cinco meses) de abundantes larvas (noviembre a marzo – época de secas); en cambio, en el sitio perturbado, solo durante

el mes de noviembre se reportó un alto número de larvas. Lo anterior probablemente se deba a que el arroyo conservado tiene una dinámica uniforme de condiciones ambientales, en cambio en el sitio perturbado, la estructura y dinámica ambiental está bajo la influencia antropogénica, actividad que modifica drásticamente sus condiciones macro y micro ambientales (como se ha explicado ya en párrafos anteriores) generando inestabilidad en la cantidad de materia orgánica que ingresa al arroyo e indirectamente modifica la cantidad de alimento disponible y sitios de refugio para el desarrollo de larvas.

Los patrones mensuales de densidad observados en este estudio, difieren parcialmente con los de Anza (2005), este autor registró las mayores densidades de larvas de *Plectrohyla ixil* en las temporadas de secas (a partir de noviembre), mientras que las mayores densidades de *Ptychohyla macrotympanum* fueron observadas en la temporada lluviosa (junio-julio), de acuerdo con el autor, la presencia de *P. ixil* durante la temporada de secas se debe a que esta especie aprovecha las pozas que se forman después de la temporada de lluvias, mientras que *P. macrotympanum* fue registrada en zonas de corriente con agua poco profunda, asumiendo que la mayor cantidad de hileras de dentículos presente en la estructura oral de esta especie, le permiten sujetarse al sustrato y ocupar estos espacios sin ser arrastradas por la corriente. Nuestros datos se asemejan más a los reportados por López (2013), quien señala que la mayor abundancia de larvas de *Ptychohyla euthysanota* y *Plectrohyla sagorum* fue a finales del mes de octubre, debido a una mayor disponibilidad de alimento, menor flujo de la corriente y la formación y disponibilidad de sitios de refugio (pozas).

En este sentido, Vasconcelos *et al.* (2011), menciona que las características del hábitat influyen de manera diferente en los ensambles de anfibios, apuntando que estas características dependen del área geográfica. Es decir, una variable ambiental puede influir de distinta manera en los patrones de abundancia de las larvas dependiendo de la zona geográfica, explicando en parte, la diferencia de los patrones en las densidades de la comunidad de larvas de las montañas del norte de Chiapas (Anza, 2005) versus la comunidad de larvas de los arroyos de la Reserva de la Biosfera La Sepultura.

Los estudios que han reportado una mayor densidad larvaria en los meses más lluviosos (Lajmanovich, 2000; Anza, 2005; Fatorelli *et al.*, 2010; Vasconcelos *et al.*, 2011; Almeida-Gomes *et al.*, 2012; López 2013), indican que se deben a dos aspectos: el primero, tiene que ver con la temperatura en combinación con las lluvias, siendo los principales factores que disparan la actividad reproductiva de los adultos, el segundo, hace referencia a la etapa de desarrollo de las larvas, ya que pertenecen a estadios tempranos (estadios 21-24) indicando que la actividad reproductiva de los adultos se inicia antes o en las primeras semanas de la época lluviosa.

Anza (2005), menciona que la temperatura y humedad relativa están relacionados con la mayor densidad de adultos de *P. ixil* y *P. macrotympanum*, indicando que se presentó durante la temporada lluviosa (junio-septiembre) mientras que López (2013), encontró que la mayor abundancia de adultos de *P. sagorum* y *P. euthysanota* se dio en octubre, cuando la humedad relativa es mayor. También, Bolom-Huet (2019) observó individuos de *P. matudai* y *P. euthysanota* en amplexo y/o vocalizando mientras las lluvias estuvieron presentes (septiembre y octubre).

Mientras tanto, algunos de los factores que estuvieron relacionados con una mayor densidad relativa de larvas en la época de secas, fueron la velocidad del viento y los Sólidos Disueltos Totales (TDS). La velocidad del viento no es un variable que a menudo se considere como uno de los posibles factores que intervengan en la dinámica larvaria, sin embargo, fuertes vientos provocan mayor caída de hojas y ramas, aumentando la cantidad de materia orgánica en los arroyos. En estricto sentido, los TDS son la suma de los minerales, sales, metales, cationes y aniones disueltos en el agua, la salinidad y conductividad eléctrica son propiedades comúnmente utilizadas para estimar los TDS (Allan y Castillo, 2007).

Los TDS provienen de fuentes orgánicas como hojas, sedimentos, plancton y desechos (Allan y Castillo, 2007), los cuales están presentes en los arroyos bajo distintas circunstancias, por ejemplo, en algunas regiones, durante la temporada invernal (diciembre a marzo) se registran masas de aire polar o “nortes” que soplan violentamente durante varios días (Sánchez-Santillán *et al.*, 2006; Allan y Castillo, 2007). En la zona de estudio, es común que en los meses más fríos (noviembre y

diciembre) se presente el fenómeno de “nortes”, provocando una mayor entrada de materia orgánica (hojas, ramas y troncos) a los cuerpos de agua, estas fuentes de ingreso son conocidas como fuentes alóctonas (Allan y Castillo, 2007) y son claves para las redes tróficas de la fauna de los arroyos.

Los resultados coinciden con lo reportado por Wilbur (1987), quién encontró que la conductividad eléctrica en charcas está asociada con una mayor cantidad de larvas, además está relacionada con el crecimiento de fitoplancton el cual es un recurso alimenticio. Asimismo, Both *et al.* (2009) encontró que la conductividad del agua estuvo positivamente relacionada con una mayor abundancia de larvas, López (2013), observó que cuando los valores de conductividad y TDS aumentan también lo hace la abundancia de larvas de *P. sagorum* y *P. euthysanota* y Ahuatzin (2015) reportó que la salinidad fue el parámetro relacionado con un aumento en la densidad de renacuajos.

Otras características de la estructura del hábitat, como son el tamaño, profundidad, flujo y volumen del agua, tienen distintos efectos sobre el comportamiento de la comunidad larvaria. El ancho de los rápidos fue una variable estructural relacionada con la abundancia de larvas en el arroyo conservado ($r^2= 0.465$, $p= 0.024$; Figura 8b). En ambientes riparios la mayoría de los procesos físicos, químicos y biológicos se llevan a cabo durante la temporada de lluvias, durante esta época se dan cambios geomorfológicos locales importantes, ya que, al incrementar las precipitaciones los arroyos tienden a ser más anchos, creando pozas temporales e incrementando el flujo de la corriente, arrastrando con ello la materia orgánica y acumulándola en las piscinas (Ahuatzin, 2015). Igualmente, un aumento en el flujo y volumen del agua, provoca que las larvas sean arrastradas hacia las pozas o a regiones de los arroyos con mayor profundidad, sitios donde se acumula la materia orgánica que es el principal alimento de las larvas.

En este estudio el valor promedio de profundidad del microhábitat piscina fue de $\bar{X}= 30.2$ cm (± 9.74) en el sitio perturbado y de $\bar{X}=28.2$ (± 4.34) en el conservado, valores muy similares a los reportados en otros estudios, por ejemplo, Canseco-Márquez *et al.* (2003) y Rico *et al.* (2004) mencionan que las larvas de *Exerodonta xera* fueron vistas en piscinas de arroyos a una profundidad de 10 a 40 cm y que el tamaño de los arroyos (ancho y profundidad) influye en la distribución de larvas de *Scinax trapicheiroi*, ya que la mayor abundancia de larvas se da en las pozas donde la corriente se encuentra ausente y la profundidad fluctúa entre los 10 a 30 cm. Lemos-Espinal *et al.* (2016), menciona que los sitios anchos ($\bar{X}= 105.3$ cm) y profundos ($\bar{X}= 45.7$ cm), parecen ser los más adecuados para la presencia de larvas de *Dryophytes plicatus*.

