



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

**Diversidad funcional de la comunidad de lagartijas tropicales
de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO
DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA**

PRESENTA:

ZAHIRA PAOLA HERNÁNDEZ RONZÓN

DIRECTOR: DR. AURELIO RAMÍREZ BAUTISTA

CODIRECTOR: DR. CHRISTIAN SAID BERRIOZABAL ISLAS

MINERAL DE LA REFORMA, HGO, SEPTIEMBRE 2022



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
School of Engineering and Basic Sciences

Mineral de la Reforma, Hgo., a 18 de agosto de 2022

Número de control: ICBI-D/1048/2022

Asunto: Autorización de impresión.

MTRO. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Con fundamento en lo dispuesto en el Título Tercero, Capítulo I, Artículo 18 Fracción IV; Título Quinto, Capítulo II, Capítulo V Fracción IX del Estatuto General de nuestra Institución, por este medio le comunico que el Jurado asignado a la Pasante de la Licenciatura en Biología **Zahira Paola Hernández Ronzón**, quien presenta el trabajo de titulación "**Diversidad funcional de la comunidad de lagartijas tropicales de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México**", después de revisar el trabajo en reunión de Sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación, firman de conformidad los integrantes del Jurado:

Presidente Dr. Arturo Sánchez González

Secretario: Dr. Christian Said Berriozábal Islas

Vocal: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

Suplente: Dra. Jessica Bravo Cadena

Sin otro particular por el momento, reciba un cordial saludo.

Atentamente
"Amor, Orden y Progreso"

Dr. Otilio Arturo Acevedo Sandoval
Director del ICBI



OAAS/YCC

Ciudad del Conocimiento
Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia
Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
México. C.P. 42184
Teléfono: 771 71 720 00 ext. 2231 Fax 2109
direccion_icbi@uaeh.edu.mx

Dedicatoria

Tanto se quiere expresar y tan poco espacio en el que se puede compartir. Gran parte de mis logros se deben a mi amada madre y a mi padre que me alentaron, que sacrificaron tanto porque yo fuera feliz y tuviera al alcance las herramientas que me permitan superarme, que me dieron la libertad de tomar las decisiones que me llevaron al basto mundo de la ciencia, que me enseñaron que el camino al éxito está lleno de dificultades, y que solo con esfuerzo y dedicación se puede salir adelante.

A mi abuelita Rita y a mi abuelito Matías, quienes han sido un gran ejemplo de constancia, trabajo duro y de mucha humildad. Siempre los recuerdo con la forma tan alegre de ver la vida y con el profundo amor que siempre nos dieron. Siempre serán parte de los momentos más importantes de mi vida.

A mis hermanas Karla y Gabriela, y a mi hermano Carlos, que desde pequeños confiaron en mí, que me inspiran a no rendirme y a ser valiente a pesar de las adversidades, y que me han dado su apoyo incondicional en todo momento. Nos hemos demostrado que la distancia y el tiempo no condicionan el gran amor que nos tenemos. Siempre les llevo en mi corazón.

A Mario Luna, mi pareja de vida, mi mejor amigo, mi confidente y mi maestro. La persona que me protege, que se esfuerza porque cada día sea un aprendizaje, que me ha mostrado lealtad y amor incondicionales, quien me enseñó que los errores son las mejores enseñanzas en la vida, y que siempre está a mi lado, inspirándome y alentándome. Por eso y más, tienes todo mi apoyo, amor y lealtad.

A mis amadas Alicia, Juan, Nanis y Karen, por darme amor incondicional, apoyo, un hogar y una familia cuando más lo necesitaba. Por ser el ejemplo de fuerza y perseverancia que me

inspira a confiar en mí y en mi trabajo, porque al final ninguna meta es demasiado grande. Les atesoro y les valoro inmensamente.

A mi hermosa sobrina Antía, quien a su corta edad me ha demostrado lo importante que es crecer con dignidad, con una gran voz y con amor propio. Verte crecer durante estos años ha sido toda una lección de vida para mí. Te soy incondicional, y te amo inmensamente, mi chinita preciosa.

Agradecimientos

Principalmente al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, uno de los seres humanos que más me han enseñado en la vida. Gracias por todo su apoyo, por la confianza que ha depositado en mí, por ayudarme a crecer tanto académica como profesionalmente, por la motivación y la paciencia. Es admirable la empatía que tiene hacia sus alumnos, el apoyo desinteresado que nos brinda en todo momento. Es un gran ejemplo de perseverancia y humildad.

Al Dr. Christian Said Berriozabal Islas, por su apoyo y valiosas enseñanzas, por las apasionadas conversaciones sobre el mundo de la herpetofauna, por sus buenos consejos, por las interesantísimas clases, por la motivación, por compartir su tiempo conmigo y por orientarme en todo momento.

Al M en C. Cesar Díaz Marín, por su apoyo durante el trabajo de campo, por compartir sus experiencias las cuales complementaron mis conocimientos sobre nuestro, y por su apoyo con el manejo de los softwares utilizados para este trabajo.

A la Dra. Jessica Bravo cadena, por las valiosas clases que hicieron posible la elaboración de este trabajo, por formar parte de mi comité tutorial cuyos comentarios y sugerencias permitieron mejorar mi trabajo de tesis.

Al Dr. Arturo Sánchez González, por ser parte de mi comité tutorial y dedicarle tiempo a mi trabajo para mejorarlo con sus comentarios y sugerencias.

Y por último, quiero agradecerme a mí, por el tiempo invertido, por la dedicación, por el arduo trabajo. Sin duda ha sido una de las experiencias que más me han hecho crecer tanto profesional como personalmente.

CONTENIDO

INDICE DE FIGURAS.....	8
INDICE DE CUADROS.....	9
1. RESUMEN.....	10
2. INTRODUCCIÓN.....	12
3. ANTECEDENTES.....	16
3.1 Diversidad funcional y rasgos funcionales.....	16
3.2 Ecología del grupo de estudio.....	19
4. JUSTIFICACIÓN.....	22
5. HIPÓTESIS.....	23
6. OBJETIVOS.....	24
6.1 Objetivo general.....	24
6.2 Objetivos específicos.....	24
7. MÉTODOS.....	25
7.1 Área de estudio.....	25
7.1.1 Descripción de sitios.....	26
7.1.2 Sitio conservado: selva alta perennifolia.....	26
7.1.3 Borde de selva.....	27
7.1.4 Selva muy perturbada.....	28
7.2 Muestreo de lagartijas.....	29
7.3 Análisis de datos.....	31
7.3.1 Completitud de inventarios.....	31

7.3.2 Riqueza de especies.....	31
7.3.3 Estructura y equidad.....	32
7.3.4 Diversidad de especies.....	32
7.4 Medición de la diversidad funcional.....	33
7.4.1 Rasgos funcionales.....	33
7.4.2 Cuantificación de las medidas de diversidad funcional.....	36
8. RESULTADOS.....	39
8.1 Diversidad de especies.....	39
8.1.1 Riqueza de especies y completitud de los inventarios de cada ambiente.....	39
8.1.2 Estructura y equidad.....	42
8.1.3 Diversidad.....	44
8.2 Diversidad funcional.....	44
8.2.1 Rasgos funcionales.....	44
8.2.2 Diversidad funcional.....	47
9. DISCUSIÓN.....	48
9.1 Riqueza y diversidad de especies entre ambientes.....	48
9.2 Rasgos y diversidad funcional.....	51
10. CONCLUSIONES.....	58
11. LITERATURA CITADA.....	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Fotografías de las 20 especies de lagartijas que ocurren en Los Tuxtlas, Veracruz.....	20
Figura 2. Ubicación de la Reserva Biológica de Los Tuxtlas, los tres principales volcanes, y la Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas.....	25
Figura 3. Selva alta perennifolia, Estación Biológica Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz.....	27
Figura 4. Borde de selva: borde de selva, región tropical, Los Tuxtlas, Veracruz.....	28
Figura 5. Selva muy perturbada, región tropical, Los Tuxtlas, Veracruz.....	29
Figura 6. Ubicación de los 15 trayectos en selva alta perennifolia, 15 trayectos en borde de selva, y 15 trayectos en selva muy perturbada.....	30
Figura 7. Curvas de rarefacción de la comunidad de lagartijas, donde se compara la riqueza de especies entre los tres tipos de ambiente.....	40
Figura 8. Curva de acumulación de especies de lagartijas en selva alta perennifolia, en la región de Los Tuxtlas.....	41
Figura 9. Curva de acumulación de especies en borde de selva, en la región de Los Tuxtlas.....	41
Figura 10. Curva de acumulación de especies de lagartijas en selva muy perturbada, en la región de Los Tuxtlas.....	42
Figura 11. Curva general de acumulación de especies de lagartijas de los tres tipos de ambientes, en la región de Los Tuxtlas (selva alta perennifolia, borde de selva y selva muy perturbada)	42
Figura 12. Curvas de rango-abundancia de lagartijas por ambiente.....	42

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Rasgos funcionales utilizados para evaluar la diversidad funcional de la comunidad de lagartijas de Los Tuxtlas.....	36
Cuadro 2. Lista de especies de lagartijas registradas durante el trabajo de campo, agrupados con sus respectivas familias.....	39
Cuadro 3. Especies de lagartijas registradas, con su número de individuos y biomasa en zonas de selva alta perennifolia.....	44
Cuadro 4. Especies de lagartijas registradas, con su número de individuos y biomasa en borde de selva alta perennifolia.....	45
Cuadro 5. Especies de lagartijas registradas, con su número de individuos y biomasa en zonas completamente perturbadas de selva alta perennifolia.....	45
Cuadro 6. Especies de lagartijas registradas en Los Tuxtlas, con sus respectivos rasgos funcionales.....	46
Cuadro 7. Valores de diversidad funcional de la comunidad de lagartijas de la región de Los Tuxtlas, en los tres ambientes de selva alta perennifolia analizados.....	47

1. Resumen

En este trabajo se analizó la respuesta de una comunidad de lagartijas ante las modificaciones de la selva alta perennifolia, causadas por actividades antropogénicas en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. El objetivo de este trabajo fue determinar la diversidad funcional (DF) de la comunidad de lagartijas de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, mediante el uso de diferentes índices, para determinar si está relacionada con el grado de perturbación ambiental (selva alta perennifolia, borde de selva y selva muy perturbada). Se realizaron muestreos diurnos, crepusculares y nocturnos en 45 trayectos de 500 x 6 m para registrar las especies de saurios en 4 de los diferentes tipos de microhábitats de la selva. Los rasgos funcionales de cada especie se obtuvieron por medio del trabajo de campo y literatura; estos fueron, la biomasa, longitud hocico cloaca (LHC) de cada individuo adulto de cada especie, modos reproductivos, actividad, hábitos, tipo de forrajeo, dieta y velocidad de escape. Los valores de diversidad específica se obtuvieron mediante los índices de diversidad verdadera, en los que se obtuvieron porcentajes altos de completitud de inventarios para los tres ambientes. La riqueza de especies se midió mediante curvas de rarefacción, las cuales mostraron que la selva alta perennifolia, tiene el mayor número de especies en comparación con borde de selva y selva muy perturbada. La riqueza y la equidad funcional resultaron ser mayores en selva alta perennifolia; sin embargo, la dispersión funcional fue mayor en los ambientes perturbados. Se determinó que el factor que más se ve afectado es la abundancia de especies, por lo tanto, se puede plantear que los parches de vegetación perturbada que conforman la selva dan lugar a una gran diversidad de microhábitats que favorecen la supervivencia de las especies de lagartijas debido a que éstas presentan una amplia gama de rasgos funcionales que les permiten establecerse y permanecer

en los lugares antropizados. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo, muestran que las especies no son funcionalmente similares, ya que la DF disminuye en hábitats modificados.

2. Introducción

De manera general, el término “biodiversidad” se refiere a la variación de la base hereditaria en todos los niveles de organización, desde los genes en una población local o especie, hasta las especies que componen toda o una parte de una comunidad local, y finalmente en las mismas comunidades que componen la parte viviente de los múltiples ecosistemas del mundo (Núñez et al. 2003).

Hoy en día, los estudios sobre las interacciones entre las especies animales y su entorno son importantes desde el punto de vista de la conservación de los recursos naturales, debido a la acelerada desaparición y degradación de los ecosistemas por el cambio de uso de suelo. Este fenómeno, provocado por las actividades humanas, repercute de manera negativa en las interacciones biológicas, ocasionando la pérdida de la biodiversidad (Andrade y Castro, 2012).

Los ensamblajes que componen a las comunidades biológicas comparten características filogenéticas y ecológicas (Fauth et al. 1996), lo que conlleva a que respondan de manera similar a los cambios en su entorno (Willing y Moulton, 1989; Stevens et al. 2003). Por ejemplo, las especies que componen un ensamblaje tienen funciones particulares que cumplir dentro de la comunidad y/o ecosistema, por lo tanto, desarrollan adaptaciones morfológicas, ecológicas, fisiológicas, conductuales y reproductivas, que en conjunto mantienen la dinámica funcional de los ecosistemas (Salgado-Negret y Paz, 2015).

En este sentido, los rasgos morfológicos, anatómicos o fisiológicos de las especies determinarán el desempeño ecológico de los organismos dentro de su hábitat (Violle et al. 2007). Por lo que, evaluar la diversidad funcional (DF), actualmente ha recibido mayor

atención en la conservación de las especies y en la ecología de comunidades. Con esta medida se pueden analizar los rasgos y funciones de cada especie dentro de un ecosistema, ya que la DF incorpora características que impactan en los procesos, desempeño y funcionamiento de los ecosistemas, determinando el trabajo de los organismos dentro de su hábitat (Pech-Canche, 2010).

