



Universidad Autónoma de Querétaro

Facultad de Ciencias Naturales

Análisis demográfico y ocupacional de *Imantodes cenchoa*

(Serpentes: Colubridae) en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas,

Veracruz.

Tesis

Que como parte de los requisitos para

Obtener el Grado de

Maestro en Ciencias Biológicas

Presenta

Mauricio Tepos Ramírez

Dirigido por:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Co-Director:

Dr. Oscar García Rubio

Querétaro, Qro. a 18 de agosto de 2020.



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Maestría en Ciencias Biológicas

Análisis demográfico y ocupacional de *Imantodes cenchoa*
(Serpentes: Colubridae) en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Veracruz.

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de
Maestro en Ciencias

Presenta

Dirigido por:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Co-Director:

Dr. Oscar García Rubio

Dr. Óscar García Rubio
Presidente

Dr. Víctor Reynoso Rosales
Secretario

Dr. Omar Hernández Ordoñez
Vocal

Dr. Víctor Hugo Cambrón Sandoval
Suplente

Dr. Rubén Pineda López
Suplente

Centro Universitario, Querétaro, Qro.
México

Agradecimientos:

Al Dr. Óscar García Rubio, Dr. Rubén Pineda y Dra. Norma Hernández por su apoyo para realizar el posgrado en la Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ).

A los doctores Víctor Hugo Reynoso Rosales y Omar Hernández Ordóñez de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por darme la confianza y permitirme trabajar en su proyecto de Bosques Tropicales en México.

A mis tutores y revisores de tesis, Dr. Víctor Reynoso Rosales, Dr. Óscar García Rubio, Dr. Omar Hernández Ordoñez, Dr. Víctor Cambrón Sandoval y Dr. Rubén Pineda López. Por sus aportes y valiosos comentarios que permitieron la mejora sustancial de este documento.

A los Biólogos Linda Quetzally Osnaya García y Alan Heriberto Delgado Ramos por su apoyo en el trabajo de campo. Sin ustedes hubiera sido un trabajo mucho más complicado y, sin dudarle un segundo, menos divertido.

A la Biól. Rosamod Coates, jefa de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, del Instituto de Biología por su apoyo para la realización de mi proyecto y por siempre estar al pendiente de nosotros, y al personal de la estación, en especial a la cocina por consentirnos tanto (Aurelia, Carolina y Luzma).

A los Drs. Víctor Hugo Reynoso Rosales y Dr. Óscar Flores Villela curadores de la CNAR y del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias ambos de la UNAM por facilitarme ejemplares.

Al departamento de imagenología del hospital veterinario de especialidades de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM por las radiografías de cuerpo completo tomadas a los ejemplares.

Agradezco la Beca de Maestría Nacional con número de CVU: 887880 otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

El proyecto se realizó con apoyo de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM y los Laboratorios de Biogeografía e Integridad Biótica y de Ecología de la Facultad de Ciencias Naturales de la UAQ. El trabajo de Campo se llevo a cabo con el Permiso de colecta especial Oficio Núm. SGPA/DGVS/04977/13 al Dr. Víctor Hugo Reynoso.

De los Tuxtlas, gracias a “la generación dorada” (Reuberzinho, Juan Cervantes, Luis, Ivonne, Iván y Nadia), por hacer las temporadas de campo un espacio ameno para convivir y aprender.

A la familia con la que nací. A mis padres y hermano por siempre estar presentes a pesar de la distancia y siempre impulsarnos a buscar lo que queremos en la vida; y finalmente a Krisly y Ofelia, por nunca dejarme solo.

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Índice

1. Dimorfismo sexual y variación ontogenética asociada a las preferencias ambientales de <i>Imantodes cenchoa</i> (Serpentes:Colubridae) en Veracruz, México.....	7
Introducción.....	11
Materiales y Métodos	12
Resultados.....	17
Discusión	25
Literatura citada.....	36
2. Supervivencia y tamaño poblacional de una culebra arborícola neotropical: la culebra bejuquillo chata <i>Imantodes cenchoa</i> en la selva de Los Tuxtlas.....	42
Introducción.....	47
Materiales y Métodos	49
Resultados.....	53
Discusión	59
Literatura Citada.....	70
3. Modelos de ocupación espacial de <i>Imantodes cenchoa</i> (Serpentes:Colubridae) en un bosque tropical perennifolio en Veracruz, México.	77
Introducción.....	80
Materiales y Métodos	82
Resultados.....	86

Discusión	91
Literatura Citada.....	100

Dirección General de Bibliotecas UAQ

1. Dimorfismo sexual y variación ontogenética asociada a las preferencias ambientales de *Imantodes cenchoa* (Serpentes:Colubridae) en Veracruz, México.

Mauricio Tepos-Ramírez¹, Oscar García-Rubio¹, Omar Ordóñez-Hernández², Víctor Cambrón-Sandoval³, Víctor Hugo Reynoso^{2*}.

¹Centro Académico Multidisciplinario, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro Campus Aeropuerto, Antiguo Aeropuerto, Carr. Chichimequillas S/N, Terreno Ejidal Bolaños, Querétaro, Qro., C.P. 76140, México.

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma México, Ciudad de México, C.P. 04510, México.

³Facultad de Ciencias Naturales Universidad Autónoma de Querétaro, Av. de las Ciencias S/N, Juriquilla, Querétaro, Qro., C.P. 76230.

*correspondencia: vreynoso@ib.unam.mx

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Resumen.—Existe un desconocimiento histórico sobre la ecología poblacional de las culebras arborícolas en el mundo. Entender la variación de las preferencias ecológicas de una especie o una población a través de rasgos morfológicos es indispensable para entender las interacciones ecológicas de dicha especie y el papel que juega en el ecosistema, para la elaboración de programas de conservación. En el presente estudio se analizó el dimorfismo sexual y las preferencias ambientales con respecto al tamaño de la serpiente bejuquillo chata *Imantodes cenchoa* en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Se estudiaron datos de un total de 250 ejemplares muestreados entre los años 2013-2019. Los resultados indican que hay dimorfismo sexual en la población de *Imantodes cenchoa* de Los Tuxtlas. Las hembras son significativamente más grandes que los machos en el largo ($t = 5.416, p = 0.00$) y ancho ($t = 4.42, p = 0.00$) de la cabeza, la longitud de la cola ($t = -1.95, p = 0.05$) y en el peso ($t = 2.00, p = 0.04$). También encontramos que hay una segregación sexual y ontogenética en las preferencias ambientales de la especie: las hembras poseen rangos de preferencias ambientales más amplios respecto a los machos. Adicionalmente, se encontraron patrones anidados con diferencias significativas en la variación ontogenética de la longitud hocico-cloaca (i.e. clases de edad) con respecto a la elevación ($F_{(2, 246)} = 3.74, p = 0.02$) y a la humedad promedio ($F_{(2, 246)} = 3.80, p = 0.02$). Así, desde una perspectiva ontogenética, los adultos tienen preferencias ambientales de temperatura y humedad más amplias con respecto a los juveniles y los juveniles con respecto a las crías. Es posible que los rangos amplios de preferencias ambientales observados en las hembras estén relacionados con el proceso de maduración temprana y la necesidad de acceder al alimento de manera más constante respecto a los machos. Por otro lado, es posible que las preferencias ontogenéticas anidadas estén explicadas por la mayor tolerancia fisiológica de los adultos, la capacidad de trasladarse mayores distancias para evitar competencia, así como la necesidad de crías y juveniles de evitar la depredación habitando

regiones con mayor cantidad de refugios y condiciones ambientales constantes que les permitan llevar a cabo sus procesos fisiológicos. Los hallazgos de este estudio son de gran relevancia con fines de manejo y conservación si consideramos el rango tan limitado de preferencias ambientales de crías y juveniles, los cuales son vitales para el reclutamiento de una población.

Palabras clave: Serpentes, Colubridae, *Imantodes cenchoa*, bosques tropicales, dimorfismo sexual, variación ontogenética, uso de hábitat

Abstract.— There is a historical lack of knowledge about the population ecology of snakes in Mexico and worldwide. Understanding the variation of ecological preferences of a species or population through morphological traits is essential to understand the ecological interactions of the species and its role in the ecosystem, to develop conservation programs. Here we evaluated the sexual dimorphism and environmental preferences associated to the size of the blunt head tree snake *Imantodes cenchoa* in the region of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. We analyzed a total of 250 specimens sampled between 2013-2019. The results indicate that there is sexual dimorphism in the *Imantodes cenchoa* population of Los Tuxtlas. Females are significantly larger than males in head length ($t = 5.416, p = 0.00$) and width ($t = 4.42, p = 0.001$), tail length ($t = -1.95, p = 0.05$), and weight ($t = 2.00, p = 0.04$). We also found sexual and ontogenetic segregation in environmental preferences, in which females has broader ranges of environmental preferences than males. Additionally, we found nested patterns with significant differences regarding the ontogenetic variation (i.e. age classes) with respect the elevation ($F_{(2, 246)} = 3.74, p = 0.02$) and average humidity ($F_{(2, 246)} = 3.80, p = 0.02$). Then, from an ontogenetic perspective, adults have broader environmental preferences for temperature and humidity with respect to juveniles and juveniles with respect to hatchlings. It is possible that the wide ranges

of environmental preferences observed in females are related to the early maturation process and the need to access food more constantly compared to males. On the other hand, it is possible that nested ontogenetic preferences are explained by a greater physiological tolerance of adults, the ability to travel greater distances to avoid competition, as well as the need for hatchlings and juveniles to avoid predation by inhabiting regions with more shelters and constant environmental conditions that allow them to carry out their physiological processes. The findings of this study are of great relevance for management and conservation purposes if we consider the limited range of offspring and juvenile environmental preferences, which are vital for the recruitment of a population.