En el sitio perturbado, el análisis de SRA indicó a la variable precipitación como la única predictora de la abundancia de larvas en el microhábitat rápido, ninguna otra variable estuvo correlacionada. Estos resultados difieren drásticamente con los obtenidos en el arroyo conservado, lo anterior se puede explicar por las constantes alteraciones de hábitat que tiene el arroyo perturbado; aparte de la poda del dosel, del estrato herbáceo y de la limpia del arroyo (eliminando hojarasca, palos y ramas) con las consecuencias explicadas anteriormente. En el mes de enero de 2017, comenzaron la construcción de una minirepresa en los últimos 30 m del transecto de muestreo (Anexo 4), modificando por completo la geomorfología en esta parte del arroyo y afectando por lo menos cuatro puntos de muestreo (microhábitats): un rápido y una piscina se vieron afectados por la escasez de agua, pues el flujo fue casi nulo, y una piscina y un rápido desaparecieron al formarse una poza de aproximadamente 8 x 6 m con una profundidad de $\bar{X}=1.60$ m (Anexo 5).

Como explican Martínez *et al.* (2012) y Wu *et al.* (2010), la construcción de pequeñas presas produce un efecto negativo en la calidad y estructura del hábitat de pequeños y medianos arroyos, convirtiendo sus corrientes poco profundas en embalses de aguas estancadas, uniformes y de considerable profundidad, además, cambia el flujo, la calidad, cantidad y uso del agua, así como la composición de los organismos microbióticos, además de acelerar la sedimentación y la descomposición

masiva de materia orgánica, agotando los niveles de oxígeno, dando como resultado la modificación de la dinámica poblacional de las especies ahí presentes, beneficiando a las más tolerantes y/o de hábitos generalistas (Boyle y Samson, 1985), o repercutiendo en el comportamiento alimenticio, la actividad y el éxito reproductivo, la selección de hábitat y a largo plazo en su distribución espacio-temporal (Kight y Skagen, 1989).

8.4 USO DEL MICROHÁBITAT

Muchos son los factores físicos (ancho y profundidad, distancia a la orilla, tipo de sustrato, velocidad del flujo de agua) y biológicos (presencia y distribución de la vegetación, otras larvas o depredadores) que influyen en la distribución espacial y temporal de las larvas entre los microhábitats acuáticos. Las condiciones del hábitat físico son de importancia crítica en ecosistemas lóticos (arroyos), y pueden cambiar más fácil y rápidamente que en los otros ecosistemas acuáticos (Power *et al.*, 1988, Hoff *et al.*, 1999).

La sedimentación es un resultado común de muchas actividades del manejo de suelos, incluyendo la construcción de caminos, el pastoreo, la agricultura o bien a causa de las condiciones geológicas naturales (Welsh y Ollivier, 1998), lo anterior determinará un drenaje más rápido (sustratos arenosos) o más lento (sustratos arcillosos), cambiando el hidropериодо en los arroyos y en consecuencia afectando la estrategia de desarrollo y la supervivencia de las larvas de anuros que en él habitan (Newman, 1992).

De acuerdo con Allan y Castillo (2007) los arroyos de tierras altas (>1 500 msnm), a menudo presentan sustratos que incluyen rocas y adoquines, mientras que aquellos de tierras más bajas (<1 500 msnm), el lodo y la arena son el sustrato más común. En las zonas de rápidos es probable encontrar una mezcla de grava y adoquines como sustrato, y en las áreas de piscinas, el limo y las arenas finas son los principales componentes. Las características de los arroyos estudiados en esta investigación coinciden con las descripciones de Allan y Castillo (2007), en los rápidos

el sustrato más común fue la arena gruesa, mientras que en las piscinas el tipo de sustrato predominante fue arena fina y limo, con abundante materia orgánica.

El microhábitat de las piscinas fue el más utilizado por larvas de *P. matudai* y *P. euthysanota* tanto en el arroyo conservado como en el perturbado, la preferencia de este microhábitat podría explicarse por la presencia de una amplia variedad de fuentes de alimento y sitios de refugio, tal como señalan Eterovick y Fernandes (2001), ya que en las piscinas la presencia de materia orgánica en descomposición es abundante aportando más alimento y oxígeno disuelto para el desarrollo de las larvas. Anza (2004) y López (2013), también confirman que las mayores densidades de larvas de *Plectrohyla ixil*, *P. sagorum* y *Ptychohyla euthysanota* se presentaron en “pozas” donde existe una abundante cantidad de hojarasca en descomposición y un sustrato arenoso.

Además de las características antes mencionadas, las piscinas presentan poco flujo de agua y una corriente lenta que favorece la acumulación de materia orgánica. En cambio, el microhábitat “rápidos”, además de ser poco profundo, siempre mantuvieron una corriente continua y rápida, arrastrando gran parte de la materia orgánica, así como a las larvas hacia las partes más bajas del arroyo; como consecuencia y para protegerse, las larvas tienden a desplazarse a las áreas con corrientes más débiles, como las piscinas. Eterovick *et al.* (2010), encontró que, en arroyos del sureste de Brasil, los microhábitats con corrientes fuertes fueron poco usados o evitados por las larvas, probablemente debido al riesgo de arrastre accidental a sitios inadecuados y a lesiones cuando las larvas son expuestas a la corriente.

Por otra parte, la estructura del hábitat no siempre es un factor asociado a la distribución de las poblaciones larvarias. Hábitats similares no necesariamente tienen ensambles y procesos bióticos similares, por ejemplo, la depredación puede asumir gran relevancia en la estructuración y distribución de las larvas (Azevedo-Ramos *et al.*, 1999; Hero *et al.*, 1998).

La depredación es una interacción relativamente bien estudiada en larvas tropicales (Gonzales *et al.*, 2011), tanto depredadores vertebrados como invertebrados limitan el periodo de ocurrencia y ocupación de microhábitats (Azevedo-Ramos y Magnusson, 1999). Los hábitats permanentes como los arroyos y algunas charcas presentan un alto nivel de estabilidad, favoreciendo la colonización de depredadores vertebrados, especialmente peces (Hero *et al.*, 1998). Heyer *et al.* (1975), considera que los únicos depredadores capaces de eliminar a todas las especies de larvas son los peces, sin embargo, Gascon (1992) demostró que los depredadores invertebrados, como náyades de libélulas, son comparativamente más efectivos que los peces: las náyades son comunes en charcas temporales, aunque también pueden encontrarse en hábitats permanentes, mientras que los peces son comunes en sistemas lóticos permanentes. Según Shanley y Wemple (2002), y Allan y Castillo (2007) la agregación de hojas y sedimento fino que tiende a asentarse en las aguas de movimiento lento como las piscinas, aportan alimento, hábitat y sitios de refugio a vertebrados; como peces, anfibios y macroinvertebrados, especialmente insectos voladores comúnmente presentes en estadio larval.

En ninguno de los arroyos estudiados se encontraron peces, pero sí náyades de *Odonata*, larvas de *Megaloptera*, *Hemiptera*, *Coleoptera* e *Hydrophilidae*, en total fueron cinco los órdenes registrados, todos depredadores voraces de larvas de anuros (Skelly, 1997; Eterovick *et al.*, 2010), sin embargo, no hubo diferencias en el número de depredadores entre sitios (Anexo 7), ni tampoco entre microhábitats ($U= 2419$, $Z=-0.237$, $P= 0.813$), de acuerdo con los resultados del análisis de PCR (Anexo 8 y 9), la diversidad de depredadores no fue una variable que estuviera correlacionada con la abundancia de larvas. Concluyendo entonces que el factor depredación no influyó en la preferencia, uso de los hábitats ni microhábitats de las larvas. Estos resultados concuerdan con Leite *et al.* (2008) y Eterovick *et al.* (2010) quienes señalan que cuando la diversidad de depredadores es baja, éstos no influyen en la distribución de larvas en el espacio y tiempo. En otras regiones, una mayor diversidad de depredadores invertebrados sí ha influido en la estructura de la comunidad larvaria, por ejemplo, Eterovick y Sazima (2000), Eterovick (2003) y Eterovick y Barata (2006), registraron más de siete grupos diferentes de depredadores invertebrados en arroyos

de Brasil, indicando que la diversidad de larvas disminuye conforme la riqueza de depredadores aumenta.

Otro factor que está asociado a la partición o uso de los hábitats o microhábitats entre larvas es la segregación ecológica, la cual es causada por las distintas interacciones ecológicas e histórica-evolutivas de las especies (Morin, 1983; Alford, 1986). Una de ellas es la llamada “competencia”, son raros los estudios en campo sobre la competencia en larvas de anuros tropicales, existiendo poca evidencia de que esta interacción ecológica sea una de las fuerzas en la organización de las comunidades larvianas (Azevedo-Ramos *et al.*, 1999; Eterovick y Barros, 2003; Eterovick y Barata, 2006). En términos estrictos se dice que la competencia normalmente no ocurre en la naturaleza y que el uso de microhábitats es solo el reflejo de las preferencias especie-específicas de las especies (Heyer, 1976), sin mencionar lo complicado que sería evaluar la competencia en el campo.