Uno de los diversos estudios que se han realizado sobre el tema, es el de Violle et al. (2007), quienes mencionan que un rasgo funcional, es cualquier expresión fenotípica, ya sea fisiológica, morfológica o fenológica (ecológica), que impacta de forma indirecta en la adecuación biológica del individuo, y que influye en su crecimiento, supervivencia y reproducción.

En términos generales, la DF puede ser definida como el tipo, rango y abundancia de los rasgos funcionales presentes en un determinado ensamble o ensamblaje, comunidad o ecosistema (Hooper et al. 2005), y su análisis se ha abordado desde distintos enfoques, por ejemplo, se ha utilizado para evaluar la transformación de los bosques continuos en fragmentos forestales embebidos en una matriz deforestada en los trópicos (Metzger, 2000).

Funcionalmente, la riqueza y diversidad de especies son componentes importantes para mantener la estabilidad de los ecosistemas, ya que la presencia de especies mantiene el equilibrio y resiliencia del ecosistema (Bellwood et al. 2004). Sin embargo, las actividades humanas, como la ganadería extensiva, la contaminación y la deforestación en conjunto, afectan de forma negativa, principalmente a los ecosistemas tropicales (Challenger y Dirzo, 2009; Gordillo et al. 2010; Berriozabal-Islas et al. 2017). En consecuencia, la pérdida de biodiversidad repercute directamente en el bienestar humano debido a que se pierden los

servicios ecosistémicos, como el reciclaje de nutrientes, polinización, control de plagas, entre otros (Challenger y Dirzo, 2009). Por lo tanto, es necesario conocer los efectos que tiene la pérdida de especies y las propiedades funcionales de las mismas dentro de un ecosistema (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

Particularmente, los ecosistemas tropicales, son los más diversos en especies animales y vegetales, ya que se caracterizan por poseer una alta complejidad estructural y funcional (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Sin embargo, esta diversidad de especies está en severa crisis, con elevado riesgo de desaparecer debido a la expansión de la urbanización, construcción de vías estatales y federales, establecimiento de cultivos y pastizales para la producción ganadera (Sekercioglu, 2012). Por ejemplo, actualmente el estado de Veracruz solo cuenta con el 15% de su cobertura forestal original (Vega-Vela et al. 2018). Por lo tanto, se considera que los sistemas tropicales y su biodiversidad, son altamente vulnerables (Berriozabal-Islas et al. 2017).

Considerando lo anterior, la Regla de Rapoport establece que las especies que habitan en ambientes tropicales presentan mayor especialización ecológica, ya que, en presencia de condiciones climáticas estables, limitan su explotación de recursos a microhábitats muy particulares, los cuales no presentan suficiente cantidad de recursos ni espacio físico para soportar una gran población (Stevens, 1989). Por otro lado, cuando los ecosistemas tropicales se ven alterados, muchas especies realizan un mismo papel ecológico, ya que existen diversas vías (redundancia y resiliencia ecológica) para que se realicen los procesos ecológicos cuando hay pérdida de especies ante algún disturbio (Rice et al. 2013).

Recientemente, la mayoría de los estudios se han enfocado en conocer el impacto negativo que tienen las actividades antropogénicas sobre la DF de las especies, por ejemplo,

Ramírez-Bautista (2004), menciona que la variación en el uso de hábitat, y la repartición de recursos espaciales y alimenticios de las comunidades de lagartijas, reflejan la influencia de los rasgos que cada especie posee. Por otra parte, Barragán et al. (2011), mencionan que la perturbación del hábitat como resultado de actividades antropogénicas, ocasiona una disminución considerable en la DF de los escarabajos coprófagos en tres reservas de la biósfera de México.

Los reptiles, presentan características ecológicas particulares, que permiten entender los efectos de la perturbación de los ecosistemas (Suazo-Ortuño et al. 2008), ya que se ha documentado que un gran número de especies de lagartijas, tienen la capacidad de adaptarse y permanecer en sitios transformados por las actividades humanas, como son los agroecosistemas, cafetales, cultivos y potreros (zonas ganaderas), y aprovechar los nuevos tipos de microhábitats generados por las diferentes actividades agrícolas y ganaderas (Suazo-Ortuño et al. 2008). Por ejemplo, las zonas ganaderas perjudican a un grupo de lagartijas (arborícolas) en particular, pero favorecen a otras, como terrestres (*Sceloporus variabilis*, *Aspidoscelis* spp, entre otras) así como con especies de anfibios (Ramírez-Bautista et al. 2014). Sin embargo, Berriozabal-Islas et al. (2018) mencionan que la alteración y la simplificación de los ecosistemas tropicales disminuyen en gran medida la DF de algunas especies de lagartijas.

Por lo tanto, considerando que las zonas conservadas presentes en los trópicos, albergan mayor riqueza de especies en comparación con zonas perturbadas, en este trabajo se espera una disminución de la diversidad de especies en zonas perturbadas, así como de rasgos funcionales de las lagartijas en respuesta a la perturbación y homogenización del hábitat en un ambiente tropical de la región de los Tuxtlas, Veracruz.

3. Antecedentes

3.1 Diversidad y rasgos funcionales

Cuando hablamos de diversidad, nos referimos principalmente al número de especies y sus abundancias relativas en una comunidad o ecosistema (Harper y Hawksworth, 1994). Sin embargo, en la actualidad se sabe que la variedad de formas en que los organismos usan los recursos, son componentes fundamentales de la diversidad biológica. En este sentido, se ha considerado al componente funcional de la biodiversidad como una clave para comprender los mecanismos que ocurren en los ensamblajes de las comunidades, así como los procesos de los ecosistemas y los servicios que estos ofrecen (Salgado-Negret y Paz, 2015).

Desde su aparición a principios de los años noventa del siglo pasado, el concepto de DF cobró relevancia debido a que representa una forma de dar respuesta a las interrogantes que surgieron sobre los efectos de la pérdida de biodiversidad en el funcionamiento de las comunidades (Naeem et al. 2009). Esta medida de la biodiversidad se ha convertido en uno de los principales temas en ecología de comunidades y ecosistemas, ya que el número de trabajos basados en el análisis de la DF ha aumentado considerablemente en los últimos años, abarcando ecosistemas terrestres, marinos y de agua dulce, así como numerosos taxa (Petchey y Gaston, 2006).

Dado que la DF es considerada como un campo reciente de la ecología, su análisis ha presentado diferentes visiones sobre la forma en que debe llevarse a cabo (Naeem et al. 2009). Primero está el análisis cualitativo, que trabaja con conocimientos más detallados sobre el ecosistema estudiado, para de esta forma, poder establecer los rasgos que permitan obtener más información para relacionar y agrupar a las especies de acuerdo con su función biológica

(Naeem et al. 2009). Estudios realizados bajo esta premisa, han establecido la definición de grupos funcionales con base en su nivel trófico (Edgar et al. 2011).

Por otro lado, está el análisis cuantitativo, el cual toma en cuenta la presencia/ausencia de la mayor cantidad de rasgos morfológicos, fisiológicos y ecológicos de las especies presentes y de esta forma las agrupa, considerando que cuando comparten un mayor número de características, hay una función similar en el ecosistema (Somerfield et al. 2008).

Considerando lo anterior, los rasgos funcionales son cualitativos y cuantitativos (Salgado-Negret y Paz, 2015). Los datos cuantitativos se obtienen a partir de mediciones que se expresan en unidades continuas, por ejemplo, el peso de un individuo, o su tamaño. Por otro lado, los datos cualitativos son asociados a variables multiestado, por ejemplo, el agente polinizador, aves, insectos, murciélagos, viento, o si la alimentación en aves es de tipo frugívoro, granívoro, insectívoro, entre otros (Salgado-Negret y Paz, 2015).

Elton (1927) fue el primero en hacer referencia al papel funcional de las especies en su concepto de nicho. Más tarde, Gauss (1934) introdujo el papel funcional de las especies al comentar la importancia del nicho ecológico en la coexistencia de estas. Después, Hutchinson (1944) propuso un nicho multidimensional, en el que se considera al nicho ecológico como una descripción cuantitativa de la gama de condiciones ambientales que permiten que una población persista en tiempo y espacio (Milesi y López de Casenave, 2005).

La clasificación de las especies en grupos, considerando sus rasgos funcionales inició con Salt (1953) y Root (1967), cuando tomando en cuenta las similitudes que existen en el comportamiento de forrajeo, agruparon a diferentes especies de aves, lo que posteriormente se denominó gremios ecológicos, los cuales muestran la importancia de los rasgos en los procesos del ecosistema (Luck et al. 2012; Salgado-Negret y Paz, 2015).

Recientemente, se expuso la existencia de una dimensión funcional llamada fast-slow, propuesta para animales, la cual se refiere principalmente al tamaño del cuerpo, tasas metabólicas, esfuerzo reproductivo, crecimiento, longevidad, entre otros (Stenberg y Kennard, 2013). En este contexto, hay trabajos que han reconocido que los rasgos funcionales explican la forma en que responden las especies a gradientes y cambios ambientales (Engelbrecht et al. 2007; Cornwell y Ackerly, 2009; Lebrija-Trejos et al. 2010; Paine et al. 2011; Sterck et al. 2011; Buisson et al. 2012; Lohbeck et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2013, Salgado-Negret y paz, 2015).

Considerando lo anterior, se sabe que existen procesos ecosistémicos que podrían alterarse cuando la variación en los valores de los rasgos funcionales de una comunidad aumenta, ya que también lo hace el número de nichos con bajo solapamiento entre sí. Por ejemplo, el mayor tamaño corporal de aves frugívoras puede favorecer la eficiencia de dispersión a nivel comunitario, esparciendo plantas coexistentes con distintos tamaños de frutos (Salgado-Negret y Paz, 2015).

En cuanto a la estimación de la influencia de la diversidad de los rasgos sobre los procesos, puede llevarse a cabo a través del índice de riqueza funcional –Fric-, el cual cuantifica la forma en que las especies explotan los recursos disponibles en los ecosistemas; el índice de dispersión funcional –FDis-, que muestra si existe adaptación por parte de los organismos al ecosistema; el índice de equitatividad funcional –Feve-, que cuantifica cómo el nicho funcional está siendo explorado por los organismos (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015) o a través del índice de divergencia funcional –FDiv-, el cual representa la varianza en los valores de un rasgo, ponderado por la abundancia de cada especie en la comunidad (Mason et al. 2003).

3.2 Ecología del grupo de estudio

La distribución geográfica de las lagartijas obedece a rasgos de historia de vida, factores históricos y mecanismos ecofisiológicos y ecológicos que les permiten mantener condiciones fisiológicas y de supervivencia óptimas en diversos ambientes (Urbina-Cardona et al. 2014). Estas características se denominan rasgos funcionales de cada individuo, los cuales son definidos como los rasgos morfológicos, fisiológicos, conductuales y ecológicos medidos a nivel individual, sin referencia al ambiente o cualquier otro nivel de organización (Violle et al. 2007).

Las lagartijas (Squamata) presentan características morfológicas, ecológicas y fisiológicas importantes como: 1. Capacidad de termorregulación (ectotermos), que les permite mantener una temperatura corporal relativamente constante y diferente o igual a la que les provee el ambiente, compensando así las altas y bajas temperaturas disponibles. 2. Bajas tasas metabólicas en comparación con otros vertebrados (endotermos), permitiéndoles estar presentes en hábitats terrestres y acuáticos. 3. Presencia de rasgos de historia de vida que implican un costo energético extremadamente bajo (Lara-Resendiz et al. 2013). 4. Oviparidad y viviparidad como modos reproductivos (Woolrich-Piña et al. 2006; Díaz de la Vega-Pérez et al. 2014). 5. Miembros con una morfología característica que determina en parte la respuesta del organismo a gradientes ambientales y a la estructura de la vegetación, por ejemplo, patas cortas o largas, número y forma de las lamelas de los dígitos (Lara-Resendiz et al. 2013). 6. Estrategias de forrajeo que determinan el tipo de inversión energética en el desplazamiento en busca de la presa (búsqueda activa o pasiva). 7. El uso diferenciado de hábitats acuáticos, arbóreos, terrestres [saxícolas o hipógeos (debajo de hojarasca)], que, junto a la temporalidad, ayudan a relajar la competencia entre las lagartijas y estimulan la

repartición de los recursos de manera espacial y temporal (Díaz de la Vega-Pérez et al. 2014).

8. Actividad, como especies diurnas, crepusculares o nocturnas. 9. Alta variabilidad de hábitos alimenticios como carnívoros, insectívoros u omnívoros.

Estos rasgos son funcionales debido a su papel en la respuesta de las especies a la variación ambiental, a los procesos de los ecosistemas como el reciclaje de nutrientes, bioturbación, flujo de materia y energía a través de cadenas tróficas, como depredador-presas (Cortés-Gómez et al. 2015).



Figura 1. Fotografías de las 18 especies de lagartijas consideradas para esta tesis, que ocurren en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. (A) *Anolis barkeri* (B) *Anolis lemurinus* (C) *Anolis rodriguezi* (D) *Anolis sagrei* (E) *Anolis sericeus* (F) *Anolis tropidonotus* (G) *Anolis unifromis* (H) *Basiliscus vittatus* (I) *Corytophanes hernandesii* (J) *Hemidactylus frenatus* (K) *Holcosus amphigrammus* (L) *Iguana iguana* (M) *Lepidophyma sylvaticum* (N) *Lepidophyma tuxtlae* (O) *Sceloporus teapensis* (P) *Sceloporus variabilis* (Q) *Scincella cherriei* (R) *Sphaerodactylus glaucus*. Fotografías tomadas por: Christian Berriozabal-Islas (Q), Erick Cruz-Monter (C, D, E, H, J, R, T), Zahira Hernández-Ronzón (A, B, F, G, I, K, L, M, N, O, P, S).