Key words: Serpents, Colubridae, *Imantodes cenchoa*, tropical forests, sexual dimorphism, ontogenetic variation, habitat use.

Introducción

Durante las últimas décadas se han realizado una gran cantidad de estudios enfocados en describir aspectos ecológicos de distintos grupos de serpientes neotropicales en Centro y Sudamérica como son *Coniophanes fissidens*, *Dipsas catesbyi* en los bosques tropicales de Chiapas, Costa Rica, Guatemala y Panamá (Zugh et al., 1979), o *Xenodon newwiedii* y *Waglerophis merriami* en los bosques tropicales del sur y sureste de Brasil (Pizzatto et al., 2008a) etc. Sin embargo, en México, los estudios de historia natural de las serpientes se han mantenido al margen. Esto resulta preocupante si se toma en cuenta que uno de los aspectos más importantes para la conservación de los seres vivos en una época cambiante es la comprensión de las características biológicas y del medio ambiente que determinan la persistencia de una especie en su ambiente (Dirzo et al., 2014).

Una de las características útiles para entender la relación de una población entre sus individuos y con el ambiente, es la variación morfológica. Este proceso favorece ciertos rasgos morfológicos y puede estar influenciada por elementos intrínsecos a la especie (e.g. dimorfismo sexual y variación ontogenética) o por los cambios en las condiciones ambientales en distintas escalas espaciales y temporales (Silva, 1996, Krishnan et al., 2019). El estudio de la variación de los rasgos morfológicos es de gran utilidad para entender aspectos ecológicos dentro de una especie tales como son el uso de hábitat, la dieta o su reproducción (Toro-Ibacache et al., 2010).

Uno de las formas de variación morfológica más estudiadas en reptiles es el dimorfismo sexual, el cual ha sido explicado como un cambio en la forma y el tamaño de los organismos para maximizar el aprovechamiento de recursos y evitar la competencia (Shine, 1991). En serpientes se ha observado la presencia de dimorfismo sexual en las longitudes corporales tales como longitud hocico-cloaca, cola, peso, así como en la forma y tamaño (ancho y largo) de la

cabeza (Shine, 1994). No obstante, el dimorfismo sexual no es la única fuente de variación morfológica en las poblaciones. Dicha variación puede modificarse a lo largo de su vida y etapas de desarrollo y puede afectar a los organismos de diferentes maneras. Los cambios de forma a lo largo de la vida son conocidos como variación ontogenética y algunos de los efectos observados en las poblaciones son cambios en la repartición del nicho y recursos de manera local (Miller y Mushinsky, 1990) y cambios en las preferencias ambientales locales o regionales (Deleslie et al., 2019), e inclusive cambios en la dieta (Perkins y Eason, 2019).

El objetivo de este estudio fue describir la variación morfológica entre sexos y durante la ontogenia de la serpiente bejuquillo chata *Imantodes cenchoa* en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz, y establecer su relación con las preferencias ambientales de la especie, comparándola con poblaciones de otras regiones de Centro y Sudamérica. Se espera que, en especies con una mayor amplitud de nicho, y con una distribución más amplia se encuentre una mayor variación de rasgos etológicos, fisiológicos o morfológicos (Dobzhansky, 1978; Futuyma, 1979; Shine, 1994). Debido a esto se espera que exista una segregación espacial del dimorfismo sexual y a las clases de edad, asociada a las variables ambientales, explicada por las preferencias ambientales de cada grupo.

Materiales y Métodos

Especie de estudio.—La bejuquillo chata *Imantodes cenchoa* (Colubridae: Dipsadinae) tiene una distribución amplia que va desde México hasta Argentina. Es una serpiente de complejión delgada y alarga. En adultos la longitud promedio varía entre los 600-700 mm, aun cuando, algunos ejemplares pueden exceder los 1,000 mm, y las crías nacen con una longitud total mínima de 301 mm, y se consideran juveniles a partir de los 231 mm hasta los 450 mm, aunque es posible que exista variación en el tiempo de madurez sexual de la especie a lo largo de su

distribución (deSousa et al., 2014; Tepos et al. 2020). Esta especie puede presentar dimorfismo sexual. En las poblaciones de Escuintla (México), Yoro, (Honduras) y Heredia (Costa Rica), los machos poseen colas más largas que las hembras (Zug et al. 1979), en de Boca del Toro, Panamá las hembras tienen el largo y ancho de la cabeza con mayores longitudes que los machos (Myers, 1982). En Amapá, Amazonas, Maranhao, Pará y Rondônia en la Amazonia brasileña, las hembras poseen una longitud hocico-cloaca mayor que los machos (de Sousa et al. 2014), y, de forma contrastante, Pizzato et al. (2008) reporta que los machos son más grandes que hembras en el bosque tropical de la región sureste de Brasil.

Imantodes cenchoa es la especie de serpiente más abundante en los remanentes de bosque tropical en Los Tuxtlas, donde se han reportado abundancias bajas desde 8 individuos en 672 horas/persona (Urbina-Cardona et al., 2006) y altas, de hasta 68 organismos en 1,920 horas hombre de muestreo en fragmentos de selva conservada (Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012). Ésta especie generalmente habita en las ramas de las palmas o sobre bromelias, en arbustos o árboles de baja altura, o sobre el suelo de la selva entre vegetación relativamente densa (Henderson y Nickerson, 1976; Álvarez del Toro, 1982; Muñoz-Alonso et al., 1992; Pérez-Higareda y López-Luna, 2007). No obstante, durante más de una década de estudio en el área de los Tuxtlas, la gran mayoría de los ejemplares han sido observados desplazándose sobre la hojarasca, entre el sotobosque y no refugiados en bromelias y en vegetación epífita (obs. pers.).

Área de estudio.—El estudio se llevó a cabo en el área que comprende el Lote 67 dentro de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas (EBTLT) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (18.584900° N, -95.073932° E; 148 m snm). El polígono de la EBTLT se encuentra dentro del polígono de la Reserva de la Biosfera “Los

Tuxtlas en la base oriental de la zona núcleo del Volcán de San Martín, a 30 km al NE del poblado de Catemaco, Veracruz (Figueroa y Chontal, 2017). La EBTLT cubre una superficie total de 644 hectáreas, dentro de la cual se encuentra el Lote 67 que cuenta con un área de 149.53 hectáreas. El Lote 67 representa al área de investigación de la reserva, cuenta con fácil acceso y se puede recorrer a lo largo de senderos bien marcados

La región de Los Tuxtlas es dominada por selva tropical lluviosa, y es aquí donde se delimita la distribución de este tipo de vegetación en su extremo boreal. Además, representa uno de los últimos remanentes de selva tropical lluviosa en de gran magnitud en México (Torres-Orozco et al., 1997). La temperatura de la región de los Tuxtlas va desde los 13°C en febrero, hasta los 35°C en mayo, con una media anual mayor o igual a los 22°C (Soto y Gama, 1997). La precipitación va desde los 60 mm durante la temporada de secas entre los meses de marzo y mayo, hasta los 4,959 mm durante la temporada de lluvias entre los meses de junio y febrero (Soto, 2004). En el paisaje podemos observar constantes interrupciones del terreno lo que propicia la formación de laderas y áreas desprovistas de vegetación arbustiva debido a la compleja orografía del terreno, generando un gradiente altitudinal que va desde los 150 hasta los 700 m de elevación.

Muestreo.—Los datos se recolectaron entre los años 2013 a 2015 con muestreos mensuales durante dos semanas, abarcando las temporadas de lluvias y secas. Posteriormente durante los meses de junio y julio de los años 2018 y 2019, se realizaron dos muestreos intensivos cumpliendo aproximadamente 62 días efectivos de muestreo para ambos años únicamente durante la temporada de lluvias, periodo en que la serpiente tiene su pico de actividad. En los muestreos se realizaron búsquedas intensivas únicamente sobre el bosque primario del Lote 67 de la EBTLT, siguiendo transectos previamente establecidos en senderos y cauces de arroyos (Figura 1). Debido a que *Imantodes cenchoa* es nocturna, los transectos se recorrieron

caminando en un horario nocturno de las 19:00 h. a las 02:00 h. por dos personas acumulando un aproximado de 3,388 horas hombre. Se utilizó el método de registros por encuentros visuales descrito por Foster (2011) donde durante los recorridos se revisaron todos aquellos hábitats que utiliza *I. cenchoa* (Perez-Higareda y López-Luna., 2007). Los individuos registrados fueron marcados por medio de la técnica de marcaje temporal descrita por Ferner (2007) donde se corta parcialmente una o varias porciones de las escamas ventrales con el objetivo de generar un código numérico que permite identificar de manera individual a cada ejemplar. Todas las mediciones se realizaron *in situ* inmediatamente después de la captura, por lo que no se recolectó ningún ejemplar de manera permanente.