En el presente estudio las larvas de *P. matudai* y *P. euthysanota* se encuentran compartiendo principalmente el mismo microhábitat; en este caso se trata de las piscinas que se forman en los arroyos, y en segundo término las zonas de rápidos con corriente fuerte. De acuerdo con los resultados de esta investigación, se considera que la competencia no existe o al menos no está ejerciendo algún efecto sobre la ocupación del espacio, deducimos que otro factor está sirviendo de mediador, el cual está permitiendo que ambas especies coexistan en el mismo microhábitat sin entrar en conflicto, dicho factor sería las adaptaciones morfológicas asociadas a sus hábitos alimenticios ya que presentan una estructura oral larval diferente.

Eterovick *et al.* (2010) menciona que cuando existe solapamiento de nicho, existe algún otro medio que permite el uso de un mismo microhábitat, y que no tiene que ver con la competencia. Si el nicho espacial disponible, es ocupado por un conjunto de especies, se espera que dichas especies compartan los recursos disponibles, ya sea teniendo diferentes preferencias (Streams, 1987.), contrayendo sus nichos (Southerland, 1986) o tolerando el solapamiento del nicho con las especies coexistentes (Pianka, 1973).

Respecto a lo anterior Duellman (1963), menciona que es común que las larvas de *Ptychohyla euthysanota* y *Plectrohyla matudai* se encuentren en los mismos arroyos, en Finca La Paz, Guatemala, observó grandes cantidades de ambas especies, señalando que la “competencia interespecífica” probablemente es alta, a causa de que el hábitat y el suministro de alimento es limitado, finalmente menciona que la “competencia” pudo provocar una segregación entre las larvas, ya que las larvas de *P. euthysanota* fueron observadas en los rápidos, en donde se adhieren a las rocas del fondo de los arroyos, moviéndose lentamente a través de ellas aparentemente alimentándose de la delgada capa de algas, mientras que *P. matudai* abundó en zonas de pozas. Asimismo, Anza (2004), menciona que larvas de *Ptychohyla macrotympanum* (una especie estrechamente emparentada con *P. euthysanota*), fueron registradas en zonas de fuerte corriente, la autora menciona que esto se debe fundamentalmente a que *P. macrotympanum* posee un mayor número de hileras de dentículos (cuatro en la parte superior y seis en la parte inferior, 4/6) permitiéndole un mejor agarre al sustrato y así evitar ser arrastrada por la corriente, a diferencia de *Plectrohyla acanthodes* (2/5) y *Plectrohyla ixil* (2/3) que tienen un menor número de hileras de dentículos y que fueron observadas principalmente en las pozas.

Venesky *et al.* (2010), encontró que un mayor número de dentículos facilita el anclaje en sustratos cubiertos de algas, permitiendo dos principales funciones: sostener la vaina mandibular contra la superficie cubierta de algas y rastrillar material de la superficie, además, las larvas con menos dentículos son más propensas a resbalar a través del sustrato. En el mismo sentido, Altig y Johnston (1989), mencionan que el gremio de larvas sutoriales; como el género *Ptychohyla* (según Altig y McDiarmid, 1999), tienen el borde dentado con puntas redondeadas en la vaina mandibular, lo que les permite alimentarse raspando en posición casi perpendicular al sustrato, extrayendo el perifiton o los protistas epilíticos que crecen en las algas o rocas.

Las especies estudiadas en esta investigación difieren en su estructura bucal, *P. euthysanota* presenta cuatro filas de dentículos anteriores, cinco posteriores (Figura 3A) y una vaina mandibular queratinizada cuyos picos del borde dentado tienen una forma redondeada, indicando que la estructura bucal de *P. euthysanota* está más relacionada con su forma de alimentarse, que para tener un mejor agarre al sustrato cuando se encuentra en zonas con fuerte corriente, Duellman (1963) y Anza (2004), señalan que esta especie casi siempre fue observada adherida a raíces, troncos, superficies de hojas en descomposición y rocas con superficies casi planas en las piscinas de los arroyos, tal como se observó en este estudio.

Por el contrario, *P. matudai* presenta dos hileras de dentículos anteriores y tres posteriores (Figura 2A) y una vaina mandibular con borde dentado en forma de picos y a cada lado de la vaina anterior un grupo de picos fusionados y agrandados (hipertrofiados) dan el aspecto de colmillos. Altig y Johnston (1989), señalan que la presencia de aserraciones puntiagudas en la vaina mandibular, permite a la larva “arar” el material hacia el interior de la boca cuando se encuentra en superficies irregulares, además aserraciones hipertrofiadas pueden penetrar sustratos viscosos o densos más eficientemente que aquellas con un borde aserrado uniformemente, de modo que al remover el detrito orgánico de sustratos limosos o con hojarasca abundantes en las piscinas, obtienen la meiofauna residente, bacterias y fragmentos moleculares para alimentarse.

Con base en lo anterior se concluye que la diferente morfología oral de las larvas de *P. matudai* y *P. euthysanota*, conlleva a un comportamiento alimenticio distinto, sobretodo diferenciando el tipo y tamaño del alimento consumido, dando lugar a la conformación de nichos tróficos diferentes (Rossa-Feres *et al.*, 2004; Echeverría *et al.*, 2007; Souza *et al.*, 2007) y permitiendo su coexistencia en un mismo microhábitat (piscinas). Además, la disponibilidad de alimento en las piscinas parece ser suficiente para satisfacer a ambas especies, con todo y sus altas densidades, especialmente en el arroyo conservado. No obstante, al no existir información concreta sobre los hábitos alimenticios de las larvas de las especies estudiadas, lo anterior solo debe considerarse como una hipótesis deductiva, basada en el uso mutuo de un mismo

espacio o microhábitat y una estructura del aparato oral distinta, por lo que futuros estudios deberán considerar evaluar el contenido intestinal de las larvas, la riqueza y abundancia de alimento disponible, así como profundizar en sus hábitos alimenticios para confirmar o rechazar la suposición mencionada.

IX.- CONCLUSIONES

- La densidad larvaria en el arroyo conservado tiene dos fases, una de baja abundancia en los meses de lluvias (agosto a octubre) y otra de alta abundancia en la época de secas (noviembre a marzo).
- Comparado con el arroyo conservado, la densidad larvaria en el sitio perturbado se mantiene baja la mayor parte del año, debido a los efectos de la actividad antropogénica que modifica de forma constante la estructura del hábitat (dosel y sotobosque), la microgeomorfología del arroyo y cantidad de alimento disponible.
- Menor temperatura y mayor humedad relativa ambiental, así como, una arquitectura riparia más compleja, son las variables que describen una mayor densidad de larvas de *Plectrohyla matudai* y *Ptychohyla euthysanota* en el arroyo conservado.
- Los TDS y el ancho de los rápidos fueron las variables limnológicas y físicas, que se correlacionaron significativamente con la abundancia de larvas en el microhábitat piscina.
- Ambas especies utilizan principalmente el microhábitat “piscina” tanto en arroyos conservados como en los perturbados, presentando un solapamiento espacial entre ambas especies.
- Propiedades como el tipo de sustrato, la ausencia de corriente y la acumulación de materia orgánica, son factores que favorecen el mayor uso de las piscinas por las larvas de ambas especies.
- Las diferencias en la estructura bucal generan hábitos alimenticios distintos y con mucha probabilidad permiten la coexistencia en el mismo espacio y tiempo de las larvas de *P. matudai* y *P. euthysanota*.