4. Justificación

La comunidad de lagartijas perteneciente a la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas se compone de 13 familias, 20 géneros, y 35 especies documentadas hasta el momento. Estudios previos muestran que la región presenta una pérdida de continuidad en la cual una gran parte del hábitat ha sido transformada en un gran número de pequeños parches que se encuentran aislados entre sí por un conjunto de hábitats diferentes al original (selva alta perennifolia, borde de selva y selva muy perturbada), lo que ha ocasionado que aquellas especies de lagartijas tropicales que toleran o hacen uso de los parches, lleguen a ser menos vulnerables a la fragmentación que aquellas especies que la evitan.

En este contexto, el presente estudio pretende ampliar los conocimientos de la ecología funcional en estos ambientes utilizando índices para evaluar la DF debido a que podría presentar una elevada cantidad de rasgos funcionales en respuesta a los gradientes de perturbación en los que se encuentra la región.

5. Hipótesis

H1. La región de Los Tuxtlas es un ambiente tropical que cuenta con una alta diversidad de especies de lagartijas, una considerable complejidad estructural, así como un gran número de microhábitats. Se sabe que las lagartijas presentan diversas características que les permiten tolerar los efectos de la fragmentación del ecosistema, y por lo tanto, pueden explotar los recursos espacio-alimento de forma óptima. Sin embargo, como consecuencia de las actividades antropogénicas, la región se ha dividido en parches de zonas conservadas, borde de selva y zonas muy perturbadas que pueden llegar a convertirse en una barrera para la dispersión del grupo de estudio.

Considerando lo anterior, se espera que en las zonas conservadas exista una mayor riqueza y diversidad de especies, así como valores más altos de diversidad funcional que en las zonas perturbadas.

H2. Las zonas perturbadas de la región son zonas en las que existe una gran cantidad de microhábitats, por lo que hay especies que son menos vulnerables a la fragmentación y pueden permanecer en estos sitios. Por lo tanto, los valores de diversidad funcional en los sitios perturbados pueden ser similares a los valores de selva alta perennifolia.

6. Objetivos

6.1 General

Determinar la diversidad funcional (DF) de la comunidad de lagartijas de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, mediante el uso de diferentes índices, para determinar si está relacionada con el grado de perturbación ambiental.

6.2 Específicos

1. Establecer la lista de especies de la comunidad de lagartijas en tres ambientes con diferente grado de perturbación (Selva alta perennifolia, borde de selva y selva muy perturbada), para comparar la riqueza, abundancia y diversidad de especies de la comunidad de lagartijas en los tres sitios estudiados.
2. Obtener información de los rasgos funcionales de las especies registradas para obtener los valores de DF.
3. Determinar y comparar la riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), y dispersión funcional (FDis) de la comunidad de lagartijas en los tres sitios estudiados.

7. Métodos

7.1 Área de estudio

La Sierra de Los Tuxtlas está ubicada en la llanura costera del sur del Golfo de México, prácticamente sobre la costa. Se localiza aproximadamente entre los 18°10' y 18°45' latitud norte y 94°42' y 95°27' de longitud oeste, con un área de 90 por 50 Km² (Siemens, 2009). El área que comprende la Reserva de la Biosfera está ubicada en los municipios de Catemaco, Mecayapan, Pajapan, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Soteapan y Tatahuicapan de Juárez. La reserva consiste de tres áreas como zona núcleo, que son el Volcán San Martín Tuxtla, el Volcán Santa Martha y, el Volcán San Martín Pajapan (29,720 hectáreas) y el resto (125,402 hectáreas) integran la zona de amortiguamiento (Siemens, 2009).

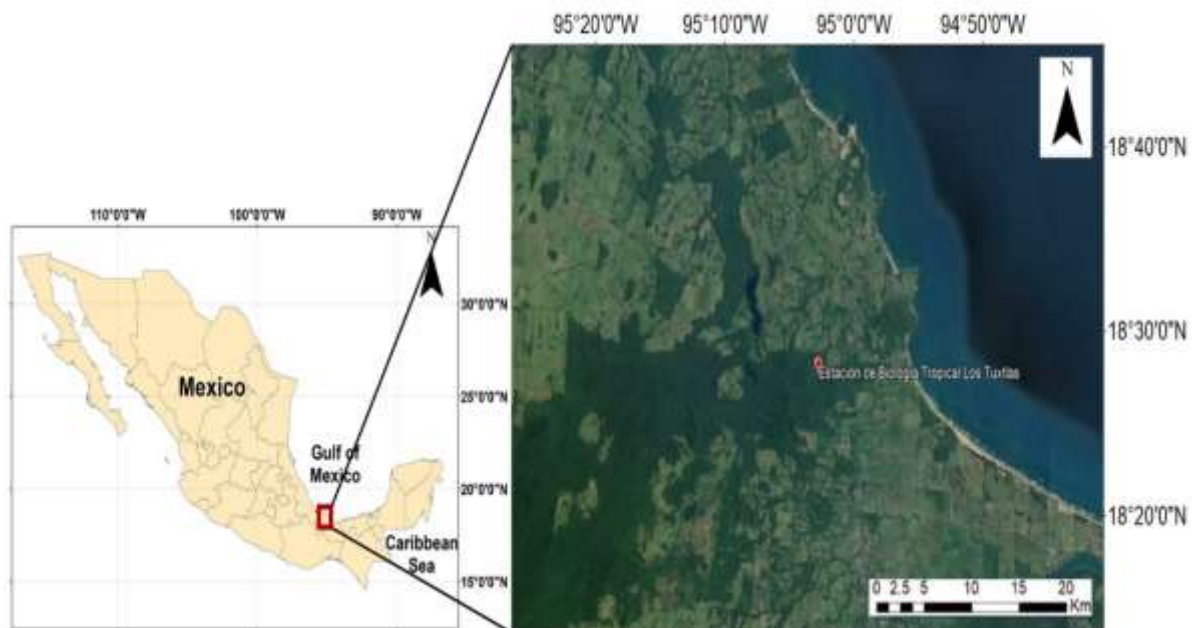


Figura 2. Ubicación de la Reserva Biológica de Los Tuxtlas (zona delimitada), en el sureste del estado de Veracruz, y la Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas.

7.1.1 Descripción de los sitios

Los criterios para establecer los sitios conservados, se determinaron por medio de la presencia del 50% de cobertura vegetal. Sin presencia de potreros, zonas urbanas y/o de construcción. El porcentaje de cobertura vegetal para estos sitios se definió mediante la consulta del trabajo realizado por Vega-Vela et al. 2018.

En cuanto a los sitios perturbados, se consideró una pérdida del 70.6% de cobertura vegetal, con presencia de intervención humana. Finalmente, para establecer los sitios completamente perturbados, se consideró una pérdida del 83.64% de cobertura vegetal, presencia de potreros, cultivos, carreteras, zonas residenciales y/o de construcción. El porcentaje de cobertura vegetal para los dos ambientes se definió mediante la consulta del trabajo realizado por Ramírez-Ramírez, 2011.

7.1.2 Sitio conservado: *Selva alta perennifolia*

Es una comunidad biológicamente compleja, en la cual predominan árboles siempre verdes que alcanzan alturas de 30 a 40 m de alto. Comúnmente no todos los componentes son estrictamente perennifolios, pues algunos pierden sus hojas durante una corta temporada en la parte seca del año, que a menudo coincide con la época de floración de los árboles (Sánchez-Pérez et al. 2011; Figura 3). A pesar de ello, debido sobre todo a la falta de coincidencia del periodo de caída de las hojas entre las diferentes especies, el bosque nunca pierde totalmente su verdor (*selva alta perennifolia*).

El número de especies que componen el estrato superior de este tipo de vegetación es por regla general, grande y a menudo no es fácil determinar cuál de los árboles (especie) es realmente dominante (Sánchez-Pérez et al. 2011). Son árboles de troncos rectos, la copa a

menudo presenta formas piramidales achatadas o más o menos esféricas. Tienen contrafuertes bien desarrollados, los diámetros de los troncos oscilan entre 40 y 80 cm, aunque no son raros los individuos con diámetros mayores de 1.5 m y 2 m. Las hojas de los árboles son en general, de tamaño mediano a moderadamente grande, a menudo de textura coriácea; coloraciones más bien oscuras con el haz brillante (Acebey y Krömer, 2008; Sánchez-Pérez et al. 2011. Figura 3).



Figura 3. Selva alta perennifolia, estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz. Fotografía de Christian Said Berriozabal Islas.

7.1.3 Sitio perturbado: Borde de selva

A pesar de la deforestación y deterioro de selvas tropicales en la región de Los Tuxtlas, la zona aún se reconoce por su importancia en la biodiversidad a nivel nacional y mundial, debido a que todavía contiene relictos extensos de selva alta perennifolia que albergan una gran diversidad de flora y fauna, muchas especies amenazadas o en peligro de extinción

(NOM-059-SEMARNAT, 2010), parches que aún conservan un porcentaje considerable de cobertura vegetal (Vega-Vela et al. 2018; Figura 4).



Figura 4. Selva perturbada: borde de selva, región Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz. Foto de Christian Said Berriozabal Islas.

7.1.4 Selva muy perturbada (potreros)

La selva alta perennifolia, es un ecosistema con un área reducida y fragmentada en el sureste de la República Mexicana, como una consecuencia de las actividades antropogénicas que han producido una fuerte destrucción del hábitat que ha ocasionado un cambio de uso de suelo. Dentro de las principales actividades humanas que han provocado la fragmentación de la región de Los Tuxtlas se encuentran los potreros, terrenos de cultivo y de acahuals, que después de ser deforestados se van regenerando, llegando a convertirse en un proceso de sucesión vegetativa (Díaz-Rojas, 2002; Vega-Vela et al. 2018; Figura 5).



Figura 5. Selva muy perturbada (potreros), región Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz. Foto de Christian Said Berriozabal Islas.

7.2 Muestreo de lagartijas

Para el registro de las especies de lagartijas, se realizaron dos muestreos: el primero durante el mes de marzo del año 2019, y el segundo durante el mes de diciembre de 2019. Ambos tuvieron una duración de cinco días cada uno. Se establecieron tres trayectos al día por cada tipo de ambiente, en los que se realizaron recorridos diurnos, crepusculares y nocturnos para registrar la riqueza y abundancia de especies de lagartijas, así como sus horas de actividad, por lo que al final del muestreo se realizaron 45 recorridos.

Éstos se diseñaron con 500 m de largo y 6 m de ancho (Figura 6). Fueron recorridos sistemáticamente por 4 personas, abarcando 4h en la mañana, 4h en la tarde y 4h en la noche con un esfuerzo de muestreo de 9h/por día/por persona para la búsqueda de lagartijas, concluyendo con un esfuerzo de muestreo total de 360h/persona. (Gallina-Tessaro et al. 2003,

Santoyo-Brito y Lemos-Espinal, 2010). Se revisaron todos los tipos de microhábitats terrestres, como troncos caídos, rocas, y suelo. Así como microhábitats acuáticos y arborícolas: corteza de los árboles, ramas, rocas y cavidades de troncos (García y Cabrera-Reyes, 2008).

A cada individuo de las diferentes especies, se le tomaron medidas morfológicas, como longitud hocico cloaca (LHC), peso (g), hábito, actividad, velocidad de escape, modo reproductivo, tipo de forrajeo, hábitat y microhábitat, para posteriormente liberarlas en el sitio en que fueron capturados (Zamora-Abrego y Ortega-León, 2016).



Figura 6. Ubicación de los 15 trayectos en selva alta perennifolia (puntos verdes), 15 trayectos en borde de selva (puntos amarillos), y 15 trayectos en selva muy perturbada (puntos rojos), establecidos para este estudio.

7.3 Análisis de datos

7.3.1 *Compleitud de inventarios*

Para evaluar si los inventarios de especies incluían una representación completa del ensamblaje de cada ambiente, se realizaron curvas de acumulación de especies con el software EstimateS V.9.1.0 (Colwell, 2005). Para esto, se utilizaron los estimadores no paramétricos ACE y Chao 1, ya que toman en cuenta la abundancia de individuos pertenecientes a cada especie dentro de la muestra; además, evalúan de forma diferente a las especies raras y abundantes, considerando como singletons a las especies representadas por sólo un individuo, o doubletons a las especies representadas por dos individuos en la muestra (Colwell y Coddington, 1994).

El estimador ACE, utiliza datos de abundancia y se basa en el concepto estadístico de cobertura de muestreo, que se refiere a la suma de las probabilidades de encontrar especies observadas dentro del total de especies presentes, pero no observadas (Colwell et al. 2004). Se utiliza para las estimaciones para diez o menos individuos por muestra. Por otra parte, Chao 1, es un estimador del número de especies en una comunidad, que se basa en el número de especies raras en la muestra, esto en comparación con las especies que pueden estar representadas por numerosos individuos (Moreno, 2001).

7.3.2 *Riqueza de especies*

Para comparar la riqueza de especies entre los tres tipos de ambientes, se realizaron curvas de rarefacción mediante el software PAST (Hammer et al. 2001). Éstas permiten conocer la riqueza de especies entre comunidades.

7.3.3 Estructura y equidad

Para comparar la distribución de la abundancia entre las especies de cada comunidad vegetal, así como su equidad, se generaron curvas de Whittaker o de rango-abundancia en el software GraphPad Prism 8.2.0 (GraphPad inc, 2019), las cuales consideran tanto el número de especies como de individuos registrados por especie con base en el $\log_{10}(P_i)$.

Las curvas de rango-abundancia determinan los patrones de distribución de la abundancia de las especies en las comunidades ecológicas. Se obtienen al ordenar jerárquicamente a las especies presentes en cada unidad de muestreo. Se coloca primero la de mayor abundancia y, con base en esta ordenación, se obtiene un perfil de abundancias por rango. En estas curvas, las abundancias se representan en escala logarítmica (en este caso base 10) y presentan la enorme ventaja de que resumen gran cantidad de información en poco espacio (Magurran, 1998; Feinsinger, 2003).