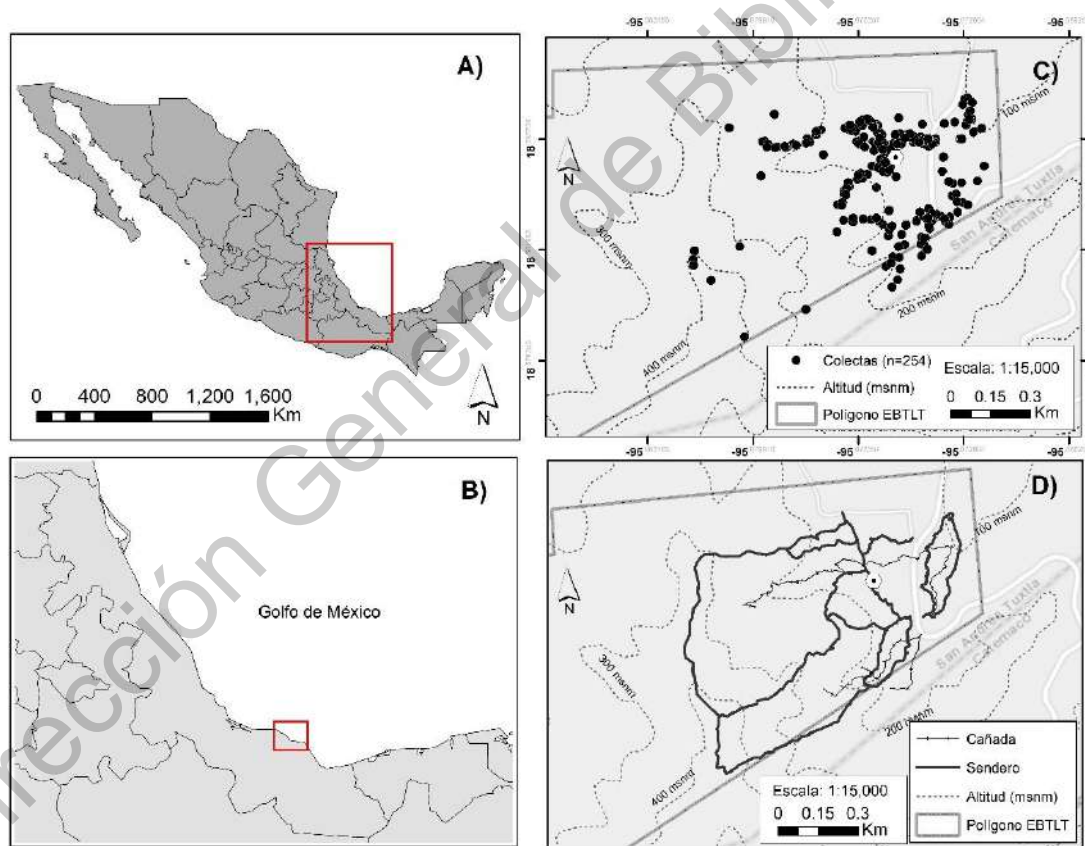


Figura 1. A) Ubicación de la Reserva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT). (A) en el estado de Veracruz dentro de la República Mexicana; y (B) Dentro del estado de Veracruz. C) Puntos de recolecta de *Imantodes cenchoa* entre los años 2013-2019 dentro del polígono del EBTLT. D) Lote 67 de la EBTLT donde se muestran los principales senderos y cañadas dentro del área, las zonas colindantes y el perímetro de la estación.

Caracterización morfológica.—Para estimar la variación morfológica intrapoblacional se cuantificaron rasgos morfológicos de todos individuos capturados desde 2013 hasta 2019. Se midieron el largo (LCA), ancho de la cabeza (AC), longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola (LC) y longitud total (LT) utilizando un calibrador vernier (Surtek®) y una cinta métrica (Truper®). El peso se determinó utilizando una pesola OHAUS de 1 a 100 g. Para determinar las clases de edad de la población se analizaron ejemplares de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) y del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias (MZFC) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) con la finalidad de determinar la LHC mínima de ejemplares con presencia de folículos ováricos de la región de los Tuxtlas y del estado de Veracruz. A partir de los datos recabados se consideraron crías (LHC > 230 mm), juveniles (230 < LHC < 450 mm) y adultos (LHC > 450 mm). El sexo de cada ejemplar fue determinado por medio de la eversión de hemipenes y el uso de una sonda de sexado en el caso de las crías. En total se utilizaron datos obtenidos de 263 ejemplares, de los cuales 164 fueron adultos, 74 juveniles y 25 crías; 143 hembras y 120 machos en total.

Caracterización ambiental y del hábitat.—Se utilizó una estación climática portátil Kestrel 4500 Weather Meter® para determinar la temperatura y humedad (ambiental y del microhábitat) en cada uno de los puntos de recolecta de datos. Adicionalmente se registró hora de captura y elevación (m snm).

Análisis estadísticos.—Todos los análisis fueron realizados en el software R (R Core Team, 2018). Los datos utilizados fueron sometidos a pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza. Se realizó un análisis de varianza con el fin de determinar la correcta clasificación de los individuos entre clases de edad de acuerdo a las longitudes corporales, así como las diferencias de longitudes de la cabeza y peso entre clase de edad. Para determinar si existe

dimorfismo sexual en la población se utilizaron pruebas de *t* de *Student* para la comparación de medias, la cual es una prueba útil para contrastar dos muestras con una distribución normal y varianzas similares (Zar, 2010). A pesar de que se ha observado que las proporciones de la LHC, LC y LT son constantes durante el desarrollo del organismo (Myers, 1982) únicamente se analizaron las longitudes de ejemplares adultos en los análisis de comparación de medias con el fin de evitar sesgos ocasionados por los organismos de menor tamaño (juveniles y crías). Para determinar la posible existencia de una relación de las variables ambientales con la clase de edad y el sexo, se utilizó un análisis de componentes principales (PCA), el cual es un análisis basado en distancia euclideana a través de relaciones lineales entre objetos que permite caracterizar las principales tendencias de variación de los individuos con respecto a ciertos descriptores (Legendre y Legendre, 2012), en este estudio las variables ambientales. Se utilizó la metodología de Brocken Stick (Jackson, 1993) como criterio de corte para determinar el número de componentes principales útiles para explicar el mayor porcentaje de varianza. Posteriormente, para determinar si existen diferencias significativas entre grupos (clase de edad y sexo), se utilizó un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) con los componentes principales seleccionados como variables dependientes. Finalmente se utilizaron regresiones lineales para determinar la dirección y la magnitud de las relaciones observada por medio del PCA.

Resultados

Merística poblacional.—La longitud máxima de las hembras adultas es de 1023 mm y la de los machos adultos 998 mm siendo el valor máximo de las hembras 2.5 % más grande que el de los machos (Tabla 1). La LHC de las hembras también presentaron un valor promedio 0.3% más alto comparado con el de los machos (Tabla 1) y los rangos de variación de las hembras

resultaron más amplios que el de los machos en LHC, LC y LT. Por su parte, los machos tuvieron valores promedio de LC y LT, 3.1% y 2.4% más largos en comparación de las hembras, respectivamente. Por su parte, las cabezas de las hembras resultaron con un valor promedio tanto en LCA como AC, 5.7% y 7.1% más largas que los machos, respectivamente. Finalmente, el peso promedio de las hembras, resultó 17.7% mayor que los machos.

Las clases de edades los rangos de las longitudes corporales, de la cabeza, al igual que el peso corresponden a las categorías definidas *a priori* en la metodología, por lo que hay un aumento proporcional de las medidas respecto a las clases de edad con los valores más bajos para las crías, valores intermedios para juveniles y los mayores valores para adultos (Tabla 1).

Mientras que en las longitudes corporales es posible observar diferencias altamente significativas entre clases de edad en el LAC ($F_{(2, 245)} = 145.4, p < 0.001$), AC ($F_{(2, 245)} = 103.5, p < 0.001$) y peso ($F_{(2, 246)} = 179.3, p < 0.001$). No obstante, las mediciones de las longitudes de la cabeza y el peso son altamente variables, y es posible observar un solapamiento de las medidas extremas a veces entre las tres clases de edad de la LCA y AC, lo que permite observar crías o juveniles con medidas de la cabeza iguales o similares a aquellas presentadas por los adultos (Fig. 2). Respecto al peso es posible observar un mayor incremento en los juveniles y adultos, donde el incremento del peso promedio registrado es del 228% en juveniles respecto a las crías y 262% adultos respecto a los juveniles.