X.- PROPUESTAS Y RECOMENDACIONES

- Debido a que las larvas de ambas especies se encuentran coexistiendo al mismo tiempo y en los mismos microhábitats, se recomienda que futuros estudios consideren evaluar el contenido estomacal de las larvas y enfatizar en las características de su comportamiento alimenticio, con el fin de determinar los mecanismos de partición del nicho con mucha mayor claridad. Aunque la literatura indica que el alimento es la dimensión con menor peso al momento de particionar el nicho, en este estudio parece ser que está permitiendo la coexistencia de las larvas de ambas especies.
- Las observaciones discutidas en este documento tienen importantes implicaciones para la conservación de los anfibios, las evidencias apuntan a que los esfuerzos de conservación de anuros que se desarrollan en ecosistemas lóticos, deben considerar tanto el manejo de cuerpos de agua, a través de la diversificación de tamaños que incluyan diferentes microhábitat (pozas, piscinas, rápidos, caídas de agua) con el fin de permitir el óptimo desarrollo de las larvas, como el controlar los cambios mesoambientales de los hábitat donde se localizan los arroyos de montaña, ya que el manejo de cultivos “amigables” con la biodiversidad o el ambiente (café, palma camedor, cacao, frijol) producen pequeños cambios en las condiciones ambientales de los hábitats y microhábitats, pero suficientes para modificar los ensambles en las comunidades larvarias, disminuyendo su abundancia y densidad e interfiriendo en el comportamiento reproductivo de las especies y con ello afectar a las poblaciones de anfibios distribuidos en esas áreas.

XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Aguilar, C. y Gamarra, R. 2004. Descripción de dos renacuajos y una clave para las larvas conocidas del grupo *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae) de Perú. *Revista Peruana de Biología*. 11: 31-36.
- Ahuatzin, D. 2015. Correlaciones ambientales de la densidad de renacuajos de anuros en un ambiente estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla de Zaragoza, México.
- Alcalde, L. y Rosset, S. D. 2003. Descripción y comparación del condrocáneo en larvas de *Hyla raniceps* (Cope, 1862), *Scinax granulatus* (Peters, 1871) y *Scinax squariristris* (A. Lutz, 1925) (Anura: Hylidae). *Cuadernos de herpetología*. 17: 33-49.
- Alfonso, L. G. y Eterovick, P. C. 2007. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*. 41: 949-963.
- Alford, R. A. 1986. Habitat use and positional behavior of anuran larvae in a northern Florida temporary pond. *Copeia*. 1986 (2): 408-423.
- Alford, R. A. 1999. Ecology: resource use, competition and predation. En: McDiarmid, R.W. y Altig, R. (Eds.). Tadpoles: the biology of anuran larvae. University of Chicago Press, Chicago, USA. Pp. 240-278.
- Alford, R. A. y M. L. Crump. 1982. Habitat partitioning among size classes of larvae southern leopard frog *Rana utricularia*. *Copeia*. 2: 367-373.
- Allan, J. D. y Castillo, M. M. 2007. Stream Ecology, structure and function of running waters. 2da Ed. Springer.
- Almeida-Gomes, M., Laia, R. C., Hatano, F. H., Van Sluys, M. y Rocha, C. F. D. 2012. Population dynamics of tadpoles of *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Hyloidea) in the Atlantic Rainforest of Ilha Grande, southeastern Brazil. *Journal of Natural History*. 46: 2725-2733.
- Altig, R. y Johnston, G. F. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*. 3: 81-109.

- Altig, R. y McDiarmid, R.W. 1999. Body plan: development and morphology. In: McDiarmid, R.W. y Altig, R. (Eds.), Tadpoles: the biology of anuran larvae. University of Chicago Press, Chicago, USA. Pp. 7-23.
- AmphibiaWeb. 2021. <<https://amphibiaweb.org/>> University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed 30 marzo 2021.
- Anderson, M. T., Kiesecker, J. M., Chivers, D. P. y Blaustein, A. R. 2001. The direct and indirect effects of temperature on a predator-prey relationship. *Canadian Journal of Zoology*. 79: 1834–41.
- Anza, A. 2005. Estimación de abundancia, densidad y frecuencia de anomalías en adultos y larvas de una comunidad de hileros (*Anura Hylidae*) en una zona de la región del estado de Chiapas. Tesis de licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Arribas, R., Díaz-Paniagua, C. y Gomez-Mestre, I. 2014. Ecological consequences of amphibians larvae and their native and aliens predators on the community structure of temporary ponds. *Freshwater Biology*. 59: 1996-2008.
- Azevedo-Ramos, C. B. A. y Magnusson, W. E. 1999. Tropical tadpole vulnerability to predation: association between laboratory results and prey distribution in an Amazonian Savanna. *Copeia*. 1999: 58-67.
- Azevedo-Ramos, C., Magnusson, W. E. y Bayliss, P. 1999. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in central Amazonia. *Copeia*. 1999(1): 22-33.
- Blair, W.F. 1961. Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. *Ecology*. 42: 99-110.
- Bolom, R. 2011. Cambios en el ensamble de anuros en estanques estacionales de la Reserva de la Biosfera “Selva El Ocote”, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Bolom-Huet, R., Pineda, E., Díaz-Fleischer, F., Muñoz-Alonso L. A. y Galindo-González J. 2019. Known and estimated distribution in México of batrachochytrium dendrobatidis, a pathogenic fungus of amphibian. *Biotropica*. 1-16.

- Boquimpani-Freitas, L., Ventura, R., Van Sluys, M. y Duarte, C. F. 2007. Temporal niche of acoustic activity in anurans: interspecific and seasonal variation in a neotropical assemblage from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 28: 269-276.
- Both, C., Solé, M., dos Santos, M. y Cechin, S. Z. 2009. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia*. 624: 125-138.
- Boyle, S.A. y Samson, F.B. 1985. Effects of nonconsumptive recreation on wildlife: a review. *Wildlife Society Bulletin*. 13: 110-116.
- Breedlove, D. E. 1981. *Introduction to the flora of Chiapas part 1*. Department of Botany, California. Acad. Sci. San Francisco, California, USA.
- Browne, C. L. y Paszkowski, C. A. 2009. The relationship of amphibian abundance to habitat features across spatial scales in the Boreal Plains. *ECOSCIENCE*. 16(2): 209-223.
- Canseco-Márquez, L., Gutiérrez-Mayén, G. y Mendelson, J. R. 2003. Distribution and natural history of the hylid frog *Hyla xera* in the Tehuacan-Cuicatlan valley, Mexico, with a description of the tadpole. *The Southwestern Naturalist*. 48(4): 670-675.
- Cardoso, M. D. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Carezzano, F. J. y Cabrera, M. R. 2011. Variación en la fórmula dentaria larval de *Physalaemus biligonigerus* (Amphibia, Leptodactylidae) de humedales en agroecosistemas del sur de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay*. 20: 28-33.
- Castillo, J. J. 1996. Vegetación de la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Chase, J. M. y Leibold, M. A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press. Chicago, USA.

- Dodson, S. I., Allen, T. F. H., Carpenter, S. R., Ives, A. R., Jeanne, R. L., Kitchell, J. F., Langston, N. E. y Turner, M. G. 1998. Ecology. Oxford University Press, Inc. Ney York, USA.
- Donnelly, M. A. y Guyer, C. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in a assemblage of neotropical hylid frogs. *Oecología*. 98: 291-302
- Do Prado, V. H., Fonseca, M. G., De Almeida, F. V., Necchi, O. y Rossa-Feres, D. C. 2009. Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology*. 4(3): 275-285.
- Duellman, W. E. 1963. A review of the Middle American Tree Frogs of the Genus *Ptychohyla*. *Museum of Natural History, University of Kansas Publications*. 15(7): 297-349 pp.
- Duellman W. E. y Campbell, J. A. 1992. Hylid Frogs of the Genus *Plectrohyla*: Systematics and Phylogenetic relationships. *Museum of Zoology, University of Michigan*. 1(181): 1-32 pp.
- Duellman W. E. 2001. Hylid frogs of Middle America. Vol. 1 y 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles in the Natural History Museum of the University of Kansas. Kansas. E. U.
- Duellman W. E., Marion, A. B. y Edges, B. 2016. Phylogenetics, Classification, and Biogeography of the Treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *ZOOTAXA*. 4104 (1): 001-109.
- Echeverría, D. 1992. Microscopía electrónica de barrido del aparato bucal de la larva de *Hyla pulchella pulchella* (Anura, Hylidae). *Cuadernos de herpetología*. 7: 23-29.
- Echeverría, D. D., Volpedo, A. V. y Mascitti, V. I. 2007. Diet of tadpoles from a pond in Iguazu National Park, Argentina. *Guyana*. 71(1): 8-14.
- Eterovick, P. C. y Sazima, I. 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia*. 21: 439-461.