7.3.4 Diversidad de especies

La diversidad de especies se obtuvo con la fórmula de diversidad verdadera de Jost, que calcula el número de especies efectivas:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

donde:

qD = diversidad verdadera (Jost 2006).

p_i = abundancia relativa (abundancia proporcional).

S = número de especies.

q= orden de la diversidad (Jost, 2006; Jost, 2007; Tuomisto, 2010a, b; Tuomisto, 2011).

El valor de q determina qué tanto influyen las especies comunes o las especies raras sobre la medida de la diversidad (Hill, 1973). En este sentido, se consideró la diversidad de orden cero, lo que equivale a la riqueza de especies (${}^0D = S$), ya que, de esta forma, la fórmula de la diversidad verdadera no es susceptible a la abundancia relativa de las especies. Posteriormente se consideró la diversidad verdadera de orden 1 (1 D), en la que se toman en cuenta todas las especies en el valor de diversidad (Hill 1973; Jost, 2006; Jost, 2007; Tuomisto, 2010a, b; Tuomisto, 2011; Moreno et al. 2011).

$${}^1D = \exp(H') = \exp\left[-\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i\right]$$

Para este trabajo, las dos medidas (riqueza de especies y 1 D) se calcularon para cada tipo de vegetación (selva alta perennifolia, borde de selva y selva muy perturbada).

7.4 Medición de la Diversidad Funcional

7.4.1 Rasgos funcionales

Hodgson et al. (1999), mencionan que se deben considerar aquellos rasgos funcionales que sean particulares de los individuos a estudiar, simples, funcionalmente explícitos y descriptivos. De igual forma, Violle et al. (2007), sugieren que los rasgos seleccionados deben establecerse a nivel de especie, ya que esto permite la observación de diferencias en rasgos funcionales entre especies a lo largo de un gradiente espacial o temporal.

Para este estudio los rasgos funcionales se obtuvieron mediante trabajos publicados (Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2008; Villagrán-Santa Cruz et al. 2009; Castañeda-Hernández et al. 2011; Brandley et al. 2012; Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2013; Martínez-

Salazar et al. 2015; García-Rosales y Martínez-Coronel, 2016; Palacios-Aguilar et al. 2018; Caicedo-Portilla, 2019; Grisales-Martínez y Rendón-Valencia, 2019; Regido-Mosquera et al. 2019; Guzmán-Torres, 2021), y de la información obtenida durante el trabajo de campo de este estudio.

Se tomaron los rasgos funcionales de las especies registradas, rasgos que pueden reflejar la forma de responder y sobrevivir a las condiciones ambientales de la zona, así como la relación entre rasgos y el uso del hábitat (Cuadro 1; Casanoves et al. 2011). Las medidas de DF se estimaron a partir de la información de seis rasgos funcionales y dos características morfológicas: el tamaño de la longitud hocico-cloaca (LHC), y la biomasa de individuos adultos de cada especie (Cuadro 1).

1. La biomasa, se obtuvo por medio del peso en vivo promedio de cada especie, estimado en todos los individuos registrados en cada uno de los trayectos.

2. La longitud hocico-cloaca (LHC), se obtuvo como el promedio de la longitud del cuerpo para cada especie, a partir de los valores de todos los individuos registrados en campo (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2014).

3. El tipo de forrajeo, fue determinado por la forma en que las especies consiguen su alimento, siendo catalogadas como de forrajeo activo, aquellas especies que, durante gran parte del día se encuentran recorriendo el sotobosque en busca de presas, o bien forrajeo pasivo, “sentar y esperar”, como las especies del género *Sceloporus*, que esperan a que pase su presa para atraparla (Flores-Villela et al. 2014).

4. En cuanto a la **Dieta**, este rasgo refleja la función de cada una de las especies con base en la preferencia del alimento dentro de la misma comunidad, que puede ser insectívora, carnívora, omnívora o generalista (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2014).

5. **El periodo de actividad**, se clasificó según las horas de mayor actividad que presentan cada una de las especies, ya sea durante la noche (nocturna) o durante ciertas horas del día (diurna) (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2014).

6. **Hábito**, se refiere al espacio que reúne las condiciones y características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia de una especie (microhábitat), es decir, para que pueda perpetuar su presencia (Macip-Ríos et al., 2013).

7. **La velocidad de escape**, se determinó mediante información obtenida de trabajos publicados (Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2008; Castañeda-Hernández et al. 2011; Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2013; Martínez-Salazar et al. 2015; Caicedo-Portilla, 2019; Grisales-Martínez y Rendón-Valencia, 2019; Regido-Mosquera et al. 2019; Guzmán-Tórres, 2021). Ésta refleja la velocidad en que se mueven los individuos de cada especie en los diferentes ambientes como respuesta a los depredadores (Cuadro 1); y puede expresarse a través de diferentes medios de conducta, como usar la velocidad, estar cerca de sus refugios o bien usar el camuflaje.

8. **Modos reproductivos**, representados por las estrategias reproductivas que han desarrollado los saurios para adaptarse a diversos factores ambientales o fisiológicos. Estos modos pueden ser la oviparidad o viviparidad. En este sentido, la forma del cuerpo es muy relevante, ya que las lagartijas vivíparas presentan cuerpos alargados y aplanados, mientras que las lagartijas ovíparas presentan cuerpos robustos (Márquez y Mayén, 2010).

Cuadro 1. Rasgos funcionales utilizados para evaluar la diversidad funcional de la comunidad de lagartijas de la región de Los Tuxtlas.

Rasgos	Tipo de variable y niveles
Forrajeo	Categórica: 1 activo, 2 sentar y esperar
Dieta	Categórica: 1 insectívora, 2 herbívora, 3 omnívora, 4 carnívora
Hábito	Categórica: 1 saxícola, 2 terrestre, 3 arborícola, acuática
Actividad	Categórica: 1 diurna, 2 crepuscular, 3 nocturna
Modo reproductivo	Categórica: 1 ovípara, 2 vivípara
Velocidad de escape	Categórica: 1 lento, 2 rápido
Biomasa	Promedio del peso vivo de cada especie
Longitud hocico cloaca (LHC)	Promedio de la LHC de cada especie

7.4.2 Cuantificación de las medidas de Diversidad Funcional

Para expresar la DF, se pueden utilizar las medidas discontinuas, las cuales consideran los rasgos funcionales en una comunidad, y las medidas continuas, que consideran la medición de la DF a partir de la integración de índices (Petchey y Gastón, 2006). Para obtener los valores de DF, se calcularon tres medidas como variables de respuesta de la DF, por medio de métodos multivariados: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y dispersión funcional (FDis). Al considerar estos tres componentes en forma conjunta, se obtiene la caracterización funcional del ensamblaje (Villéger et al. 2008). Para obtener los índices (basados en el perfil de los rasgos de cada especie), se utilizó el software R v 4.0.2 (Casanoves et al., 2011).

La riqueza funcional (FRic) mide todo el espacio funcional ocupado por la comunidad en el cual están presentes todos los rasgos de todas las especies (Cornwell et al. 2006; Villéger

et al. 2008), es decir, qué tan variados son los valores correspondientes a cada uno de los rasgos estudiados en la comunidad. Para calcular la riqueza funcional, el número de especies debe ser superior al número de rasgos utilizados en el estudio. El análisis de riqueza funcional no tiene en cuenta las abundancias relativas de las especies puesto que simplemente engloba todos los rasgos y sus valores dentro del espacio funcional, sin tener en cuenta la proporción de estos en la comunidad estudiada.

La equidad funcional (FEve) propuesta por Villéger et al. (2008), es la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad en un espacio funcional (Villéger et al. 2010). Una baja equidad implicaría que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas, pero subutilizadas. Esto podría reducir la productividad e incrementar la oportunidad de que posibles invasores se establezcan (Mason et al. 2005; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

Finalmente, la dispersión funcional (FDis) (Anderson, 2006; Laliberté y Legendre, 2010; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015), describe el grado de heterogeneidad de los rasgos funcionales de una comunidad. La dispersión funcional aumenta con el incremento del número de procesos ecológicos, ya que estos producen una mayor diferenciación del ecosistema. Esto inducirá a las especies a la diferenciación para así minimizar la competencia entre ellas. Un mayor valor de dispersión funcional indicará que existe adaptación por parte de los organismos al ecosistema, lo que implica una mayor resistencia a la hora de recibir especies invasoras puesto que existe un mayor número de nichos ocupados. Por otra parte, si se produce una pérdida de especies, es probable que se produzca mayor pérdida de diversidad funcional, ya que una dispersión funcional alta implica que algunas funciones del ecosistema

están estrictamente ligadas a un número reducido de especies (Anderson, 2006; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

8. Resultados

8.1 Diversidad de especies

8.1.1 Riqueza de especies y completitud de los inventarios de cada ambiente

Durante el periodo de muestreo, se registraron un total de 493 individuos pertenecientes a 18 especies, 10 familias y 10 géneros (Cuadro 2). En la selva alta perennifolia se encontraron 15 especies, en borde de selva 10 especies, y en selva muy perturbada, 5 especies.

Cuadro 2. Lista de especies de lagartijas registradas durante el trabajo de campo, agrupadas con sus respectivas familias.

Familia/Especie	Familia/Especie
Corytophanidae	Phrynosomatidae
<i>Basiliscus vittatus</i>	<i>Sceloporus teapensis</i>
<i>Corytophanes hernandesii</i>	<i>Sceloporus variabilis</i>
Dactyloidae	
<i>Anolis barkeri</i>	
<i>Anolis sagrei</i>	Scincidae
<i>Anolis sericeus</i>	<i>Scincella cherriei</i>
<i>Anolis uniformis</i>	
<i>Anolis lemurinus</i>	
<i>Anolis rodriguezi</i>	
<i>Anolis tropidonotus</i>	
Gekkonidae	Sphaerodactylidae
<i>Hemidactylus frenatus</i>	<i>Sphaerodactylus glaucus</i>
	Teiidae
Iguanidae	<i>Holcosus amphigrammus</i>
<i>Iguana iguana</i>	
	Xantusiidae
	<i>Lepidophyma sylvaticum</i>
	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>

Mediante las curvas de rarefacción (Figura 7), se comparó la riqueza de especies entre los tres tipos de ambiente. Éstas indican que la selva alta perennifolia resultó tener el mayor número de especies (15), mientras que en los ambientes modificados mostraron una menor

riqueza, obteniendo 10 especies para borde de selva y 5 especies para selva muy perturbada (Figura 7).

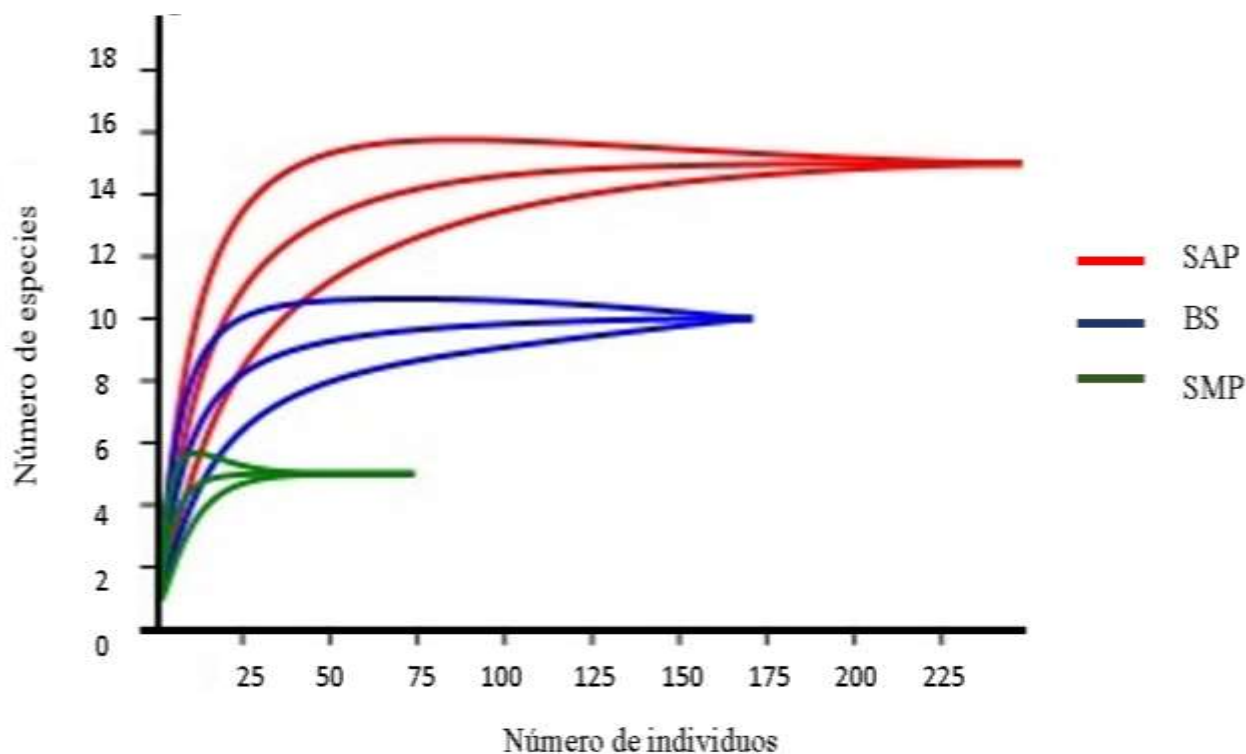


Figura 7. Curvas de rarefacción de la comunidad de lagartijas, donde se compara la riqueza de especies entre los tres tipos de ambiente (selva alta perennifolia [rojo], borde de selva [verde] y selva muy perturbada [azul]).