Tabla 1. Medidas de rasgos morfológicos analizadas en este estudio agrupados por clase de edad y sexo; todas las longitudes se muestran en milímetros y el peso en gramos. En cada caso se muestra en el primer renglón la media seguida por la desviación estándar y entre paréntesis se indican los valores máximos y mínimos de cada una de las medidas para cada clasificación. LHC: Longitud hocico-cloaca; LC: Longitud de la cola; LT: Longitud Total; LCA: Largo de la cabeza; AC: Ancho de la cabeza.

	LHC (mm)	LC (mm)	LT (mm)	LCA (mm)	AC (mm)	Peso (g)
Hembras	463.42 ± 124.38	184.02 ± 69.46	651.72 ± 184.00	12.39 ± 2.07	7.96 ± 1.30	10.09 ± 5.43

	(705-430)	(329-130)	(1023-586)	(19.30-7.72)	(12.30-7.72)	(24-1.50)
Machos	462.31 ± 133.73	189.90 ± 80.23	667.44 ± 199.07	11.69 ± 1.73	7.40 ± 1.06	8.31 ± 4.32
	(684-454)	(326-190)	(998-652)	(19.50-7.81)	(10-7.81)	(18-1)
Crías	214.60 ± 53.30	74.20 ± 40.60	247.10 ± 134.14	9.33 ± 0.46	5.82 ± 0.59	2.08 ± 0.67
	(240-209)	(105-9.20)	(340-301)	(10.09-8.00)	(7.22-4.18)	(3-1)
Juveniles	340.35 ± 59.49	142.10 ± 40.02	482.46 ± 91.41	10.51 ± 1.24	6.82 ± 0.64	4.75 ± 2.26
	(445-245)	(295-155)	(692-340)	(16.65-8.50)	(9.00-5.40)	(11-1.50)
Adultos	552.02 ± 69.03	219.42 ± 74.36	787.84 ± 113.95	13.20 ± 1.45	8.37 ± 1.03	12.44 ± 3.63
	(705-430)	(329-213)	(1023-586)	(19.50-7.72)	(12.3-4.18)	(24-5)

Dirección General de Bibliotecas UFR

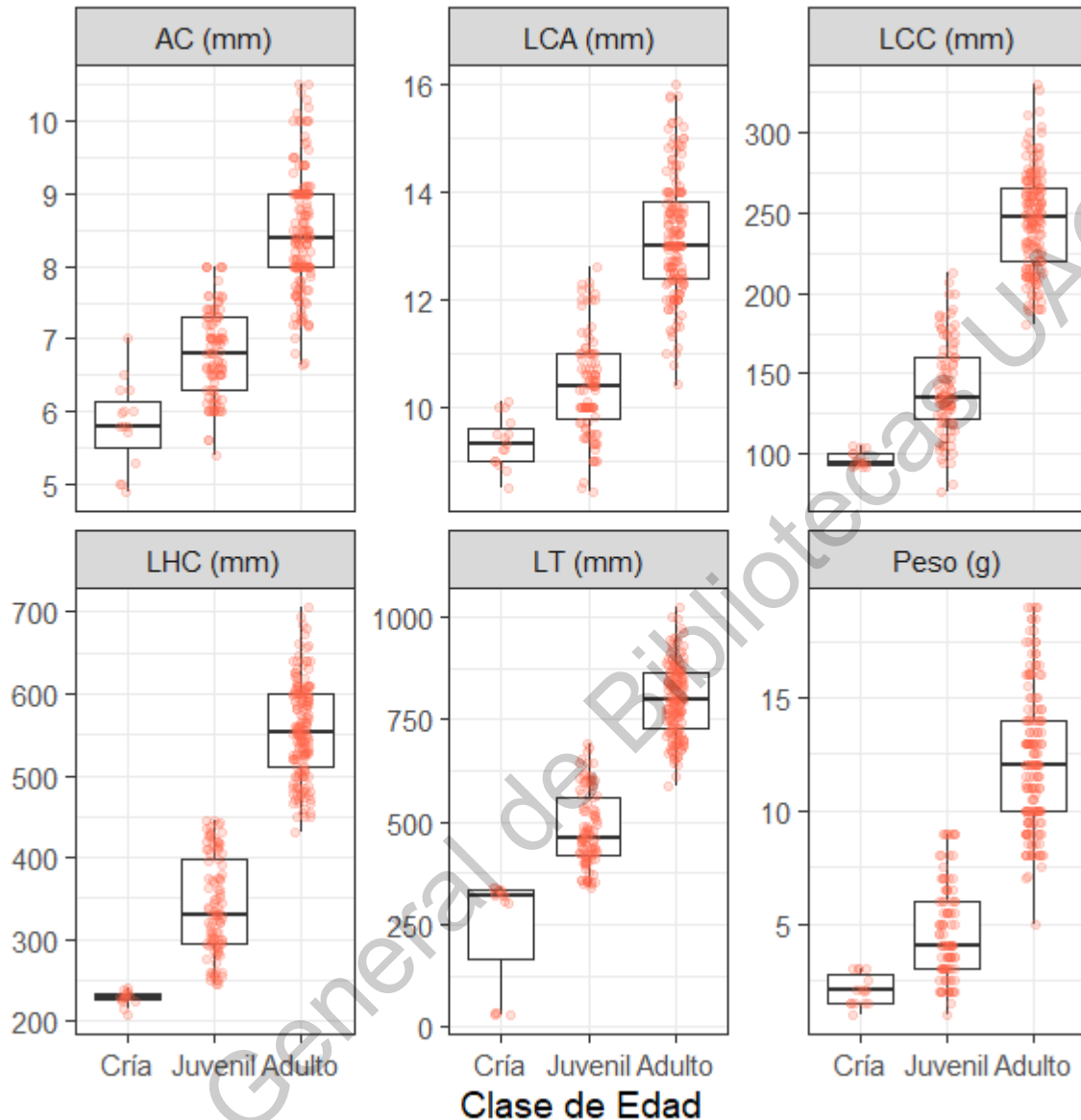


Figura 2.- Diagrama de Tukey que muestra las diferencias significativas entre clases de edad de las variables morfológicas analizadas Largo de la cabeza (LCA), Ancho de la cabeza (AC) y Peso (P). Longitud hocico-cloaca (LHC), Longitud cola-cloaca (LCC) y Longitud total (LT). Se observaron diferencias significativas para cada variable entre las clases de edad.

Dimorfismo sexual.—Se observaron diferencias significativas en el LCA ($t = 5.416, p = 0.00$), en el AC ($t = 4.426, p = 0.00$) y en el peso ($t = 2.00, p = 0.04$), indicando que las hembras tienen la cabeza más larga y ancha, y son más pesadas que los machos. Por su parte, las medidas LHC ($t = 0.36, p = 0.71$) y LT ($t = -0.65, p = 0.51$) no presentaron diferencias significativas

entre sexos. Para la variable LC ($t = -1.95, p = 0.05$) se encontraron diferencias marginalmente significativas, que pueden indicar que los machos podrían tener la cola más larga que las hembras (Figura 2).