- Eterovick, P. C. y Fernandes, G. W. 2001. Tadpole distribution within montane meadow stream at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints?. *Journal of Tropical Ecology*. 17: 683-693.
- Eterovick, P. C. 2003. Distribution of anuran species among montane streams in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 19(3): 219-228.
- Eterovick, P. C. y Barros, I. S. 2003. Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 439-448.
- Eterovick, P. y Barata, I. M. 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian stream: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica*. 62(4): 365-377.
- Eterovick, P., Lazarotti, I., Franco, B. P. y Dias, C. J. 2010. Seasonal variation of tadpole spatial niches in permanent stream: the roles of predation risk and microhabitat availability. *Austral Ecology*. 35: 879-887.
- Fatorelli, P., Costa, P. N., Laia, R. C., Almeida-Santos, M., Van Sluys, M. y Rocha, C. F. D. 2010. Description, microhabitat and temporal distribution of the tadpole of *Proceratophys tupinamba* Prado and Pombal, 2008. *Zootaxa*. 2684: 57-62.
- Frost, D. 2021. Amphibian Species of the World 6.1, an Online Reference. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>. Consultado: 03 de abril de 2021.
- Gascon, C. 1992. Aquatic predators and tadpole prey in Central Amazonia: field data and experimental manipulations. *Ecology*. 73: 971-980.
- Gerlanc, N. M. y Kaufman, G. A. 2005. Habitat of origin and changes in water chemistry influence development of western frogs. *Journal of herpetology*. 39(2): 254-265.
- Gillespie, G. R., Lockie, D., Scroggie, M. P. y Iskandar, D. T. 2004. Habitat use by stream-breeding frogs in south-east Sulawesi, with some preliminary observations on community organization. *Journal of Tropical Ecology*. 20: 439-448.
- Gonzalez, S. C., Touchon, J. C. y Vonesh, J. R. 2011. Interaction between competition and predation shape early growth and survival of two neotropical hylid tadpoles. *Biotropica*. 43(5): 633-639.

- Gosner, K. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*. 16: 183-190.
- Gottsberger, B. y Gruber, E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *Journal of Tropical Ecology*. 20: 271-280.
- Hartweg, N. y Orton, G. 1941. Notes on tadpoles of the genus *Plectrohyla*. *Occasional papers of the Museum of Zoology*. 438: 1-6.
- Hawley, T. J. 2010. Influence forest cover on tadpole vital rates in two tropical treefrogs. *Herpetological conservation and biology*. 5(2): 233-240.
- Hecnar, S. J. y M'Closkey, R. 1996. Amphibian species richness and distribution in relation to pond water chemistry in south-western Ontario, Canada. *Freshwater Biology*. 36: 7-15.
- Hero, J. M., Gascon, C. y Magnusson, W. E. 1998. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rain forest. *Australian Journal of Ecology*. 23: 474-482.
- Heyer, W. R. 1973. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. *Journal of Herpetology*. 7: 337-361.
- Heyer, W. R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 242: 1-27.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W. y Weigmann, D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*. 7(2): 100-111.
- Heyer, W. R. 1979. Annual variation in larval amphibian populations within a temperate pond. *J. Washington Acad. Sci.* 69: 65-74.
- Hoff, K., Blaustein, A. R., McDiarmid, R. W. y Altig, R. 1999. Behavior: Interactions and their consequences. In: McDiarmid, R. W. y Altig, R. (Eds.). Tadpoles: the biology of anuran larvae. The University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 215-239.
- Hopkins, S. 2006. The ecology of tadpoles in a temporary pond in the western cape with comparisons to other habitats. Tesis de doctorado. Departamento de Biodiversidad y Biología de la Conservación de la Universidad del cabo Oeste. Sudafrica.

- Instituto Nacional de Ecología / Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera La Sepultura. Edit. INE-SEMARNAP, México.
- Inger, R. F. 1985. Tadpoles of the Forested Regions of Borneo. *Fieldiana Zoology*. 26: 1-86
- Inger, R. F., Voris, H. K. y Frogner, K. J. 1986. Organization of a community of tadpoles in rain forest streams in Borneo. *Journal of Tropical Ecology*. 2: 193-203.
- Jaeger R, G. y Inger, R. F. 1994. Quadrat sampling. En: Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. Foster (eds.) Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians. Institution Press, Washington. Pp. 97-102.
- Johnson, J. D. 1989. A biogeographic analysis of the herpetofauna of northwestern Nuclear Central America. *Contributions in Biology and geology*. 78: 1-66.
- Johnson, J. D., Mata-Silva, V., García-Padilla, E. y Wilson, L. D. 2015. The herpetofauna of Chiapas, México: composition, physiographic distribution, and conservation status. *Mesoamerican Herpetology*. 2: 272-329.
- Kehr, A. 1987. Crecimiento individual en larvas de *Hyla pulchella pulchella* y *Bufo fernandezae* en condiciones controladas de coexistencia y densidad (Amphibia: Anura). *Cuadernos de herpetología*. 3: 1-6.
- Keller, A., Rodel, M. O., Linsenmair, K. E. y Grafe, T. U. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology*. 78: 305-314.
- Köhler, G. 2011. Amphibians of central America. Herpeton, Verlag.
- Kupferberg, S. J., Marks, J. C., y Power, M. E. 1994. Effects of Variation in Natural Algal and Detrital Diets on Larval Anuran (*Hyla regilla*) Life-History Traits. *Copeia*. 2: 446-457.
- Lajmanovich, R. C. 2000. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia*. 25: 71-79.
- Lavilla, E. O. y Langone, J. A. 1995. Estructura del condrocraneo y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae). *Cuadernos de herpetología*. 9: 45-49.

- Leite F. S., Garcia, B. y Eterovick, P. 2008. Development and demography of *Phasmahyla jandaia* (Bokermann and Sazima, 1978) (Anura, *Hylidae*) tadpoles in an Atlantic Forest site, southeastern Brazil. *Journal of Natural History*. 42: 2777-2791.
- Lemos-Espinal J. A., Smith, G. R., Hernández, A. y Montoya, R. 2016. Natural History, Phenology, and Stream Use of *Hyla plicata* from the Arroyo los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Current Herpetology*. 35(1): 8-13.
- Leuven, R. S., Den Hartog, C., Christiaans, M. M. y Heijligers, W. H. 1986. Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. *Experientia*. 42: 495-503.
- López, G. 2013. Densidad y abundancia relativa de tres especies de hílidos del Polígono I de la “Reserva de la Biosfera El Triunfo”, Municipio de Ángel Albino Corzo, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Luiselli, L. 2008. Resource partitioning in freshwater turtle communities: A null model-meta-analysis of available data. *Acta Oecologica*. 34: 80-88.
- Luna-Reyes, R. 1997. Distribución de la herpetofauna por tipos de vegetación en el polígono I de la Reserva de la Biosfera El triunfo, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias, Universidad Nacional Autónoma De México. Distrito Federal, México.
- Lynch, J. 2011. Clave ilustrada de los renacuajos en las tierras bajas al oriente de los andes, con énfasis en hylidae. *Caldasia*. 33: 235-270.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal Linnean Society*. 1: 19-30.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton. University Press, Princeton. New Jersey. USA.
- Martella, M., Trumper, E., Bellis, L., Renison, D., Giordano, P., Bazzano, G. y Gleiser, R. 2012. Manual de ecología, Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *REDUCA (Biología)*. Serie Ecología. 5(1): 1-31.