La curva de acumulación de especies observadas y estimadas en selva alta perennifolia (Figura 8), muestra que se alcanzó el número asintótico para 15 especies, y tomando en cuenta que los modelos de ACE y Chao 1 estimaron que el número asintótico esperado fue de 15 especies, se puede argumentar que el censo de la comunidad de lagartijas en dicho ambiente está completo. Lo mismo sucede con la comunidad de lagartijas en borde de selva (Figura 9), selva muy perturbada (Figura 10) y la curva general (Figura 11), ya que

para la primera se alcanzó el número asintótico para 10 especies, coincidiendo con la estimación de ACE y Chao 1, mientras que, para la segunda, el número asintótico se alcanzó para cinco especies, y para la curva general, el número asintótico fue para 18 especies.

La prueba de ANOVA mostró que existen diferencias estadísticamente significativas en la diversidad de especies entre los tres ambientes ($F= 2.09$ $p<0.05$)

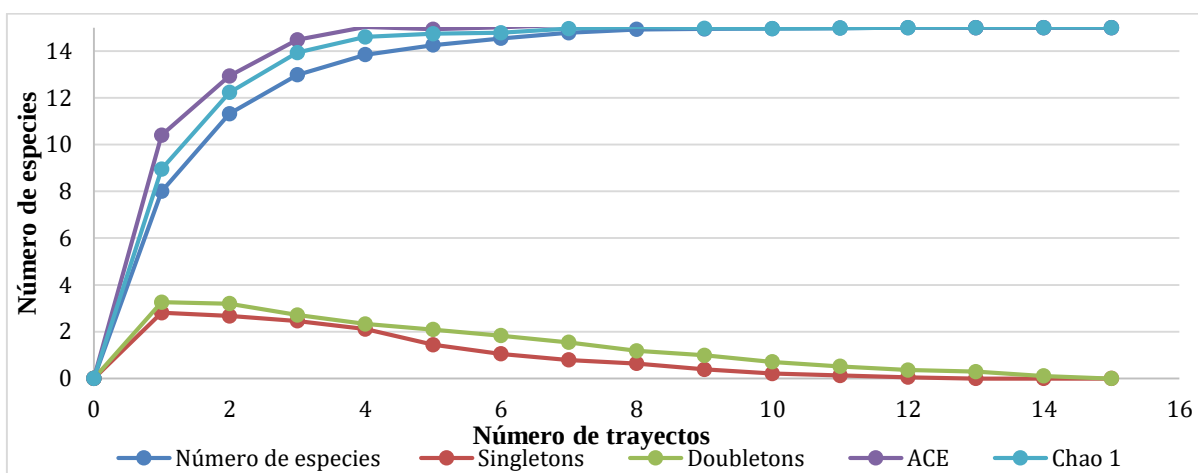


Figura 8. Curva de acumulación de especies de lagartijas en selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas.

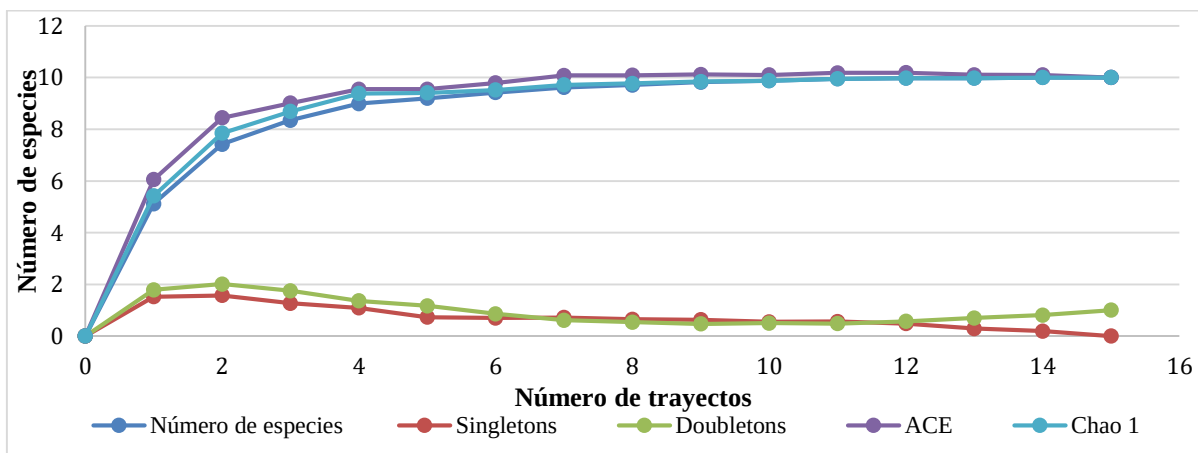


Figura 9. Curva de acumulación de especies de lagartijas en borde de selva, en la región de Los Tuxtlas.

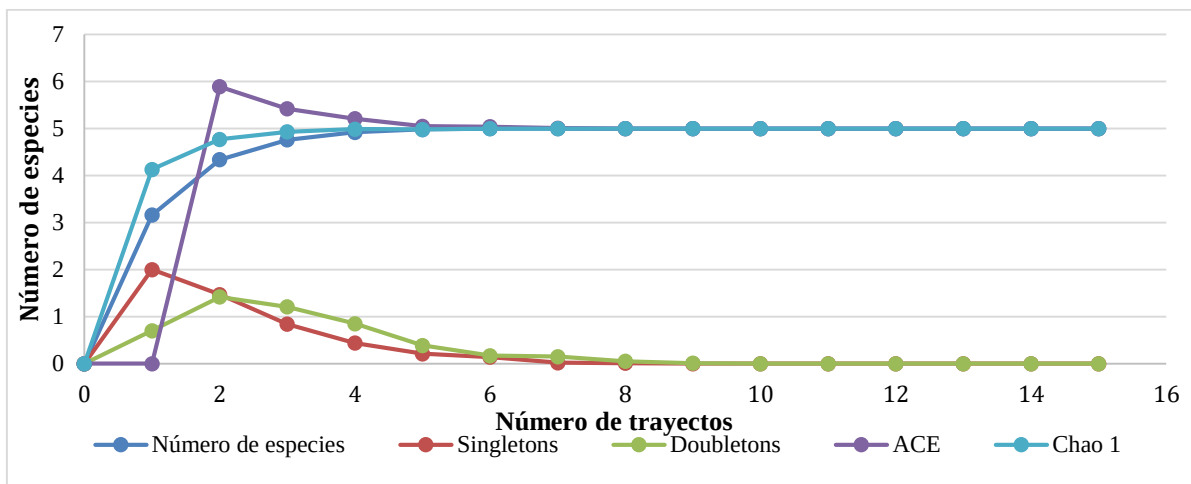


Figura 10. Curva de acumulación de especies de lagartijas en selva muy perturbada, en la región de Los Tuxtlas.

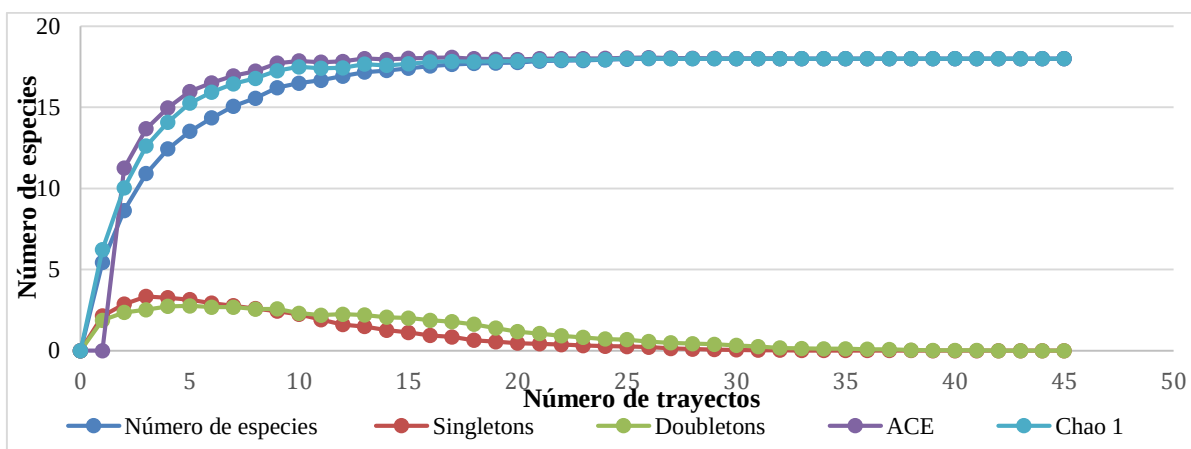


Figura 11. Curva general de acumulación de especies de lagartijas de los tres tipos de ambientes (selva alta perennifolia, borde de selva y selva muy perturbada) en la región de Los Tuxtlas.

8.1.2 Estructura y equidad

La gráfica de rango-abundancia, mostró que, en selva alta perennifolia conservada, las especies *A. uniformis* con 41 individuos y *S. teapensis* con 33 individuos, fueron las especies dominantes, siendo este el ambiente con mayor equidad, donde el 85% de las especies osciló entre 3 y 33 individuos, por lo que, *A. uniformis* fue la especie con mayor abundancia. En

borde de selva, la especie dominante fue *H. amphigrammus* con 36 individuos y, por otro lado, en selva muy perturbada, las especies dominantes fueron *A. sericeus* y *A. uniformis*, ambas con 19 individuos. En general, *A. uniformis* fue la especie dominante presente en selva alta perennifolia conservada y selva muy perturbada. En cuanto a las especies de lagartijas poco comunes o raras, en selva alta perennifolia conservada fue *S. glaucus* con 3 individuos, para borde de selva fue *A. sagreii* con 2 individuos, y para selva muy perturbada fue *B. vittatus* con 9 individuos (Figura 12).

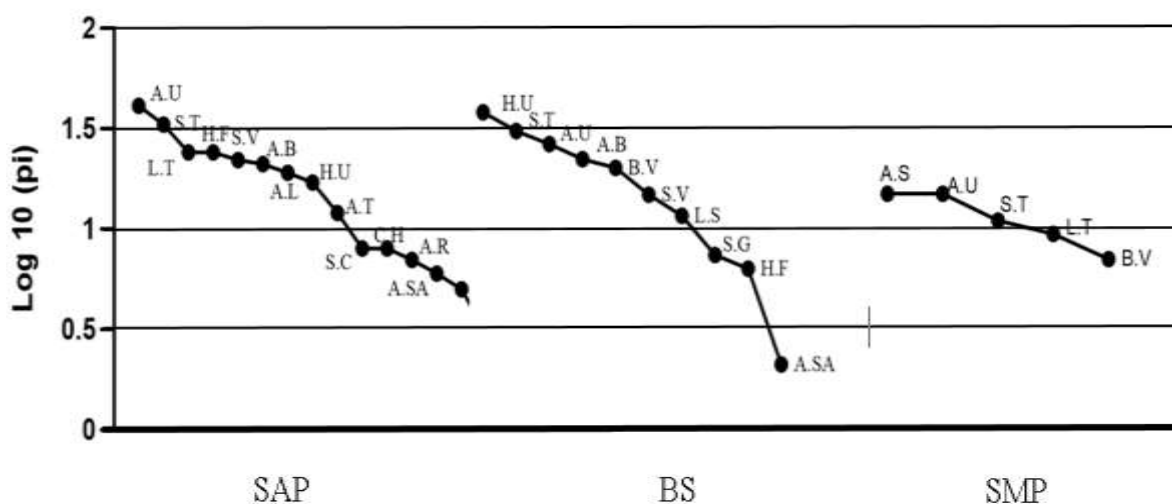


Figura 12. Curvas de rango-abundancia de lagartijas por ambiente (SAP= selva alta perennifolia, BS= borde de selva-, SMP= selva muy perturbada). Las letras representan las abreviaciones de cada especie en cada una de las curvas (A.B= *Anolis barkeri*, A.L= *Anolis lemurinus*, A.SA= *Anolis sagreii*, A.S= *Anolis sericeus*, A.R= *Anolis rodriguesii*, A.T= *Anolis tropidonotus*, A.U= *Anolis uniformis*, B.V= *Basiliscus vittatus*, C.H= *Corytophanes hernandesii*, H.F= *Hemidactylus frenatus*, H.U= *Holcosus amphigrammus*, I.I= *Iguana iguana*, L.S= *Lepidophyma sylvaticum*, L.T= *Lepidophyma tuxtlae*, S.T= *Sceloporus teapensis*, S.V= *Sceloporus varibilis*, S.C= *Scincella cherriei*, S.G= *Sphaerodactylus glaucus*).

8.1.3 Diversidad

La selva alta perennifolia presentó el valor más alto de diversidad (12.29 especies efectivas), mientras que en borde de selva (7.27 especies efectivas) y en selva muy perturbada (4.66 especies efectivas) se obtuvo un valor menor. Estos resultados indican que, en selva alta perennifolia, la diversidad es mayor y hay casi el doble de especies de la diversidad que hay en los ambientes perturbados.

8.2 Diversidad funcional

8.2.1 Rasgos funcionales

El número de individuos por especie varió de tres hasta 41 en selva alta perennifolia conservada, mientras que, en borde de selva, el número de individuos por especie varió de dos a 36, y en selva muy perturbada, de nueve a 19 individuos. En la selva alta perennifolia, la especie de mayor tamaño y peso fue *Iguana iguana* (Cuadro 3), mientras que, en borde de selva, fue *Basiliscus vittatus* (Cuadro 4), y selva muy perturbada *Lepidophyma tuxtlae* (Cuadro 5).

Cuadro 3. Especies de lagartijas registradas, con número de individuos y biomasa en zonas de selva alta perennifolia.