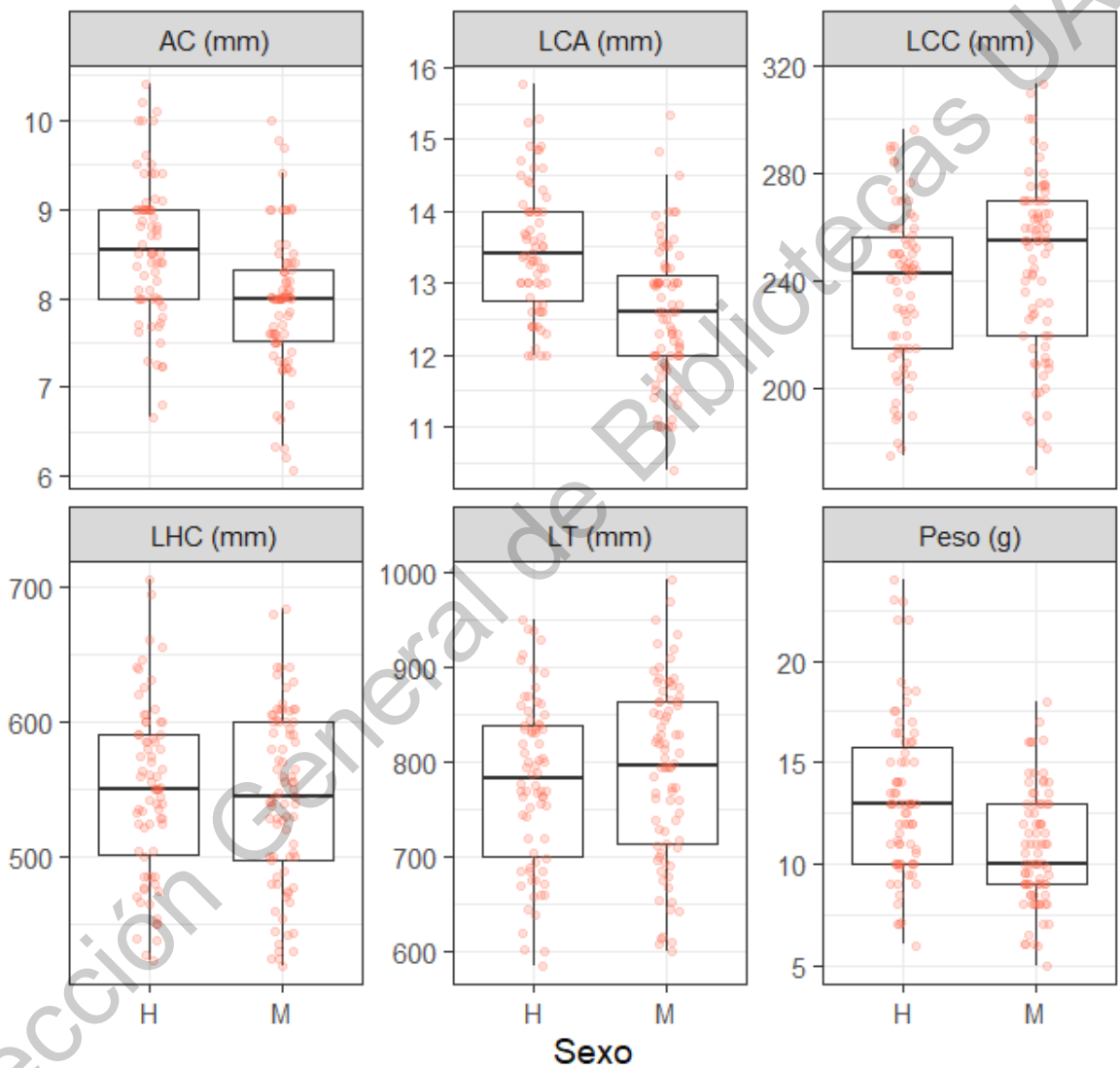


Figura 3.- Diagrama de Tukey que muestra las diferencias significativas entre sexos de las variables morfológicas analizadas Largo de la cabeza (LCA), Ancho de la cabeza (AC) y Peso (P). Longitud hocico-cloaca (LHC) y Longitud total (LT) no presentaron diferencias significativas. Longitud de la cola cola-cloaca (LC) presentó diferencias marginalmente significativas.

Variables ambientales.— Las variables ambientales con mayores valores de dispersión fueron la elevación y la humedad, mientras que la altura de percha y la temperatura presentaron un menor rango de variación (Tabla 2).

La relación entre sexo y variables ambientales muestran que las hembras tienen valores promedio más altos y rangos más amplios de preferencias ambientales, específicamente en la elevación ($\text{♀} = 97\text{-}802$ m snm; $\text{♂} = 95\text{-}394$ m snm), humedad ($\text{♀} = 57\text{-}99$ %; $\text{♂} = 63\text{-}99$ %) y altura de percha ($\text{♀} = 0\text{-}173$ cm; $\text{♂} = 0\text{-}152$ cm). El único parámetro ambiental en el que los machos presentaron un valor promedio y rango más amplio, fue en la temperatura ($\text{♀} = 19.6\text{-}29.6$ °C; $\text{♂} = 18.6\text{-}31.5$ °C).

En relación con la humedad las clases de edad que utilizan hábitats con mayor porcentaje de humedad son las crías (99-77%) y los juveniles (99-68%), mientras que los adultos fueron encontrados en un rango más amplio (99-57%). Los rangos de elevación de crías (216-108 msnm) y juveniles (345-132 msnm) son más reducidos que los adultos (802-95 msnm). Lo mismo sucede con la temperatura, en donde crías (27.6-22.8°C) y juveniles (28.6-20.7°C) presentan un menor rango respecto a los adultos (31.5-18.8°C). La única variable que no presento dicha relación fue la altura de la percha.

Tabla 2. Variables ambientales analizadas en este estudio agrupadas por clase de edad y sexo. Se muestran la media seguida por la desviación estándar. Entre paréntesis se muestran valores máximos y mínimos.

	Elevación (m snm)	Temperatura (°C)	Humedad (%)	Altura de percha (cm)
Hembras	186.98 ± 83.04 (802-97)	25.44 ± 1.66 (29.6-19.6)	87.34 ± 8.71 (99-57)	50.61 ± 45.80 (173-0)
Machos	175.34 ± 48.34 (394-95)	25.33 ± 1.73 (31.5-18.6)	87.81 ± 7.48 (99-63)	48.58 ± 41.08 (152-0)
Crías	160.40 ± 29.80 (216-108)	25.39 ± 1.42 (27.6-22.8)	89.86 ± 5.86 (99-77)	55.86 ± 39.08 (150-8)
Juveniles	166.74 ± 42.42 (345-116)	25.27 ± 1.56 (28.6-20.7)	88.54 ± 7.17 (99-68)	47.73 ± 44.23 (260-0)
Adultos	191.02 ± 81.73 (802-95)	25.47 ± 1.79 (31.5-18.8)	86.72 ± 8.73 (99-57)	51.18 ± 44.10 (250-0)

De acuerdo a los valores estimados por el PCA, comparando las variables ambientales utilizadas al encuentro de cada organismo respecto al sexo y las clases de edad mostraron que las variables con mayor importancia en el PC1 fueron la elevación (elev) y la humedad promedio (hm), mientras que las variables con mayor importancia sobre el PC2 fueron la temperatura promedio (tm) y la altura de percha (alt) (Tabla 3). Los dos primeros ejes explicaron 30.85% y 25.31% de la varianza respectivamente, acumulando un total de 56.16% de varianza explicada.

Tabla 3. Importancia de las variables ambientales y de uso de hábitat analizadas sobre los dos componentes principales. Variables con mayor influencia sobre cada componente están marcadas con negritas.

	PC1	PC2
Elevación (m snm)	50.19	0.37
Humedad promedio	48.33	0.40
Temperatura promedio	1.46	43.63
Altura de la percha	0.01	55.58
Eigenvalue	1.23	1.01
% varianza explicada	30.85	25.31

Los gráficos del PCA muestran un patrón anidado de las elipses (IC 95%) construidas a partir del centroide de los sexos y las clases de edad de la población (Figura 4). Los datos de acuerdo al sexo muestran que el intervalo de confianza del grupo de las machos se encuentra contenida en la elipse obtenida para el grupo de las hembras, mostrando las hembras mayor tolerancia al cambio en las variables ambientales que los machos. Los datos sugieren que las variables de altura de la percha y temperatura promedio tienen menor influencia sobre la clasificación basada en sexos.

La clase de edad, las crías y los juveniles se encuentran contenidos dentro del intervalo de confianza formado por los adultos, indicando que, al igual que los machos, las crías y los juveniles tienen requerimientos ambientales más estrechos. Los grupos crías y juveniles se encuentran mayormente relacionados con el eje 2 donde la altura de la percha y la temperatura promedio están positivamente correlacionadas.

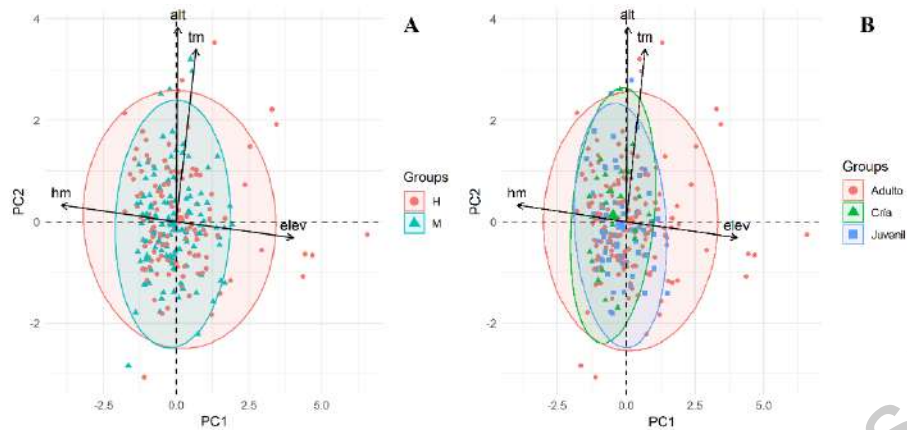


Figura 4.- Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables ambientales y morfológicas respecto a los grupos de estudio. A) PC1 agrupado por sexos. B) PC2 agrupado respecto a los estadios de clase de edad. Entre paréntesis se muestran el porcentaje de varianza acumulada en cada uno de los ejes.

El MANOVA no mostró diferencias significativas entre las variables ambientales y uso de hábitat entre sexo ($\lambda = 0.98$, $F_{(3, 247)} = 0.88$, $p = 0.47$) o edades ($\lambda = 0.93$, $F_{(3, 247)} = 1.92$, $p = 0.05$). Sin embargo, cuando se analizó la influencia de las variables de manera independiente se observó que existen diferencias significativas entre las variables ambientales por clases de edad cuando se analiza la variación con respecto a la elevación ($F_{(2, 246)} = 3.74$, $p = 0.02$) y a la humedad promedio ($F_{(2, 246)} = 3.80$, $p = 0.02$). No obstante, el análisis de regresión lineal arrojó resultados con bajo coeficiente de determinación, por lo que no son reportados en este estudio.