- Martínez, A., Búrquez, A. y Calmus, T. 2012. Disyuntivas: impactos ambientales asociados a la construcción de presas. *Región y Sociedad*. 3: 289-307.
- McDiarmid, R.W. y Altig, R. 1999. RESEARCH: Material and Techniques. In: McDiarmid, R.W. and Altig, R. (Eds.). Tadpoles THE BIOLOGY OF ANURAN LARVAE. The University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 7-23.
- Mijares-Urrutia, A. 1998. Los renacuajos de los anuros (Amphibia) altoandinos de Venezuela: Morfología externa y claves. *Revista de biología tropical*. 46: 119-143.
- Miranda, F. 1957. Vegetación de la Vertiente del Pacífico y de la Sierra Madre de Chiapas, México y sus Relaciones Florísticas. Manuscrito inédito.
- Miranda, F. y Hernández, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-179.
- Montanelli, S. y Echeverría, D. 1992. Contribución al conocimiento de las larvas de *Oloolygon fuscovaria* (Lutz, 1925) (Anura, Hylidae), distribución de los queratodontos. *Cuadernos de herpetología*. 7: 1-5.
- Moreno, M. 2006. Efecto de las perturbaciones (Cafetales) sobre la diversidad de anfibios y reptiles en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, Puebla, México.
- Morin, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anurans guilds. *Ecological Monographs*. 53(2): 119-138.
- Müllerried, F. K. G. 1982. La Geología de Chiapas. Gobierno constitucional del Estado de Chiapas. México. D. F.
- Murphy, P. J. 2003. Context-dependent reproductive site choice in a Neotropical frog. *Behavioral Ecology*. 14(5): 626-633.
- Muñoz, A. A: 2010. Riqueza, diversidad y estatus de los anfibios amenazados en el sureste de México; una evaluación para determinar las posibles causas de la declinación de sus poblaciones. ECOSUR-Universidad de Arizona-CEPF. Informe final. 55 pp.
- Newman, R. A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioScience*. 42(9): 671-678.

- Noland, R. y Ultsch, G. R. 1981. The roles of Temperature and Dissolved Oxygen in Microhabitat Selection by the Tadpoles of a Frog (*Rana pipiens*) and a Toad (*Bufo terrestris*). *Copeia*. 3: 645-652.
- Oliveira, F. F. y Eterovick, P. 2009. The role of river longitudinal gradients, local and regional attributes in shaping frog assemblages. *Acta Oecologica*. 35: 727-738.
- Otzen, T. y Manterola, C. 2017. Técnicas de muestreo sobre una Población a Estudio. *International Journal of Morphology*. 35(1): 227-232.
- Paschalidou, A. K., Kassomenos, P. A. y Bartzokas, A. 2009. A comparative study on various statistical techniques predicting ozone concentrations: implications to environmental management. *Environ Monit Assess*. 148: 277-289.
- Pascuzzi, M. 2012. The effects of total dissolved solids on locomotory behavior and body weight of streamside salamanders, and a baseline survey of salamander diversity and abundance. Tesis de Maestría. Duquesne University. Pittsburgh, EU.
- Patterson, J. W. y Mclachlan, A. J. 1989. Larval habitat duration and size at metamorphosis in frogs. *Hydrobiologia*. 171: 121-126.
- Pauley, T.K. y Little, M. 1998. A new technique to monitor larval and juvenile salamanders in stream habitats. *Benisteria*. 12: 32-36.
- Peachman J. H. y Wilbur, H. J. 1994. Putting declining amphibian populations in Perspective: natural Fluctuations and Human Impacts. *Herpetologica*. 50: 65-84.
- Peltzer P. M. y Lajmanovich, R. C. 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity and Conservation*. 13: 1833-1842.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Bastos, M. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press. Ney Jersey, USA.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 53-74.

- Pianka, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. Pp. 292-314. *In*: M.L. Cody and J.M. Diamond (Eds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.
- Power, M. E., Stout, R. J., Cushing, C. E., Harper, P. P., Hauser, F. R., Matthews, W. J., Moyle, P. B., Statzner, B. y Wais De Badgen, I. R. 1988. Biotic and abiotic communities. *Journal of the North American Benthological Society*. 7: 1–25.
- Rada M., Rueda-Almonacid, J. V., Velásquez-Álvarez, A. A y Sánchez-Pacheco, S. J. 2007. Descripción de las larvas de dos centrolénidos (Anura: Centrolenidae) del noroccidente de la Cordillera Oriental, Colombia. *Papeis Avulsos de Zoologia*. 47(21): 259-272.
- Richards, S. J. 2002. Influence of flow regime on habitat selection by tadpoles in an Australian rainforest stream. *Journal of Zoology London*. 257: 237-279.
- Ricklefs, R. E. 1990. Ecology. 3ra ed. W. H. Freeman and Company. New York, USA.
- Rico M., Rocha, C. F., Borges, V. N. y Van Sluys, M. 2004. Breeding ecology of *Scinax trapicheiroi* (Anura, Hylidae) at a creek in the Atlantic Rainforest of Ilha Grande, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 25: 277-286.
- Rico-Guzmán, E., Cantó, J. L., Terrones, B. y Bonet, A. 2011. Impacto del tráfico rodado en el P. N. del Carrascal de la Font Roja. ¿Cómo influyen las características de la carretera en los atropellos de vertebrados?. *Galemys*. 23: 113-123.
- Rodrigues, D. J., Lima, A. P., Magnusson, W. E. y Costa, F. R. 2010. Temporary pond availability and tadpole species composition in central Amazonia. *Herpetologica*. 66(2): 124-130.
- Rossa-Feres, D. C. y Jim, J. 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu São Paulo. *Brazilian Journal of Biology*. 54: 323-334.
- Rossa-Feres, D., Jim, J. y Fonseca, M. G. 2004. Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia*. 21(4): 745-754.
- Rueda-Almonacid, J. V., Castro, F. y Cortez, C. 2006. Técnicas para el inventario y muestreo de anfíbios: Una compilación. En: Angulo, A., Rueda-Almonacid, J.

- V., Rodríguez-Mahecha, J. V. y La Marca, E. (Eds). Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional Series Manuales de Campo No 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá, D.C. Pp. 135-172.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Sánchez-Santillán, N., Signoret-Poillon, M. y Garduño-López, R. 2006. La oscilación del atlántico norte: un fenómeno que incide en la variabilidad climática de México. *INGENIERÍA Investigación y Tecnología*. VII(2): 85-95.
- Sandoval, M. T. 2004. Microanatomía oral y bucal de las larvas de tres especies de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Revista Española de Herpetología*. 18: 79-87.
- Schiesari, L., Gordo, M. y Hödl, W. 2003. Treeholes as calling, breeding, and developmental sites for the Amazonian Canopy Frog, *Phrynohyas resinifictrix* (Hylidae). *Copeia*. 2: 263-272.
- Schiesari, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology*. 51: 412-423.
- Schiesari, L., Werner, E. E. y Kling, G. W. 2009. Carnivory and resource-based niche differentiation in anuran larvae: implications for food web and experimental ecology. *Freshwater Biology*. 24: 572-586.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.
- Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning. In: J Kikkawa. and D.J. Anderson (Eds). *Community ecology, pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 90-126.
- Shaffer, H. B., Alford, R. A., Woodward, B. D., Richards, S. J., Altig, R. G. y Gascon, C. 1994. Quantitative Sampling of Amphibian Larvae. In: Heyer, W. R; M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. Foster (eds.) *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians*. Editorial Peter Strupp/Princeton. Editorial Associates, Smithsonian. Pp. 130-141.

- Shanley, J. B. y Wemple, B. 2002. Water quantity and quality in the mountain environment. *Vermont Law Review*. 26: 717-751.
- Shapiro, S. S. y Wilk, M. B. 1965. An analysis of variance test for normality (Complete Samples). *Biometrika*. 52(3): 591:611.
- Skelly, D. K. 1997. Tadpole Communities: Pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. *American Scientist*. 85(1): 36-45.
- Skelly, D. K., Freidenburg, L. K. y Kiesecker, J. M. 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology*. 83(4): 983-992.
- Skelly, D. K. y Richardson, J. L. 2009. Larval sampling. In: Kenneth, C. (Ed.). *Amphibian Ecology and Conservation, A Handbook of Techniques*. Oxford University Press. New York, USA.
- Smith, R. L. 1974. *Ecology and Field Biology*. 2da ed. Harper & Row, Publishers. New York, N. Y.
- Smith, G. R., Rettig, J. E., Mittelbach, G. G., Valiulis, J. L. and Schaack, S. R. 1999. The effects of fish on assemblages of amphibians in ponds: a field experiment. *Freshwater biology*. 41: 829-837.
- Smith, G. R. y Jennings, A. K. 2004. Spacing of the Tadpoles of *Hyla versicolor* and *Rana clamitans*. *Journal of Herpetology*. 38 (4): 616-618.
- Southerland, M. T. 1986. Coexistence of three congeneric salamanders: the importance of habitat and body size. *Ecology*. 67: 721-728.
- Sousa, I., Branco, C., Carvalho, A., da Silva, G. y Sabagh, L. 2007. The diet of *Scinax angrensis* (Lutz) tadpoles in an area of Atlantic Forest (Mangaratiba, Rio de Janeiro) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 24: 965-970.
- Starrett, P. H. 1960. Description of tadpoles of middle american frogs. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*. 110: 1-37.
- Strauss, R. E. y Altig, R. 1992. Ontogenetic Body Form Changes in Three Ecological Morphotypes of Anuran Tadpoles. *Growth, Development & Aging*. 56: 3-16.
- Streams, F. A. 1987. Within-habitat spatial separation of two Notonecta species: interactive vs. noninteractive resource partitioning. *Ecology*. 68: 935-945.