Especie	Abundancia	Biomasa promedio (g)	LHC promedio (mm)
<i>Anolis barkeri</i>	21	6.95	54.49
<i>Anolis lemurinus</i>	19	7.77	41.87
<i>Anolis rodriguezii</i>	7	7.21	58.40
<i>Anolis sagrei</i>	6	6.96	55
<i>Anolis tropidonotus</i>	12	5.55	57.87
<i>Anolis uniformis</i>	41	6.32	53.03
<i>Corytophanes hernandesii</i>	8	6.24	44.90
<i>Hemidactylus frenatus</i>	24	7.70	53.05
<i>Holcosus amphigrammus</i>	17	9.48	74.14
<i>Iguana iguana</i>	5	543	1500

<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	24	8.38	62.42
<i>Sceloporus teapensis</i>	33	9.50	61.65
<i>Sceloporus variabilis</i>	22	8.79	57.41
<i>Scincella cherriei</i>	8	7.1	48.78
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	3	4.81	49.24
TOTAL	250		

Cuadro 4. Especies de lagartijas registradas, con número de individuos y biomasa en borde de selva alta perennifolia.

Especie	Abundancia	Biomasa promedio (g)	LHC (mm) promedio
<i>Anolis barkeri</i>	21	6.82	52.62
<i>Anolis sagrei</i>	2	6.91	56.10
<i>Anolis uniformis</i>	25	6.66	56.80
<i>Basiliscus vittatus</i>	19	28.31	140.22
<i>Hemidactylus frenatus</i>	6	9.82	55.22
<i>Holcosus amphigrammus</i>	36	9.12	72.27
<i>Lepidophyma sylvaticum</i>	11	7.99	65.70
<i>Sceloporus teapensis</i>	29	9.62	62.35
<i>Sceloporus variabilis</i>	14	8.72	55.84
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	7	5.02	49.45
TOTAL	170		

Cuadro 5. Especies de lagartijas registradas, con número de individuos y biomasa en zonas completamente perturbadas de selva alta perennifolia.

Especie	Abundancia	Biomasa promedio (gr)	LHC promedio
<i>Anolis sericeus</i>	19	6.43	44.55
<i>Anolis uniformis</i>	19	6.81	57.21
<i>Basiliscus vittatus</i>	9	27.47	107.94
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	12	7.91	64.58
<i>Sceloporus teapensis</i>	14	7.22	61.66
TOTAL	73		

De un total de 18 especies registradas, 10 resultaron ser insectívoras, cinco omnívoras, tres herbívoras y dos carnívoras. 15 especies son de forrajeo activo y tres de sentarse y esperar; 13 especies presentan hábitos arborícolas, siete terrestres, y tres saxícolas. 15 especies presentan actividad diurna, cuatro nocturna y cinco crepuscular. Finalmente, 13 especies presentan velocidad de movimiento rápida, dos velocidades medias y tres movimientos lentos (estrategia de escape elaborada).

Cuadro 6. Especies de lagartijas registradas en la región de Los Tuxtlas, con sus respectivos rasgos funcionales (ACT= activo, SE= sentar y esperar, ARB= arborícola, FOS= fosorial, TE=terrestre, SAX= saxícola, DIU= diurna, NOC= nocturna, CRE= crepuscular, LE= lenta, RAP= rápida, INS=insectívora, CAR= carnívora, ONM= omnívora, HER= herbívora, OVI= ovípara, VIV= vivípara).

Especie	Forrajeo	Hábito	Actividad	Velocidad	Dieta	Modo reproductivo
<i>Anolis barkeri</i>	ACT	ACU/AR B	DIU	RAP	INS	OVI
<i>Anolis lemurinus</i>	ACT	ARB	DIU/CRE	RAP	INS	OVI
<i>Anolis rodriguezii</i>	ACT	ARB	DIU/NOC	RAP	INS	OVI
<i>Anolis sagrei</i>	ACT	ARB/SA X	DIU	RAP	INS/H ER	OVI
<i>Anolis sericeus</i>	ACT	TER	DIU	RAP	HER	OVI
<i>Anolis tropidonotus</i>	ACT	ARB	DIU/CRE	RAP	INS	OVI
<i>Anolis uniformis</i>	SE	ARB	DIU	RAP	INS	OVI
<i>Basiliscus vittatus</i>	ACT	ARB/TE R/ACU	DIU	RAP	OMN	OVI
<i>Corytophanes hernandesii</i>	ACT	ARB	DIU/CRE	MED	OMN	OVI
<i>Hemidactylus frenatus</i>	ACT	ARB/SA X	NOC	LEN	INS	OVI
<i>Holcosus amphigrammus</i>	ACT	TER	DIU	RAP	OMN	OVI
<i>Iguana iguana</i>	ACT	ARB	DIU	LEN	INS/H ER	OVI
<i>Lepidophyma silvaticum</i>	ACT	ARB/FOS	NOC	RAP	OMN	OVI
<i>Lepidophyma</i>	SE	ARB/SA	DIU/NOC	LEN	OMN	OVI

<i>tuxtlae</i>		X	CRE			
<i>Sceloporus</i>	ACT	TER	DIU	RAP	INS	OVI
<i>teapensis</i>						
<i>Sceloporus</i>	SE	TER	DIU	RAP	INS	OVI
<i>variabilis</i>						
<i>Scincella cherriei</i>	ACT	ARB/TE	DIU/CRE	MED	CAR	OVI
		R				
<i>Sphaerodactylus</i>	ACT	TER/FOS	CRE/NO	RAP	CAR	OVI
<i>glaucus</i>			C			

8.2.2 Diversidad funcional

Los datos obtenidos para los índices de DF resultaron estadísticamente diferentes entre ambientes ($F = 47.38$ $p < 0.05$). La riqueza funcional (FRic) resultó ser más alta en selva alta perennifolia (5.94) que en borde de selva (5.14) y selva muy perturbada (3.92). En cuanto a la equidad funcional (FEve), los valores más altos resultaron en la selva alta perennifolia (0.61). Por último, el valor de dispersión funcional (FDis), fue mayor en selva muy perturbada (6.01).

Cuadro 7. Valores de DF de la comunidad de lagartijas de la región de Los Tuxtlas en los tres ambientes de selva alta perennifolia analizados: (FRic = riqueza funcional, FEve = equidad funcional y FDis = dispersión funcional).

	FRic	FEve	FDis
Selva alta perennifolia (SAP)	5.94	0.61	4.92
Borde de selva (SP)	5.14	0.47	5.86
Selva muy perturbada (SMP)	3.86	0.49	6.01

9. Discusión

9.1 Riqueza y diversidad de especies entre ambientes

Hoy en día, las poblaciones de reptiles presentan un declive a nivel mundial, asociado con la pérdida del hábitat, cambio climático y contaminación (Araujo et al. 2006; Wilson et al. 2013). Considerando lo anterior, los resultados obtenidos a partir del muestreo con 493 individuos registrados, pertenecientes a 18 especies, son parte de los pocos estudios sobre el ensamble de lagartijas que se realizan en la región de Los Tuxtlas (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

En este sentido, los valores obtenidos para este estudio varían en cuanto a la riqueza de especies y abundancia de individuos por especie, siendo estos mayores en los ambientes conservados, y menores en los ambientes modificados. Este patrón fue similar a lo encontrado en el trabajo de Berriozabal-Islas et al. (2017). Esto puede estar dado por la cantidad de recursos disponibles que se encuentran en cada uno de los tres tipos de ambiente, ya que la pérdida de cobertura vegetal conlleva a una reducción en la cantidad de recursos naturales disponibles, por lo tanto, en ambientes antropizados la riqueza de especies es menor (Alavez et al. 2019).

En cuanto a los valores de diversidad, se presentó un número considerable de especies que cuentan con altos niveles de abundancia, como *A. uniformis*, o *S. teapensis*, siendo especies dominantes en los tres ambientes. Por otra parte, *B. vittatus* que se registró únicamente en los ambientes antropizados, por lo tanto, es una especie muy tolerante a la perturbación, y ha podido adaptarse a la reducción de recursos naturales disponibles, como resultado de la pérdida de cobertura vegetal en la región de Los Tuxtlas en los últimos 33 años (Alavez et al. 2019).

No obstante, el mayor número de especies y de abundancias específicas se encontraron en las zonas conservadas del área estudiada, ya que, para selva alta perennifolia, se registraron 250 individuos pertenecientes a 15 de las 18 especies registradas para la región, mientras que en borde de selva se encontraron 170 individuos de 10 especies distintas, y en selva muy perturbada, 73 individuos pertenecientes a 5 especies. En este sentido, se han realizado investigaciones sobre la relación entre el estado de conservación ambiental y la riqueza de especies, en los que se obtuvieron resultados similares a los de este estudio.

Por ejemplo, Urbina-Cardona y Reynoso (2005), sugieren que existe una alta capacidad de adaptación por parte de algunas especies de lagartijas ante condiciones de perturbación ambiental por medio de ajustes fisiológicos. Algunas de estas especies son *A. uniformis* y *S. teapensis*, las cuales se registraron en los tres ambientes analizados en el presente trabajo.

Por otro lado, Berriozabal-Islas et al. (2017), evaluaron la riqueza específica de lagartijas en tres ambientes con diferente grado de perturbación (selva conservada, borde de selva y selva muy perturbada) en la Reserva de la Biósfera de Chamela, Jalisco, México; obteniendo que la riqueza específica fue mayor en los ambientes conservados, en comparación con ambientes perturbados.

Miranda-Huerta et al (2019) evaluaron el impacto de la pérdida de cobertura vegetal sobre la riqueza específica de odonatos en diversas ANP de México, entre ellas la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, obteniendo como resultados que entre menos cobertura vegetal exista, la riqueza de especies será menor. Por otra parte, Peña-Joya et al. (2020) realizaron un estudio sobre la discrepancia espacio temporal de especies de lagartijas en Sierra El Cuale,

México, en el que analizaron cuatro tipos de vegetación. Los niveles más altos de diversidad de especies se encontraron en los tipos de vegetación con menor altitud, ya que en esos ambientes.

De forma general para la comunidad de lagartijas, se logró una buena representatividad de especies con los estimadores de riqueza ACE y Chao 1 para los tres ambientes y para la comunidad en general (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005). Por otro lado, las curvas de rango abundancia muestran dos especies dominantes, *A. uniformis* presente en selva alta perennifolia y en selva muy perturbada, y *H. amphigrammus* en borde de selva; lo cual concuerda con las descripciones del registro de Vogt-Blodgett (2020), que menciona a las familias Dactyloidae y Teiidae como los taxones más ricos y abundantes en la región de Los Tuxtlas. Esto demuestra un patrón constante en el que las especies pueden estar utilizando los recursos de manera más amplia (generalistas), y por ello se distribuyeron en las zonas perturbadas con requerimientos menos específicos.

En otros estudios sobre el efecto de la perturbación antropogénica sobre la composición y estructura de anfibios y reptiles, se evidencia que el recambio de especies entre sitios con alta y baja perturbación es alto, con especies dominantes en lugares perturbados y especies raras en lugares poco perturbados, (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005). De esta manera, sitios de mayor complejidad como bosques primarios resultan tener mayor riqueza específica que los potreros, o zonas intervenidas, donde la complejidad es baja.

9.2 Rasgos y diversidad funcional

El objetivo del enfoque funcional, es comprender las características de las comunidades para interpretar la forma en que los rasgos funcionales asociados a la etología, morfología, entre otros, determinan la eficiencia y el éxito de las especies en el ambiente. En este sentido, se han planteado dos aproximaciones; una es mediante los índices de diversidad funcional (Mason et al. 2003; Mouchet et al. 2010; Villéger et al. 2010; Mouillot et al. 2013; Elleouet et al. 2014; Monnet et al. 2014), y la otra es por medio del estudio de grupos funcionales (Blondel, 2003; Dumay et al. 2004; Podani y Schmera, 2006). Al analizar ambas aproximaciones se podría dilucidar de forma más clara las características que permiten la permanencia y cambios de las especies en el ambiente.

Es necesario identificar los rasgos de las especies para poder evaluar los efectos de la perturbación del hábitat sobre la DF de las comunidades de reptiles escamados, ya que la perturbación influye de forma diferente en las especies, puesto que su vulnerabilidad ante las perturbaciones depende en gran medida de los rasgos que presentan y, por ende, estos definirán cómo responderán las especies frente al disturbio ambiental (Hooper et al. 2005).

Por ejemplo, en este trabajo, las lagartijas que abundan en los ambientes modificados presentan una velocidad de escape rápida (*A. sericeus*, *B. vittatus*, *L. tuxtlae*, *A. uniformis* y *S. teapensis*), mientras que las especies propias de ambientes conservados (*A. leurolus*, *A. rodriguezii*, *A. tropidonotus*, *C. hernandesii*, *I. iguana*, *S. cherriei* y *S. glaucus*), presentan velocidad de escape lenta-media. Esto puede deberse a que en los ambientes conservados hay más espacios para protegerse de depredadores, mientras que en los ambientes perturbados hay sitios como agujeros, troncos o rocas (entre otros) para protegerse de los depredadores,

pero, debido a la pérdida de cobertura vegetal, la cantidad de estos sitios no es suficiente, y, por ende, las lagartijas necesitan escapar rápidamente (Greene, 1988; Endler, 1991).

Por otra parte, en cuanto a la dieta se refiere, las especies registradas en ambientes conservados presentan una dieta específica (carnívoros, herbívoros, o insectívoros), incluidas las especies que presentan más de un tipo de dieta (p.ej. insectívoros y herbívoros). Esto puede estar dado por la cantidad de recursos disponibles que hay en estos ambientes, y ya que la abundancia de recursos es mayor, las lagartijas pueden explotar los recursos del lugar de forma específica o general.