Discusión

Morfología y ontogenia

Como en la mayoría de los reptiles, es común observar diferencias morfológicas ontogenéticas entre clases de edad. En este estudio la única categoría que no presenta un solapamiento entre clases de edad es la LHC pues fue asignado arbitrariamente. En este estudio fue posible observar un crecimiento alométrico del ancho y largo de la cabeza, donde ejemplares juveniles son capaces de alcanzar tamaños iguales a los de adultos completamente desarrollados. El tamaño

de la cabeza, así como de las estructuras que la componen, están estrechamente relacionados con la alimentación (King, 2002), por lo que diferencias en el tamaño y composición de estos elementos pueden propiciar una divergencia dietaria. Ejemplos de ello es lo observado por Camilleri y Shine (1990) en dos especies de serpientes australianas, *Acrochordus arafurae* y *Dendrelaphis punctulatus*, donde las hembras mostraron tener cabezas más grandes respecto a los machos. Es posible que el crecimiento acelerado de la cabeza en *I. cenchoa* permita disminuir la competencia intraespecífica por recursos alimenticios al tener mayor número de presas potenciales, ya que se pueden comer presas más grandes con cabezas más grandes. De la misma forma que las longitudes, el peso presentó un solapamiento entre clases de edad, principalmente entre juveniles y adultos, el cual puede estar relacionado con la maduración sexual de la especie. Aunque la diferencia de tamaño entre sexos es común entre las serpientes, se necesitan estudios más detallados para conocer las causas subyacentes de este proceso. Las conclusiones respecto a los patrones ontogenéticos y alométricos en esta especie se encuentran limitados por la falta de información respecto a la dieta de *I. cenchoa* en sus distintas etapas del desarrollo, por lo que es necesaria más investigación al respecto para esclarecer el origen de dichos patrones.

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo fue evidente la presencia de dimorfismo sexual en las variables largo y ancho de la cabeza y peso, medidas en las que las hembras de *I. cenchoa* de Los Tuxtlas, son más grandes y pesadas (Figura 5).

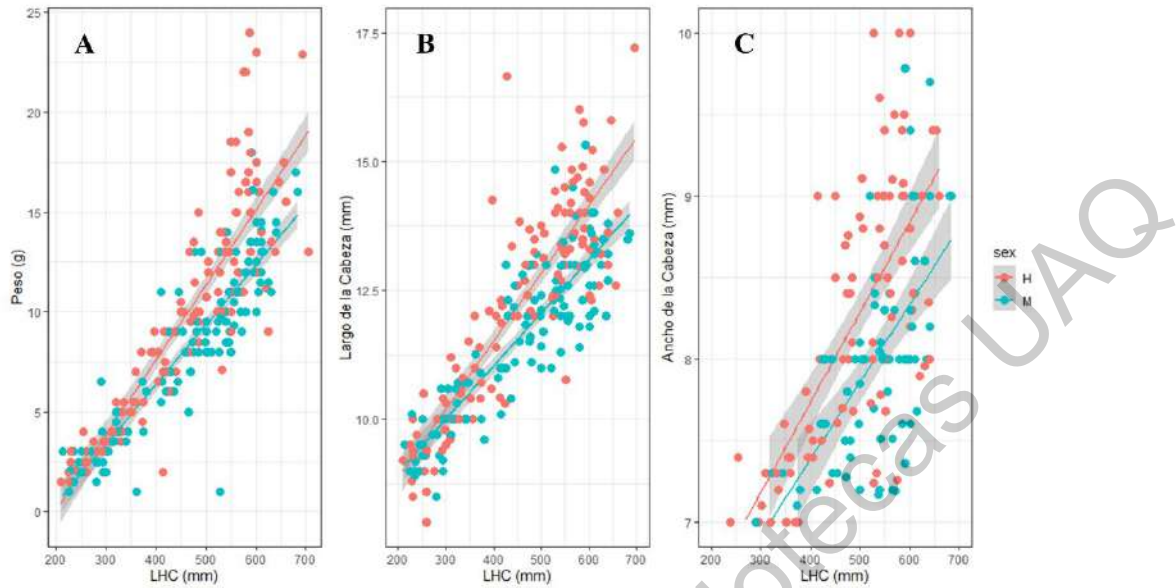


Figura 5.-Modelos lineales de la relación de valores morfométricos como una función de la LHC para hembras, machos y clase de edad. A) Relación del peso como una función de la LHC. B) Relación del LCA como una función de la LHC. C) Relación del AC como una función de la LHC

Dentro de las diferencias observadas, la más pronunciada es en la relación peso contra LHC, específicamente en los individuos entre 450 y 800 mm. En este rango es posible observar un aumento considerable el cual también es notorio cuando se observa la relación del LHC y el AC. Esta relación puede ser causada por hembras sexualmente maduras en preparación para la reproducción o la formación de huevos, lo cual es relativamente normal si consideramos que *I. cenchoa* presenta ciclos foliculares extendidos (Pizzato et al., 2006). De cualquier forma, es importante mencionar que no se tienen más datos sobre los ciclos reproductivos de esta especie en la región de los Tuxtlas debido a que los ejemplares observados no fueron recolectados y no se han observado hembras con huevos al momento de las capturas.

Las poblaciones de *I. cenchoa* de Boca del Toro, Panamá y la región del Amazonas, en Brasil respectivamente, también tuvieron hembras con cabezas significativamente más largas que los machos (Myers, 1982; de Sousa et al., 2014). Estas diferencias pueden ser resultado de

una estrategia que permite maximizar la eficiencia del forrajeo evitando la competencia intersexual por el alimento, como lo sugiere Sousa et al. (2014). Esta misma hipótesis se ha usado para explicar el dimorfismo en las cabezas de *Thamnophis sirtalis* (Shine y Crews, 1998), *Laticauda colubrina* (Shine et al. 2002) y *Agkistrodon piscivorus* (Vincent et al., 2004). En *I. cenchoa*, esta hipótesis se sostiene ya que se han observado diferencias intersexuales en la alimentación en algunas poblaciones de la Amazonía brasileña, en las cuales las principales presas de las hembras adultas son las lagartijas del género *Norops* spp., y en mayor abundancia *Norops fuscoauratus*, igualmente para los machos (de Sousa et al., 2014). Sin embargo, ni en nuestro estudio ni en el de Myers (1982) fue posible observar las diferencias en la alimentación entre sexos en *I. cenchoa* debido a que no se encontraron organismos alimentándose o con contenido estomacal aparente.

Contrario a los resultados obtenidos en este trabajo, de Sousa et al. (2014) reportaron diferencias significativas en el LHC en poblaciones de la Amazonia brasileña (Amapá, Amazonas, Maranhão, Pará y Rondonia), siendo las hembras las que presenta mayor LHC que los machos. En el trabajo realizado por Zug et al. (1979), no reportan comparaciones entre sexos de LHC, mientras que en el estudio realizado por Pizzato et al. (2008a), los autores reportan un índice de dimorfismo sexual basado en el tamaño, por lo cual no es directamente comparable con nuestros resultados. Sin embargo, sus resultados sugieren que en dichas poblaciones del sur y sureste de Brasil, los machos de *I. cenchoa* poseen una relación de tamaño mayor que las hembras.

Al igual que en Los Tuxtlas, de Sousa et al. (2014) en Amapá, Amazonas, Maranhão, Pará y Rondonia (Brasil), así como Zug et al. (1979) en zona de canal (Panamá), Santa Cecilia (Ecuador) e Iquitos (Perú), reportan la ausencia de dimorfismos sexual en la LC. Mientras que, de manera contrastante, el mismo Zug et al. (1979) en localidades más norteñas como Escuintla

(Chiapas), Yoro (Honduras) y Heredia (Costa Rica), así como Pizzato et al. (2008a) en la región sur-sureste de Brasil, desde Minas Gerais hasta Santa Catarina, reportan la presencia de un ligero dimorfismo sexual de la LC, con machos mostrando colas más largas que las hembras.

Es posible que las diferencias entre los resultados con respecto a diferencias o similitudes morfométricas obtenidos en los diferentes estudios estén determinadas por el tamaño de muestra. Mientras de Sousa quien si encontró diferencias en LHC utiliza 121 ejemplares, Zug y Pizzato que no encontraron diferencias únicamente analizaron 33 y 36 ejemplares respectivamente. En nuestro estudio se utilizó un tamaño de muestra cercano al doble de utilizado por de Sousa et al. (2014), y no se encontraron diferencias en la LHC, pero si en la LC, siendo nuestro trabajo con el mayor tamaño de muestra hasta ahora realizado. Las tallas analizadas por Zug corresponden a tamaños de muestra muy reducidos que representan un promedio de distintas localidades a lo largo de la distribución de *I. cenchoa* manteniendo una proporción entre sexos cercana a 1:1, mientras que en de Sousa et al. (2014) utilizan ejemplares pertenecientes a distintas municipalidades de la Amazonía brasileña como Amapá, Amazonas, Maranhão, Pará y Rondonia, siendo Pará la localidad con más ejemplares utilizados, y una proporción sexual desigual (200 machos y 114 hembras). Nuestra muestra proviene toda de una misma localidad: La estación de Biología de Los Tuxtlas.