- Teixeira, V. N. y Duarte, C. F. 2013. Tropical tadpole assemblages: which factors affect their structure and distribution?. *Oecologia Australis*. 17(2): 217-228.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecología*. 45: 131- 141.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*. 1985: 1-21.
- Torres-Orozco, R., Jimenez-Sierra, C., Vogt, R., y Villarreal, J. 2002. Neotropical tadpoles: spatial and temporal distribution and habitat use in a seasonal lake in Veracruz, México. *Phyllomedusa*. 1(2): 81-91.
- Triola, M. F. 2000. Estadística elemental. 7a Edición. Addison Wesley-Longman. México.
- Van Sluys, M., Rico, M. y Rocha, C. F. 2006. Seasonal and hourly patterns of reproductive activity in *Scinax trapicheiroi* (Anura, Hylidae), Rio de Janeiro state, southeastern Brazil. *Herpetological Journal*. 16: 15-20.
- Vasconcelos T. S., dos Santos, T. G., Rossa-Feres, D. C. y Haddad, C. F. 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*. 673: 93-104.
- Vejarano, S., Thomas, M. y Vences, M. 2006. Comparative tadpole morphology in three species of frogs of the genus *Spinomantis* (Amphibia: Mantellidae). *Contributions to Zoology*. 75: 99-108.
- Venesky, M. D., Wassersug, R. J. y Parris, M. J. 2010. The Impact of Variation in Labial Tooth Number on the Feeding Kinematics of Tadpoles of Southern Leopard Frog (*Lithobates sphenoccephalus*). *Copeia*. 3: 481-486.
- Viertel, B. y Richter, S. 1999. Anatomy Viscera and Endocrines. In: McDiarmid, R.W. and Altig, R. (Eds.). Tadpoles THE BIOLOGY OF ANURAN LARVAE. The University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 92-148.
- Waldron, J. L., Dodd, C. K. y Corser, J. D. 2003. Leaf litterbags: Factors affecting capture of stream-dwelling salamanders. *Applied Herpetology*. 1: 23-36.
- Wassersug, R. J. 1976: Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas*. 48: 1-23.

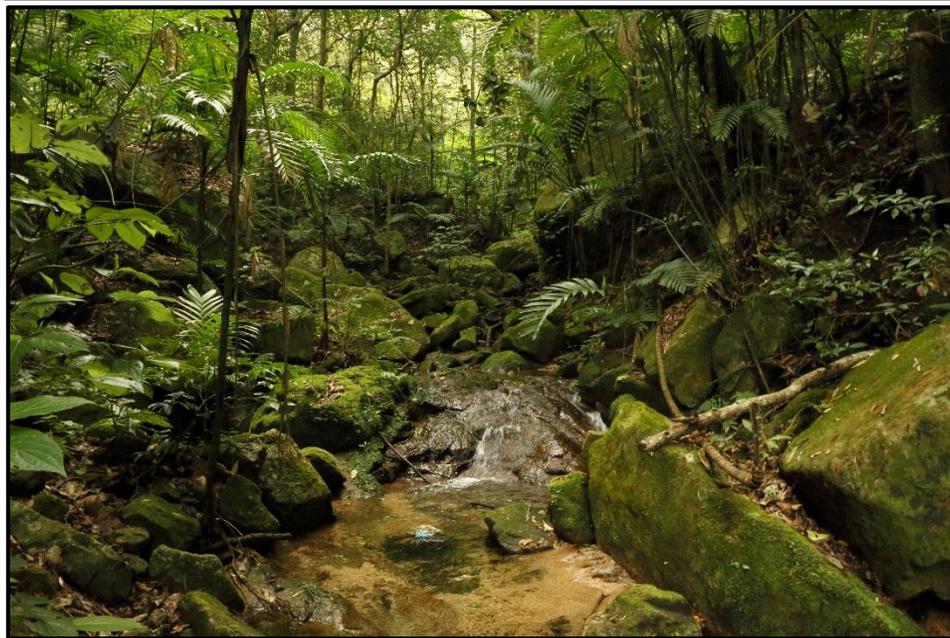
- Welsh, H. H. y Ollivier, L. M. 1998. Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: a case study from california's redwoods. *Ecological Applications*. 8(4): 1118-1132.
- Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*. 68: 143-1452.
- Wild, E. R. 1996. Natural history and resource use of four Amazonian tadpole assemblages. *Occasional Papers of the Natural History Museum*. 176: 1-59.
- Wisheu, I. C. 1998. How organisms partition habitats; different types of community organization can produce identical patterns. *Oikos*. 83: 246-258.
- Woolrich-Piña, G. A., Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Montoya-Ayala, R. y Oliver-López, L. 2011. Distribution of Tadpoles (*Hyla arenicolor*) in the pools Associated with the Río Salado, Puebla, Mexico. *Bulletin of the Maryland herpetological Society*. 47: 47-50.
- Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A. y Martínez-Olguín, R. G. 2017. Resource Use by Adults of Four Species of Anurans Along the Río Salado, Puebla, Mexico. *Herpetological Conservation and Biology*. 12: 182-191.
- Wu, N., Tang, T., Fu, X., Jiang, W., Li, F., Zhou, S., Cai, Q. y Fohrer, N. 2010. Impacts of Cascade Run-of-river Dams on Benthic Diatoms in the Xiangxi River, China. *Aquatic Sciences*. 72: 117-125.
- Young, B. E., Lips, K. R., Reaser, J. K., Ibáñez, R., Salas, A. W., Cedeño, J. R., Coloma, L. A., Ron, S., La Marca, E., Meyer, J. R., Muñoz, A., Bolaños, F., Chaves, G. y Romo, D. 2001. Populations declines and priorities for Amphibian Conservation in Latin America. *Conservation Biology*. 15: 1213-1323.
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical analysis. 5th ed. Prentice-Hall/Pearson. New Jersey. USA.
- Zimmerman, B. L. y Simberloff, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *Journal of Biogeography*. 23: 27-46.
- Zweimuller, I. 1995. Microhabitat use by two small benthic stream fish in a 2nd order stream. *Hydrobiologia*. 303: 125-137.

XII.- ANEXOS

Anexo 1. Arroyos muestreados



Arroyo Perturbado



Arroyo Conservado

Anexo 2. Bolsa instalada en una piscina del arroyo conservado.



Anexo 3. Registro de larvas capturadas en las bolsas de hojarasca.



Anexo 4. Proceso de construcción de una cortina de agua en el arroyo perturbado.



Anexo 5. Antes y después de la construcción de una cortina de agua en el arroyo perturbado. Use la vereda del lado izquierdo de ambas imágenes como referencia.



Aspecto del arroyo perturbado antes de la construcción de una cortina de agua.



Aspecto del arroyo perturbado después de la construcción de una cortina de agua.

Anexo 6. Resultado del Análisis de Componentes principales, para identificar posibles diferencias entre sitios de muestreo.

Matriz de componente rotado		
Variables	Componente	
	1	2
Temperatura ambiental	0.762	0.185
pH	-0.757	-0.050
Temperatura del agua	0.670	-0.127
Presión barométrica	0.666	-0.306
Profundidad rápido	0.612	0.124
Profundidad piscina	0.461	0.114
Punto de rocío	0.430	-0.170
Velocidad viento	-0.405	-0.022
Abundancia depredadores	0.213	-0.111
Sólidos disueltos	-0.129	0.950
Conductividad eléctrica	-0.091	0.946
Ancho piscina	0.193	0.485
Ancho rápido	0.365	0.369
Humedad relativa	-0.324	-0.336

Anexo 7. Valor promedio mensual de las variables analizadas. *Diferencias significativas entre sitios de muestreo; D.E.: Desviación Estándar.