La mayor parte de especies omnívoras se encontraron en los ambientes perturbados. Esto puede deberse a que en estos ambientes la disponibilidad de recursos que pueden consumir es menor, y esto ocasiona que las especies se adecúen a ser más generalistas, estrategia que les favorece al disminuir en este ambiente la cantidad de tipos de presas; así que consumen todo lo que puedan aprovechar del ambiente (Pinto-Aguirre, 2014).

Otros autores como Berriozabal-islas et al. (2017) y Lemus-Mejía (2017), han trabajado con rasgos funcionales de lagartijas, similares a los que se consideraron en el presente estudio, por lo que, trabajar con rasgos funcionales parecidos o iguales, así como calcular los mismos índices de DF en diferentes investigaciones, permite definir grupos funcionales de manera uniforme, y de esta forma, es posible analizar la relación y variación de la DF de las especies de lagartijas que coinciden en diferentes trabajos y regiones de México.

La riqueza funcional (FRic) resultó ser más alta en selva alta perennifolia (6.07) que en borde de selva (5.82) y selva muy perturbada (4.02), lo que sugiere que podría existir relación entre las características del hábitat y los rasgos de las especies, pues algunos de

estos se encuentran estrechamente asociados a lugares con mayor grado de conservación, resultando en que algunas especies sean más vulnerables a las perturbaciones, que influyen en las respuestas y estructura de la comunidad de lagartijas, es decir, que están estrictamente en función de las características del hábitat y, por lo tanto, se encontrará un mayor número de rasgos funcionales en ambientes conservados que en ambientes perturbados. Considerando lo antes mencionado, y de acuerdo con los valores de FRic obtenidos para selva alta perennifolia, en estos ambientes, los recursos potencialmente disponibles están siendo explotados, mientras que en borde de selva y selva muy perturbada hay una disminución de recursos disponibles.

En este sentido, las características del hábitat influyen considerablemente en la biología de las especies de lagartijas, por ejemplo, en la selección del hábitat y disponibilidad de los recursos espacio-alimento, la variabilidad en la dieta es un rasgo de gran importancia, ya que especies que cuentan con una dieta amplia (generalistas) tienen mayor probabilidad de sobrevivir, tanto en ambientes conservados como en ambientes modificados, ya que pueden adecuarse a los recursos alimenticios disponibles en todos los ambientes (Conroy, 1999; Villagrán-Meya et al. 2006).

Dicho lo anterior, en este trabajo se observó que las especies realizan sus funciones con base en las características del ambiente, por ejemplo, en selva alta perennifolia, *I. iguana* y *A. lemurinus* presentan rasgos funcionales que les permiten tener mayor éxito, ya que el tipo de vegetación (árboles de mayor altura), confiere a los individuos de estas especies una ventaja para escapar de los depredadores y sobrevivir, forrajear, utilizar las bases de los árboles para construir sus nidos, entre otros (Valderrama-Salcedo, 2018; Regido-Mosquera et al. 2019). Por otra parte, en los ambientes modificados, especies como *A. sericeus*, *H.*

amphigrammus y *L. tuxtlae*, se han adecuado a las características del ambiente (humedad, temperatura), y por ende al alto número de refugios, que les favorece para poder sobrevivir y reproducirse (Aguilar-López et al. 2020).

Por lo tanto, se sugiere que la supervivencia de diferentes especies en los ambientes modificados y conservados está estrechamente relacionada con los rasgos funcionales, por ejemplo: tipo de dieta, tipo de hábito, condiciones abióticas del ambiente (si es el óptimo para vivir). Dicho lo anterior, las especies que presentaron mayor variación en las categorías por rasgo, presentan más rasgos funcionales, por ejemplo, *A. sagrei*, *L. tuxtlae* y *S. glaucus*, presentan dos tipos de hábito y actividad, y *Anolis sagrei* presenta dos tipos de hábito y dieta, las que se registraron en selva alta perennifolia.

Las lagartijas son organismos sensibles ante los fuertes cambios que está sufriendo el ambiente, lo que podría provocar que la diversidad de rasgos funcionales y número de especies disminuya cuando la selva alta perennifolia es transformada en áreas agrícolas y ganaderas, ya que el número de microhábitats para las especies disminuye (Bell y Donnelly, 2006). En este sentido, Rodríguez-Robles (2002), menciona que las especies que presentan una dieta específica (especialistas) son más propensas a los efectos ambientales negativos, ya que dependen completamente de la disponibilidad de presas específicas.

Posiblemente para las lagartijas, tanto las características del hábitat, su estructura y la disponibilidad de recursos, podrían ser determinantes en la riqueza de especies para los sitios analizados. Sin embargo, la importancia relativa de los procesos bióticos y abióticos en la estructuración de la biodiversidad de lagartijas sigue siendo poco conocida.

Por otra parte, los valores de equidad funcional (FEve) fueron más altos en selva alta perennifolia, en comparación con los valores obtenidos para borde de selva y selva muy

perturbada. Esto posiblemente se debe a que las distancias de rasgos entre las especies resultaron similares, así como la abundancia que reflejó ser más uniforme entre las mismas, por lo tanto, el número de individuos de cada especie, puede ser el reflejo de la salud del ambiente, determinado por la capacidad de carga de este (Ramírez-Bautista, 2004), es decir, que tan adaptadas están las especies en el ambiente natural donde siempre han coexistido.

Mason et al (2005) mencionan que la FEve puede considerarse como el grado en el que la biomasa de una comunidad se distribuye en el espacio del nicho, lo que permite que las especies aprovechen de forma efectiva los recursos disponibles; sin embargo, si se considera la disponibilidad de recursos del nicho con bajos niveles de FEve, entonces solo algunas partes del espacio son ocupadas, o no se están aprovechando de forma óptima. Esto tiene implicaciones importantes en la conservación y manejo de la biodiversidad, ya que, en sitios perturbados, pueden ingresar especies invasoras, exóticas o generalistas que aprovechen los recursos que no están aprovechando las especies nativas de lagartijas.

Por otra parte, la forma en que la estructura de las comunidades se ve afectada por diversos factores de perturbación, dependerá de la naturaleza de los rasgos funcionales, ya que dichos factores podrían generar un incremento o disminución en la dispersión de los rasgos (Berriozabal-Islas et al. 2017). En este sentido, la dispersión basada en la variación de los rasgos, refleja la interacción de distintos mecanismos y, considerando lo anterior, en este trabajo, la dispersión funcional (FDis) resultó ser mayor en las zonas de selva muy perturbada y borde de selva, resultando menor en selva alta perennifolia.

Tomando en cuenta que la FDis no se relaciona con la abundancia específica, es de esperarse que ésta resultara más alta en selva muy perturbada y borde de selva que, en selva alta perennifolia, a pesar de que hay menos especies. Estos resultados pueden deberse a que

presentan una amplia gama de rasgos funcionales que les permiten establecerse y permanecer en los lugares *antrópicos*, como alta velocidad de escape de los depredadores o dieta diversa.

Los resultados de este estudio indican que la transformación de la selva alta perennifolia hacia ambientes perturbados, como pastizales o borde de selva, resulta en cambios en la abundancia, DF y composición estructural de la comunidad de lagartijas ante las modificaciones ambientales. Esto implica que, para la conservación de los diferentes grupos biológicos, es de gran importancia conocer los rasgos de las especies asociados a su persistencia en áreas antrópicas (Barbaro et al. 2013).

En este sentido, los resultados obtenidos por Berriozabal-Islas et al. (2017) sobre la DF de la comunidad de lagartijas de la Reserva de la Biósfera de Chamela, Jalisco, México, presentan un patrón similar a los resultados obtenidos en este trabajo, ya que estos muestran que los valores de DF cambian con la alteración del hábitat. Por lo tanto, Fric y FEve disminuyen, ya que las especies de lagartijas pierden rasgos funcionales en ambientes perturbados, mientras que FDis resulta mayor en ambientes alterados, debido a la presencia de especies generalistas.

En general, la evaluación de la DF en sus distintos componentes (riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y dispersión funcional (FDis), permite obtener un acercamiento a las funciones que cumplen las especies dentro de áreas conservadas y entropizadas. Estos componentes evalúan los distintos aspectos de la estructura de las comunidades y ensambles ecológicos; además, en conjunto con los análisis tradicionales de diversidad de comunidades, permite evaluar la diversidad biológica para contar con parámetros que permitan tomar decisiones en favor de la conservación biológica, así como robustecer el conocimiento de la teoría ecológica (Chapin et al. 2000).

En resumen, la riqueza específica, así como la DF de lagartijas escamadas que fueron estimadas en este trabajo, señalan la importancia de los análisis integrales que muestran las respuestas de este grupo de vertebrados ante cambios en el ambiente. Por otra parte, se recomienda realizar investigaciones exhaustivas sobre el comportamiento de los escamados en presencia de vegetación que involucre áreas de uso ganadero y agrícola, ya que muchas de las especies registradas en este trabajo son exitosas en ambientes modificados.

Como estrategia de conservación se sugiere realizar un manejo sustentable, tanto de las zonas conservadas como de las zonas fragmentadas para mitigar el impacto de las actividades socioeconómicas sobre el hábitat natural, y de esta forma disminuir la presión que la fragmentación ejerce sobre el ecosistema natural de la región de Los Tuxtlas.

10. Conclusiones

1. Se registraron un total de 18 especies, pertenecientes a 10 familias y 10 géneros. En selva alta perennifolia se obtuvieron los resultados más altos de abundancia y diversidad de especies, con 250 individuos y 15 especies. Por otra parte, en borde de selva se registraron 170 individuos pertenecientes a 10 especies, y en selva muy perturbada se registraron 73 individuos de 5 especies.

2. Los rasgos funcionales de las especies de lagartijas mostraron estar relacionados directamente con su supervivencia, ya que las especies registradas en ambientes modificados han adquirido rasgos funcionales que les han permitido adecuarse a los cambios en la estructura del ecosistema.

3. La DF se ve disminuida en los ambientes perturbados, ya que se pierden rasgos funcionales. La riqueza funcional (FRic) y la equidad funcional (FEve) resultaron ser mayores en selva alta perennifolia; por lo tanto, en estos ambientes, las lagartijas explotan potencialmente los recursos disponibles, y exploran eficientemente el nicho funcional. Sin embargo, la dispersión funcional (FDis) fue mayor en los ambientes perturbados, lo que sugiere que existe adaptación por parte de los organismos al ecosistema.

11. Literatura Citada

- Acebey, A., y Krömer, T. 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 465-471.
- Aguilar-López, J. L., Ortiz-Lozada, L., Pelayo-Martínez, J., Mota-Vargas, C., Alarcón-Villegas, L. E., y Demeneghi-Calatayud, A. P. 2020. Diversidad y conservación de anfibios y reptiles en un área protegida privada de una región altamente transformada en el sur de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 36: 1-14.
- Alavez V., Vega, M., Terán, A. H., Escalante, A. E., y Wegier, A. 2019. Enfrentando el reto de evaluar los daños ambientales ocasionados por organismos genéticamente modificados. IBUNAM, CONACYT. pp. 125-148.
- Anderson, M. J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245-253.
- Andrade, G. I., y Castro, L. G. 2012. Degradación, pérdida y transformación de la biodiversidad continental en Colombia Invitación a una interpretación socioecológica. *Ambiente y Desarrollo* 16: 253-271.
- Araújo, M. B., Thuiller, W., y Pearson, R. G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712–1728.
- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., Van Halder, I., y Brockerhoff, E. G. 2013. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions* 20: 149–159.

- Bandle, M. C., Ota, H., Hikida, T., Nieto-Montes de Oca, A., Fería-Ortíz, M., Guo, X., y Wang, Y. 2012. The phylogenetic systematics of blue-tailed skinks (*Plestiodon*) and the family Scincidae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 165: 163-189.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halfpeter, G y Navarrete, D. 2011. Negative Impacts of Human Land Use on Dung Beetle Functional Diversity. *PLoS ONE* 6: e17976.
- Bell, K. E., y Donnelly, M. A. 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 20: 1750-1760.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., y Nystrom, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827-833.
- Berriozabal-Islas, C., Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A., y Moreno, C. E. 2017. Efectos de la perturbación del hábitat sobre la Diversidad Funcional lagarto en un bosque seco tropical de la costa del Pacífico de México. *Tropical Conservation Science* 10: 1-11.
- Berriozabal-Islas, C., Rodrigues, J. F. M., Ramírez-Bautista, A., Becerra-López, J. L., y Nieto-Montes de Oca, A. 2018. Effect of climate change in lizards of the genus *Xenosaurus* (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism. *Ecology and Evolution* 8: 6860-6871.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231

- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., y Laffaille, P. 2012. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19: 387–400.
- Caicedo Portilla, J. R. 2019. Presencia de *Hemidactylus frenatus* y *Hemidactylus mabouia* (Squamata: Gekkonidae) en Leticia, Amazonia colombiana. *Biota Colombiana* 20: 120-127.
- Cassanoves, F., Pla, L., y Di Rienzo, J. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE, 384: 084p.
- Castañeda-Hernández, C., Ramírez-Valverde, T., Meza-Parral, Y., Sarmiento-Rojas, A., y Martínez-Campos, A. 2011. Ampliación de la distribución geográfica de *Basiliscus vittatus* en el estado de Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1046-1048.
- Challenger, A., y Dirzo, R et al. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad: 37-73. En: Dirzo, R., Gonzáles, R., y March, I. J. (Comp.). Capital natural de México, vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., y Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.