Es también posible que las diferencias observadas entre las poblaciones estudiadas es poblaciones se deba a que al ser *I. cenchoa* una especie de amplia distribución, no comparta las mismas historias evolutivas entre sus poblaciones, y que cada población ha sido sometida a diferentes presiones de selección y, por tanto, los rasgos morfométricos se han seleccionado de manera distinta a través de su distribución.

Tabla 3. Principales longitudes reportadas por distintos autores para caracterizar el dimorfismo sexual en *Imantodes cenchoa*. Se muestra el promedio seguido por la desviación estándar para ambos sexos cuando se encontraron disponibles. Todas las medidas se encuentran en mm.

	n	LHC		LC		LT		LCA		AC		Área de estudio
		(♀,♂)	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
Myers (1982)*	78 (38,40)			-	-	-	-	-	-	-	-	Boca del Toro, Panamá
Zug et al. (1979)**	33 (33,?)	715.90 ± 67.70										Costa Rica, Ecuador, Honduras; México y Perú
Pizzato et al. (2008a)***	36 (18,18)			771.20 ± 67.90	764.2 ± 95.00	347.00	362.40	-	-	-	-	Región sur- sureste de Brasil
De Sousa et al. (2014)	121 (71,150)	731.53 ± 67.84	690.60 ± 70.86	731.53 ± 67.84	690.6 ± 71.86	333.60 ± 35.97	311.2 ± 38.7	14.04 ± 1.00	12.78 ± 0.99	2.21 ± 0.09	2.07 ± 0.08	Región del Amazonas, Brasil
Este estudio	230 (119,111)	463.42 ± 124.38	462.31 ± 133.73	449.30± 128.40	460.50 ± 130.50	188.40 ± 64.00	204.1 ± 65.7	12.10 ± 2.10	11.90 ± 1.70	7.78 ± 1.24	7.35 ± 1.07	Los Tuxtlas, México

*El autor únicamente presenta la LC como una proporción (%) del tamaño total de individuo y se desconoce el sexo de los individuos utilizados en el análisis.

**Los autores únicamente reporta los valores de tres individuos registrados en Chiapas, México.

***Los autores únicamente presentan la LC como una proporción (%) del tamaño total de individuo.

Dirección General de Bibliotecas UAO

Las principales hipótesis para explicar el dimorfismo sexual indican que pueden ser el resultado de la competencia inter e intrasexual, donde la disponibilidad de recursos alimenticios o la posibilidad de reproducción son los factores determinantes de este proceso (Shine 1994). En la región de los Tuxtlas los posibles recursos alimenticios de *I. cenchoa* son altamente abundantes, y, durante la temporada de lluvias, podemos encontrar presas de tamaños accesibles para estas culebras, tales como como los reptiles *Anolis uniformis*, *A. sericeus*, *A. tropidonotus* y *Sphaerodactylus glaucus*, así como los anfibios *Craugastro loki*, *C. vulcani* y *Gastrophryne elegans*, los cuales son abundantes en la región. A primera vista no se aprecia que la escases de recursos pueda estar estimulando el dimorfismo sexual por competencia.

El dimorfismo sexual intrapoblacional en serpientes ha sido observado en diferentes especies neotropicales en el Continente Americano. Ejemplos de ello son *Liophis miliaris* (Pizzato y Marques, 2006), *Xenodon neuwiedii* y *Waglerophis merremii* (Pizzato et al., 2008b) donde se observan hembras más grandes que machos. Del mismo modo Loebens et al. (2019) observaron hembras de *Tomodon dorsatum* con mayor LHC y con cabezas más anchas. El dimorfismo sexual puede ser multifactorial y elementos como la divergencia en el uso del hábitat pueden conducir a cambios morfológicos intrapoblacionales (Vincent et al., 2004; Mori y Vincent, 2008).

Otra hipótesis que ha permitido explicar la evolución del dimorfismo sexual en serpientes es el comportamiento de combate entre machos o hembras como un elemento de selección sexual. En esta conducta se favorecen machos con mayor peso y longitud (Shine, 1994). En la región de Los Tuxtlas, no se ha reportado competencia reproductiva o agregaciones de individuos de *I. cenchoa*, probablemente debido a que la proporción de hembras y machos es cercana a 1:1. Sin embargo, este comportamiento se ha observado en regiones como Pará, Brasil (Santos-Costa y Prudente, 2005) y Napo, Ecuador (Thomas, 2019). Para esclarecer las

causas del dimorfismo sexual en la población de Los Tuxtlas, es necesario llevar a cabo estudios relacionados con la ecología trófica y el comportamiento de esta especie, lo cual parece complicado ya que tras varios años de incursiones constantes en la región nunca se ha observado a un organismo alimentándose o con aparente contenido estomacal visible.

Diferenciación del uso de hábitat por sexo y categoría de tamaño.

Este estudio representa la primera fuente de información sobre la ecología espacial y las preferencias ambientales de esta especie por clases de tamaño y por sexo. Aunque trabajos previos han aportado información descriptiva acerca del uso de hábitat y ecología del comportamiento en cautiverio de algunas especies de *Imantodes* provenientes de Costa Rica y Honduras (Henderson y Nickerson, 1976), los autores no proporcionan las condiciones ambientales utilizadas en dicho estudio

El análisis de uso de hábitat y preferencias ambientales en reptiles ha sido objeto de numerosos estudios (Reinert, 1984; Beck, 1995; Keller y Heske, 2000; Luiselli, 2006; Lelièvre et al., 2011), no obstante muchos de ellos han sido realizados desde una perspectiva interespecífica, y como un efecto de la competencia y el uso de recursos, mientras que la variación ontogenética y morfológica han sido estudiadas en menor medida y, casi siempre, con un enfoque fisiológico (Carfagno y Weatherhead, 2006; de Fuentes-Fernández et al., 2019).

Los resultados obtenidos por medio del PCA indican que existe un cambio anidado en las preferencias ambientales con la diferenciación sexual y crecimiento de las serpientes, siendo la elevación, la temperatura y la humedad de gran importancia para explicar los patrones de distribución entre sexo y clase de edad.

Cuando se analizaron las preferencias ambientales respecto al sexo se observó que los machos (elevación: 349-95 m snm, temperatura: 39.5-18.6 °C y humedad: 99-63%) poseen

rangos reducidos respecto a los observados en hembras (elevación: 802-97 m snm, temperatura: 29.6-19.6 °C y humedad: 99-57%). El efecto del sexo en el uso del hábitat y las preferencias ambientales ha sido observado en otras especies como *Drymarchon couperi* (Hyslop et al., 2014) donde los machos presentan rangos hogareños más amplios que las hembras. La segregación y la partición en el uso del hábitat es un fenómeno ecológico que puede tener distintas causas. En el caso de *I. cenchoa* en los Tuxtlas es posible que los rangos observados en las hembras sean producto de la necesidad de alimentarse con el objetivo de prepararse para la temporada reproductiva o, por el contrario, los rangos reducidos de preferencias ambientales en machos sean producto de la territorialidad o a la alta fidelidad a un sitio en particular.

Con respecto a la variación ontogenética, los adultos utilizan un mayor rango de preferencias ambientales (elevación: 802-95 m snm, temperatura: 31.5-18.8 °C y humedad: 99-57%), seguido de los juveniles (elevación: 345-132 msnm, temperatura: 28.6-20.7 °C y humedad: 99-68%) y las crías (elevación: 216-108 m snm, temperatura: 27.6-22.8 °C y humedad: 99-77%). Existen gran número de razones por las cuales puede suceder la segregación ontogenética en reptiles, entre las que se encuentran: disponibilidad de alimento (Savitzky y Burghardt, 2000), evitar la depredación (Montgomery et al., 2011), restricciones morfológicas (Murphy et al., 2002) y requerimientos térmicos (Wine y Keck, 2005). Si bien la temperatura y la humedad no tienen un rango de variación extremo dentro del área de estudio, las condiciones bióticas dentro de la EBTLT no son homogéneas. La zona donde se detectaron más registros de ejemplares, y el único donde se encontraron juveniles y crías, corresponden a la parte baja del área de estudio entre los (100-200 msnm). En esta zona la cantidad de vegetación en el sotobosque y la presencia de un arroyo con constante flujo de agua, provean las condiciones ideales para que las crías y los juveniles encuentren condiciones favorables para su desarrollo y supervivencia. Entre estas condiciones existe un mayor porcentaje de humedad a lo largo del

año; una disponibilidad de alimento constante, como son las lagartijas del género *Anolis*, anfibios como *Gastrophryne elegans* y huevos de ranas como *Agalychnis callydras*; y mayor cantidad de refugios (Gutierrez y Arredondo, 2005). El hecho de que las crías y juveniles esté restringidos a las áreas con menor elevación en la zona de estudio, es especialmente preocupante si consideramos que la región de los Tuxtlas se encuentra, históricamente, bajo presiones de deforestación y fragmentación, donde las zonas más afectadas son sitios bajos, con menores pendiente y con mayor accesibilidad.