Variable	Arroyo	Muestras							Media	D.E.	Sig. (p)
		2016				2017					
		ago.	sep.	oct.	nov.	ene.	feb.	mar.			
Densidad de <i>P. matudai</i> por m ²	Conservado	36.4	12.8	24.4	235.2	272.4	224	170.4	139.37	111.68	0.124
	Perturbado	19.6	21.2	21.2	89.2	24.4	29.6	46.4	35.94	25.23	
Densidad de <i>P. euthysanota</i> por m ²	Conservado	44.4	18.8	12	86.8	66	102.8	96	60.97	36.78	0.030*
	Perturbado	6	5.6	24.4	18.8	10	36	23.6	17.7	11.24	
pH	Conservado	8.13	8.23	8.43	8.53	8.6	8.56	8.43	8.41	0.17	0.012*
	Perturbado	8.06	8.23	8.36	8.53	8.40	8.30	8.40	8.32	0.14	
Temperatura ambiental (°C)	Conservado	19.36	19.00	18.94	17.30	15.74	17.66	19.36	18.19	1.35	0.001*
	Perturbado	20.43	19.95	19.97	18.84	17.70	19.41	20.57	19.55	1.00	
Porcentaje de Humedad relativa	Conservado	99.19	99.71	98.25	97.73	92.34	86.52	81.85	93.66	7.03	0.001*
	Perturbado	95.40	96.99	92.69	89.01	80.09	77.29	75.56	86.71	8.93	
Velocidad viento (m/s)	Conservado	0.166	0	0.266	3.133	6	0.133	0.266	1.423	2.30	0.969
	Perturbado	0.333	0	0.366	0.183	0	0.433	0.733	0.292	0.259	
Presión Barométrica (hPa)	Conservado	873.9	877.1	874.9	873.6	872.2	873.6	878.5	874.8	2.21	0.001*
	Perturbado	885.8	888.5	888.2	873.6	886.7	886.4	890.3	885.6	5.52	
Punto de rocío (°C)	Conservado	18.2	19.4	17.9	15.0	12.16	13.56	13.46	15.66	2.81	0.242
	Perturbado	17.6	18.3	17	15.0	11.7	11.8	13.0	14.91	2.79	
Temperatura del agua (°C)	Conservado	19.6	18.8	19.2	16.6	16.6	17.5	18	18.04	1.21	0.004*
	Perturbado	19.7	19.4	19.3	17.2	18.2	19.9	20.1	19.11	1.04	
Sólidos disueltos (ppm)	Conservado	81.9	66.7	66.8	68.0	75.0	79.8	82.9	74.44	7.25	0.010*
	Perturbado	70.4	69.7	67.6	68	69.8	70.7	69.9	69.44	1.18	
Conductividad Eléctrica (µS)	Conservado	123.6	102.1	100.8	104.0	113.6	120.6	125.3	112.85	10.56	0.011*
	Perturbado	107.5	109.1	102.1	104.0	103.9	106.7	105.7	105.57	2.40	
Ancho rápido (cm)	Conservado	98.6	137.4	124	110	87	90	76.2	103.31	21.73	0.021*
	Perturbado	82.8	104.2	65	110	109.6	63	50.4	83.57	24.73	
Profundida rápido (cm)	Conservado	8	19	20.6	11.4	11.6	11.8	10.4	13.25	4.67	0.121
	Perturbado	20.4	14.4	12	11.4	12.4	7	6.2	11.97	4.75	
Ancho piscina (cm)	Conservado	165.2	226.6	214.4	171.2	182.6	173.2	184	188.17	23.28	0.272
	Perturbado	142.8	154	143.8	171.2	153	129.2	134	146.85	14.04	
Profundida piscina (cm)	Conservado	25.4	37	31	26.4	27.4	26	24.8	28.28	4.34	0.484
	Perturbado	49.2	31	22	26.6	24.8	35.8	22	30.2	9.74	
Número de depredadores	Conservado	0	0	0	0	0.6	0.9	0.9	0.34	0.43	0.177
	Perturbado	0	1.5	0	0	1	1.2	1.7	0.77	0.75	

Anexo 8. Componentes Principales (CPs) resultantes del Análisis de Regresión del Componente Principal (PCR) aplicado al sitio conservado. En negritas se muestran las variables con el coeficiente de correlación más alto de cada CP.

Matriz de componente rotado						
	Componente					
	1	2	3	4	5	6
Varianza total explicada (%)	24.125	20.979	15.734	8.651	7.392	6.002
Varianza total acumulada (%)	24.125	45.104	60.838	69.489	76.882	82.884
Punto de rocío	0.920	-0.292	0.075	-0.103	-0.174	-0.002
Temperatura ambiente dada por el datalogger	0.895	-0.263	-0.066	0.063	-0.154	-0.023
Temperatura del agua	0.829	0.101	-0.079	-0.247	-0.277	0.125
pH	-0.798	-0.240	-0.107	0.144	-0.004	0.324
Humedad relativa dada por el data-logger	0.533	-0.307	-0.371	0.271	0.275	-0.300
Sólidos disueltos totales a 0.7	-0.183	0.941	-0.161	-0.058	-0.120	0.061
Conductividad eléctrica	-0.182	0.933	-0.170	-0.048	-0.112	0.056
Sólidos disueltos totales a 0.5	0.117	0.859	0.229	-0.101	-0.029	-0.027
Profundidad piscina	0.013	-0.106	0.896	-0.047	-0.062	0.060
Ancho piscina	0.059	-0.114	0.871	0.078	-0.033	0.113
Abundancia de depredadores	-0.241	0.292	0.580	-0.264	-0.077	-0.163
Presión barométrica	0.141	0.079	0.372	-0.833	0.020	-0.014
Ancho rápido	-0.075	-0.065	0.142	0.822	0.101	0.026
Velocidad del viento dada en m/s	-0.181	-0.083	-0.101	0.042	0.858	-0.028
Profundidad rápido	-0.256	-0.190	0.356	0.415	0.577	-0.258
Lluvias	-0.092	0.078	0.109	0.030	-0.001	0.938

Anexo 9. CPs resultantes del Análisis de Regresión del Componente Principal (PCR) aplicado al sitio perturbado. En negritas se muestran las variables con el coeficiente de correlación más alto de cada CP.

Matriz de componente rotado						
	Componente					
	1	2	3	4	5	6
Varianza total explicada (%)	25.211	18.579	12.983	9.474	8.064	6.868
Varianza total acumulada (%)	25.211	43.791	56.774	66.248	74.312	81.180
Temperatura ambiente dada por el datalogger	0.950	-0.114	-0.009	-0.143	-0.042	-0.037
Humedad relativa dada por el datalogger	0.796	0.161	0.146	0.326	-0.047	0.020
Ancho rápido	-0.023	-0.015	0.789	0.114	-0.009	0.118
Profundidad rápido	0.677	0.100	-0.225	0.157	-0.081	0.222
Ancho piscina	0.000	0.001	0.617	-0.020	-0.661	-0.226
Profundidad piscina	0.735	-0.033	0.429	-0.320	-0.096	-0.232
Velocidad del viento dada en m/s	-0.175	-0.118	0.202	0.057	0.896	-0.058
Presión barométrica	-0.181	0.049	0.200	0.779	0.195	-0.261
Punto de rocío	0.910	-0.112	0.139	0.195	-0.063	-0.113
Temperatura del agua	0.219	0.113	0.671	0.102	0.383	0.140
pH	-0.659	-0.339	0.064	0.436	-0.124	0.230
Solidos disueltos totales a 0.7	-0.018	0.986	0.014	0.015	-0.033	-0.048
Solidos disueltos totales a 0.5	-0.062	0.971	-0.068	-0.013	-0.039	-0.030
Conductividad eléctrica	0.123	0.972	0.108	0.045	-0.037	-0.058
Abundancia de depredadores	0.337	-0.206	-0.125	0.552	-0.025	0.079
Lluvias	-0.119	-0.140	0.143	0.018	0.050	0.954