- Colwell, R. K., y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 345: 101-118.
- Colwell, R. K., Mao, C. X., y Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves *Ecology* 85: 2717-2727.
- Colwell, R. 2005. EstimateS: Statistical estimations of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0
- Conroy, S. 1999. Lizard assemblage response to a forest ecotone in Northeastern Australia: a synecological approach. *Journal of Herpetology* 33: 409-419.
- Córdova-Tapia, F., y Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24: 78-87.
- Cornwell, W. K., Schwilk, W. K., y Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Cornwell, W. K., y Ackerly, D. D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- Cortés-Gómez, M. A., Ramírez-Ponilla, M. P., y Urbina-Cardona, N. 2015. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en anfibios. Pp 126-180. En Salgado-Negret, B. (ed). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia.

- Cortés-Gomez, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Valencia-Aguilar, A. y Ladle, R. J. 2015. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: A review. *Universitas Scientiarum* 20: 229– 245.
- Díaz de la vega-Pérez, A., Lara, R. A., y Méndez-De la Cruz, F. R. 2014. Comportamiento de lagartijas: termorregulación y antidepredación. *Biología del comportamiento* 20: 239-250.
- Díaz-Rojas, A. 2002. Estudio de la fragmentación de la selva de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Cuadernos de biodiversidad* 9: 10-13.
- Dumay, O., Tari, P. S., Tomasini, J. A., y Mouillot, D. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, Southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970-983.
- Edgar, G. J., Banks, S. A., Bessudo, S., Cortés, J., Guzmán, H. M., Henderson, S., y Zapata, F. A. 2011. Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography* 20: 730-743.
- Elleouet, J., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Mouillot, D., y Leprieux, F. 2014. A trait-based approach for assessing and mapping niche overlap between native and exotic species: the Mediterranean coastal fish fauna as a case study. *Diversity and Distributions* 20: 1333-1344.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick y Jackson, London.

- Endler, J. A. 1991: Interactions between predators and prey, pp. 168-196 *en*: Krebs, J. R y Davies, N. B. (eds.). Behavioural ecology: an evolutionary approach. Black-well Scientific publications, Oxford.
- Engelbrecht, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., y Hubbell, S. P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80-82.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J., y McCollum, S. A. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist*. 147: 282-286.
- Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 243 p.
- Flores-Villela, O., y García-Vázquez, U. 2014. Biodiversity of reptiles in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 467-469.
- Gallina-Tessaro, P. A., Castellanos-Vera, E., Troyo, D. G., Arnaud, F., y Ortega-Rubio, A. 2003. Lizard assemblages in the Vizcaino Biosphere Reserve, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 12: 1321–1334.
- García, A., y Cabrera-Reyes, A. 2008. Estacionalidad y Estructura de la Vegetación en la Comunidad de Anfibios y Reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 24: 92-98.
- García-Rosales, A., Martínez-Coronel, M. 2016. Frecuencia de Pérdida de la Cola en un Ensamble de Lagartijas de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 32: 174–181.

- Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Baltimore, MD. Williams y Wilkins.
- Gómez–Ortiz, Y., y Moreno, C. E. 2017. La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*. 40: 165–174.
- Gordillo, A. J., Cabrera, R. B., Hernández, M., Galindo, E., Otazo, E., y Prieto, F. 2010. Evaluación Regional del Impacto Antropogénico sobre Aire, Agua y Suelo. Caso: Huasteca Hidalguense, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*. 26: 230-232.
- GraphPad Software Inc. 2019. GraphPad Prism v 8.2.0g for MacOSX, La Jolla, CA, USA. http://www.graphpad.com/guides/prism/8/user-guide/index.htm?citing_graphpad-_prism.htm.
- Greene, H. W. 1998. Antipredator mechanisms in reptiles, pp. 001-152, en: Gans, C. y Huey, R. B. (eds.), *Biology of the reptilia*.
- Grisales-Martínez, F. A., y Rendón-Valencia, B. 2019. Registro del geco caribeño *Sphaerodactylus homolepis* Cope, 1886 (Squamata: Sphaerodactylidae) en Colombia. *Cuadernos de Herpetología* 33: 41-43.
- Guzmán-Tórres, M. A. 2021. Ecología trófica de un ensamble de lagartijas en un bosque tropical caducifolio al noreste de Oaxaca [Tesis de licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla]. Repositorio Institucional- Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. 2001. Past: paleontological statistics software

- package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica*. 4: 001-009.
- Harper, J. L., y Hawksworth, D. L. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 345: 1–12.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. 54: 427–432.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., y Thompson, K. 1999. Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos* 85: 282p.
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, S., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., y Warale, D. A. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439.
- Laliberté, E., y Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Lara-Resendiz, R. A., Arenas-Moreno, D. M., y Méndez-De la Cruz, F. R. 2013. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 127-135.

- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F., y Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386-398.
- Lemus-Mejía, L. 2017. Relación de los rasgos funcionales con la estructura de los ensamblajes de herpetofauna, la selección y preferencia de hábitat en un páramo de Colombia [Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Javeriana]. Repositorio Institucional- Pontificia Universidad Javeriana.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., Pérez-García, E. A., Romero-Pérez, I. E., Tauro, A., y Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94: 1211–1216.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S., y Lumb, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81: 1065-1076.
- Macip-Ríos, R., y Muñoz-Alonso, A. 2008. Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 185-195.
- Macip-Ríos, R., López-Alcaide, S., y Muñoz-Alonso, A. 2013. Abundancia, uso de hábitat, microhábitat y hora de actividad de *Ameiva undulata* (Squamata: Teiidae) en un paisaje fragmentado del Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 622-629.

- Magurran, A. 1998. Ecological biodiversity and its measurement (First Edition ed.). New York: Princenton University Press.
- Márquez, L. C., Mayén, M. G. G. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Fundación para la Reserva de la Biósfera Cuicatlán. 114-180.
- Martínez-Salazar, M., Arcos-García, J. L., Mendoza-Martínez, G. D., y López-pozos, R. 2015. La iguana verde (*Iguana iguana*) y sus parásitos en una comunidad de manejo intensivo en la costa de Oaxaca. Ensayos 19: 43–52.
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B., y Wilson, J. B. 2003. An index of functional diversity. Journal of Vegetation Science 14: 571-578.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., y Wilson, B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111: 112-118.
- Metzger, J. P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. Ecological Applications: Ecological Society of America 10: 1147-1161.
- Milesi, F. A., y López de Casenave, J. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. Ecología Austral 15: 131-148.
- Miranda-Huerta, K., Rodríguez, P., Rodríguez-Tapia, G., Rocha-Ortega, M., Córdoba-Aguilar, A. 2019. Comparando Perturbación y Deforestación Vs. Riqueza de especies

- en Áreas Naturales Protegidas: un ejemplo con odonatos. IBUNAM, CONACYT. 185-198.
- Monnet, A. C., Jiguet, F., Meynard, C. N., Mouillot, D., Mouquet, N., Thuiller, W., y Devictor, V. 2014. Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecology and Biogeography* 23: 780–788.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis SEA* 1: 23-48.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., y Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249-1261.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-76.
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., y Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167–177.
- Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., y Perrings, C. 2009. Biodiversity, ecosystem, functioning, and human wellbeing. New York, NY, Oxford University Press. 1-384.
- Núñez, I., González-Gaudiano, E., y Barahona, A. 2003. La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia* 28: 387–393.

- Paine, C. E. T., Baraloto, C., Chave, J., y Hérault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120: 720-727.
- Palacios-Aguilar, R., Santos-Bibiano, R., y Flores-Villela, O. 2018. A New Species of *Lepidophyma* (Squamata: Xantusiidae) from the Pacific Lowlands of Guerrero, Mexico. *Journal of Herpetology* 52: 327–331.
- Pech-Canche, J. M., MacSwiney, G. C., y Estrella, E. 2010. Importancia de los detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélago Neotropicales. *Therya* 1: 221–228.
- Peña-Joya, K. E., Cupul-Magaña, F. G., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Moreno, C. E., y Téllez-López, J. 2020. Spatio-temporal discrepancies in lizard species and functional diversity. *Community Ecology* 21: 1–12.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Pinto-Aguirre, 2014. Ecología de una comunidad de lagartijas del género *Anolis* en el parque nacional Yasuní. [Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador]. Repositorio de tesis de grado y posgrado.
- Podani, J. y Schmera, D. 2006. On Dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179-185.
- Ramírez-Bautista, A. 2004. Diversidad de estrategias reproductivas en un ensamble de lagartijas de una región tropical estacional de las costas del Pacífico de México.

Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana 12: 7-16.

- Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B. P., Serrano Muñoz, C., Cruz-Elizalde, R., y Hernández-Salinas, U. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zoológica* 95: 397–408.
- Ramírez-Ramírez, F. 2011. Actualización de la tasa de cambio del uso del suelo en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (Informe final). CONANP. 1-62.
- Regido-Mosquera, J. T., Castro-Herrera, F., Purroy, F. J., y Rengifo-Palacios, M. Y. 2019. Importancia del género *Anolis* (Lacertilia: Dactyloidae), como indicadores del estado del hábitat, en bosque pluvial tropical del Chocó. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA* 11: 1-13.
- Rice, J., Daan, N., Gislason, H., y Pope, J. 2013. Does functional redundancy stabilize fish communities? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 70: 734-742.
- Rodríguez-Robles, J. A. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 165-183.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Salgado-Negret, B., Pérez, F., Markesteijn, L., Jiménez-Castillo, M., y Armesto, J. J. 2013. Diverging drought-tolerance strategies explain tree species distribution along a fog-dependent moisture gradient in a temperate rain forest. *Oecologia* 173: 625-635.

- Salgado- Negret, B., y Paz, H. 2015. Escalando De los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. pp 12-35. En Salgado-Negret, B. (ed). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia, 236 pp.
- Salt, G. W. 1953. An ecological analysis of three California avifaunas. *Condor* 55: 258-273.
- Sánchez-Pérez, B. R., Castillo-Acosta, O., y Cámara-Cabral, L. D. C. 2011. Regeneración natural de la selva alta perennifolia en el parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México. *Polibotánica* 32: 63-88.
- Santoyo-Brito, E., y Lemos-Espinal, J. A. 2010. Reparto de recursos de los gremios de lagartijas en el Cañón de Chínipas, Chihuahua, México. *Acta Zoológica Mexicana* 26: 435-450.
- Sekercioglu, C. H. 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests, and agricultural areas. *Journal of Ornithology* 153: 153–161.
- Siemens, A. H. 2009. Una manera de ver Los Tuxtlas, paisaje de Mesoamérica (56.a ed., Vol. 18). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Corredor Biológico Mesoamericano México. 40-135.
- Somerfield, P. J., Clarke, K. R., Warwick, R. M., y Dulvy, N. K. 2008. Average functional distinctness as a measure of the composition of assemblages. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65: 1462-1468.

- Stenberg, D., y Kennard, M. J., 2013. Phylogenetic effects on functional traits and life history strategies of Australian freshwater fish, *Ecography*, 36: 1-11.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., y Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 20627-20632.
- Stevens, G. C. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist* 133: 240-256.
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., y Willig, M. R. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* 6: 1099-1108.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., y Martínez-Ramos, M. 2008. Effects of Conversion of Dry Tropical Forest to Agricultural Mosaic on Herpetofaunal Assemblages. *Conservation Biology* 22: 362-374.
- Tuomisto, H. 2010a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Tuomisto, H. 2010b. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164: 853-860.
- Tuomisto, H. 2011. Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia* 167: 903-911

- Urbina-Cardona, J. N., Olivares, M., y Reynoso, V. H. 2005. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture – edge – interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*. 61–75.
- Urbina-Cardona, J. N., Bernal, E. A., Giraldo-Echeverry, N. y Echeverry-Alcendra, A. 2014. El monitoreo de herpetofauna en los procesos de restauración ecológica: indicadores y métodos. *Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres* (eds Aguilar-Garavito, M., y Ramírez, W). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt,” Bogotá D.C. 134–147.
- Valderrama-Salcedo, L. J. 2018. El papel ecológico de la *Iguana iguana* L. (IWANA) y su interacción con la cultura wayuu en Barrancas, la Guajira como estrategia de conservación. [Tesis de Licenciatura]. Universidad Pedagógica Nacional.
- Vega-Vela, V., Muñoz-Robles, C. A., Rodríguez-Luna, C., López-Acosta, J. C, y Serna-Lagunes, R. 2018. Análisis de la fragmentación del paisaje de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 5: 227-238.
- Villagrán-Mella, R., Aguayo, M., Parra, L. E., y González, A. 2006. Relación entre características del hábitat y estructura del ensamble de insectos en humedales palustres urbanos del centro-sur de Chile. *Revista chilena de historia natural* 79: 195-211.

- Villagrán-Santa Cruz, M., Hernández-Gallegos, O., y Méndez-de la Cruz, F. R. 2009. Reproductive Cycle of the Lizard *Sceloporus mucronatus* with Comments on Intraspecific Geographic Variation. *Western North American Naturalist* 69: 437-446.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Villéger, S., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernández, D., y Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512- 1522.
- Violle, C., Marie-Laure, N., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Vogt-Blodgett R. C. 2020. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Estado actual de la distribución de los anfibios y reptiles de la Región de Los Tuxtlas. Version 1.7. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/qavmqt> accessed via GBIF.org on 2020-11-21.
- Willig, M. R., y Moulton, M. P. 1989. The Role of Stochastic and Deterministic Processes in Structuring Neotropical Bat Communities. *Journal of Mammalogy* 70: 323-329.
- Wilson, L. D., Mata-Silva, V., y Johnson, J. D. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian y Reptile Conservation* 7: 001- 047.

Woolrich-Piña, G. A., Lemos-Espinal, J. A., Oliver-López, L., Calderón, L. E., González-Espinoza, J. E., Correa-Sánchez, F., y Montoya-Ayala, R. 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. Acta Zoológica Mexicana 22: 137-150.

Zamora-Abrego, J. G., y Ortega-León, Á. M. 2016. Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendozai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 87: 140-149.