Es de esperarse que éstas características ambientales permitan una mayor supervivencia de crías y juveniles (Blouin-Demers et al., 2007). Un patrón ontogenético similar ha sido observado previamente en el vipérido *Agkistrodon piscivorus* en Commerce, Texas, EUA (Delisle et al., 2019) donde los juveniles tienen una mayor fidelidad a sitios con características específicas como cobertura vegetal densa y límites de vegetación y *Elaphe obsoleta* (Blouin-Demers et al., 2007) que muestran baja movilidad y un uso de hábitat limitado en neonatos respecto a los adultos. Sin embargo, también han sido reportados patrones contrastantes para colúbridos como *Elaphe obsoleta* en Ottawa, Ontario, Canadá (Blouin-Demers et al., 2007), donde son los adultos quiénes tienen mayor fidelidad a sus hibernáculos.

Los cambios ontogenéticos en el uso del espacio y variables ambientales en *I. cenchoa*, probablemente representen solo una parte de la estrategia ecológica de la especie. Es posible que las zonas donde se encuentran restringidas las crías funcionen como guarderías donde son menos susceptibles a la depredación y tienen mayor accesibilidad a fuentes de alimento. Debido a que es una especie de hábitos arborícolas es posible que sus preferencias de temperatura, humedad, elevación, así como la distribución por sexos y ontogenética, cambien a través del gradiente altitudinal de Los Tuxtlas al igual que la estructura y composición de las especies vegetales.

A través de este estudio se ha podido determinar la presencia de dimorfismo sexual en una población de *Imantodes cenchoa* en México, además de la presencia de segregación sexual y ontogenética en las preferencias ambientales de esta especie. Se requiere mucha más investigación referente a la ecología espacial, térmica y trófica, que permitan entender las distintas causas de las diferencias merísticas y la dinámica de preferencias ambientales entre sexos y edades, así como su papel dentro del ecosistema. El atender estos cuestionamientos permitirá esclarecer el estado de conservación de una de las serpientes más abundantes de la región. Este estudio representa la primera aproximación a largo plazo que analiza aspectos intraespecíficos y ecológicos de *Imantodes cenchoa* en México.

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Literatura citada

- Álvarez del Toro, M. 1982. Los Reptiles de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Talleres Gráficos del Estado, Chiapas, México.
- Beck, D. D. 1995. Ecology and energetics of three sympatric rattlesnake species in the Sonoran Desert. *Journal of Herpetology* 211–223.
- Blouin–Demers, G., L. P. Bjorgan, and P. J. Weatherhead. 2007. Changes in habitat use and movement patterns with body size in black ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Herpetologica* 63(4): 421–429.
- Cabrera–Guzmán, E., and V. H. Reynoso. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity and Conservation* 21(12): 3243–3265.
- Camilleri, C., and R. Shine. 1990. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia* 649–658.
- Carfagno, G. L., and P. J. Weatherhead. 2006. Intraspecific and interspecific variation in use of forest–edge habitat by snakes. *Canadian Journal of Zoology* 84(10): 1440–1452.
- De Sousa, K. R., A. L. C. Prudente, and G. F. Maschio. 2014. Reproduction and diet of *Imantodes cenchoa* (Dipsadidae: Dipsadinae) from the Brazilian Amazon. *Zoologia (Curitiba)* 31(1): 8–19.
- De Fuentes–Fernández, M., M. M. Suárez–Rancel, and M. Molina–Borja. 2019. How morphology and thermal ecology relates to diurnal microhabitat use and selection across seasons in two habitats of the nocturnal *Tarentola delalandii* from Tenerife. *Amphibia–Reptilia* 1(aop): 1–12.
- Delisle, Z. J., D. Ransom and J. Delgado–Acevedo. 2019. Neonate Cottonmouth Spatial Ecology and Habitat Selection: From Parturition to Hibernation. *Southeastern Naturalist*

18(2): 334–345.

Dirzo, R., H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. Isaac, and B. Collen. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345(6195): 401–406.

Ferner, J. W. 2007. A review of marking and individual recognition techniques for amphibians and reptiles. *Herpetological Circular* 35. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Atlanta, USA.

Figuroa, P. A. and J. E. Chontal. 2017. Retos y avances en los primeros 10 años de gestión de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Pp. 67–86, in: V. H. Reynoso, R. I. Coates, and C. L. M., Vázquez (Eds.), *Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: La región de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX.

Foster, M. S. 2011. Standard techniques for inventory and monitoring. Pp. 205–271, in R. W. McDiarmid, M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons and N. Chernoff (Eds.), *Reptile Biodiversity. Standard Methods for inventory and monitoring*. University of California Press, USA.

Futuyma, D. J. 1979. *Evolutionary Biology*. Sinauer. USA.

Gutiérrez-C., P. D. and J. C. Arredondo. 2005. *Imantodes cenchoa* (Chunk-headed snake, Bejuquilla). Diet. *Herpetological Review* 36: 324.

Henderson, R. W., and M. A. Nickerson. 1976. Observations on the behavioral ecology of three species of *Imantodes* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology*: 205–210.

Hyslop, N. L., Meyers, J. M., Cooper, R. J., and Stevenson, D. J. 2014. Effects of body size and sex of *Drymarchon couperi* (Eastern Indigo Snake) on habitat use, movements, and home range size in Georgia. *The Journal of wildlife management* 78(1): 101–111.

- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in principal component analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214
- Keller, W. L. and E. J. Heske. 2000. Habitat use by three species of snakes at the Middle Fork Fish and Wildlife Area, Illinois. *Journal of Herpetology* 558–564.
- King, R. B. 2002. Predicted and observed maximum prey size–snake size allometry. *Functional Ecology* 766–772.
- Krishnan, S., C. Ofori–Boateng, M. K. Fujita, A. D. Leaché, S. Krishnan, C. Ofori–Boateng, and A. D. Leaché. 2019. Geographic variation in West African *Agama picticauda*: insights from genetics, morphology and ecology. *African Journal of Herpetology* 0(0): 1–17.
- Legendre, P., and L. F. Legendre. 2012. *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier, Oxford, UK.
- Lelièvre, H., G. Blouin-Demers, D. Pinaud, H. Lisse, X. Bonnet and O. Lourdais. 2011. Contrasted thermal preferences translate into divergences in habitat use and realized performance in two sympatric snakes. *Journal of Zoology* 284(4): 265–275.
- Loebens, L., C. D. Hendges, S. M. Almeida–Santos, and S. Z. Cechin. 2019. Morphological variation and sexual dimorphism in two sympatric Dipsadine snakes from Southern Brazil. *Zoologischer Anzeiger* 280: 42–51.
- Luiselli, L. 2006. Interspecific relationships between two species of sympatric Afrotropical water snake in relation to a seasonally fluctuating food resource. *Journal of Tropical Ecology* 22(1): 91–100.
- Miller, D. E., and H. R. Mushinsky. 1990. Foraging ecology and prey size in the mangrove water snake, *Nerodia fasciata compressicauda*. *Copeia*: 1099–1106.
- Montgomery, C. E., K. R. Lips and J. M. Ray. 2011. Ontogenetic shift in height of sleeping perches of Cope's Vine Snake, *Oxybelis brevirostris*. *The Southwestern Naturalist* 358–

- Mori, A., S. E. Vincent. 2008. An integrative approach to specialization: relationships among feeding morphology, mechanics, behavior, performance, and diet in two syntopic snakes. *Journal of Zoology* 275: 47e56.
- Muñoz-Alonso, A., R. Martínez-Castellanos and P. Hernández-Martínez. 1992. Anfibios y reptiles de la Reserva El Ocote. in *Conservación y desarrollo sustentables en la Selva El Ocote*, Chiapas, México, ECOSUR, México.
- Murphy J. B., C. de La Panouse, and T. Walsh. 2002. Komodo Dragon: biology and conservation. Smithsonian Institution Press, USA
- Myers, C. W. 1982. Blunth-Headed vine Snakes (*Imantodes*) in Panama, Including a news species and other Notes. *American Museum Novitates* (2738): 1–50.
- Perez-Higareda G., M. López-Luna and M. Smith-Hobart. 2007. Serpientes de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, Guía de identificación ilustrada. UNAM. CDMX.
- Perkins, M. W. and P. K. Eason. 2019. The relationship of head morphology and diet among three sympatric watersnake species. *Amphibia-Reptilia* 40(1): 65–77.
- Pizzatto, L. and O. A. V. Marques. 2006: Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic forest of Brazil. *Amphibia-Reptilia* 27: 37–46.
- Pizzatto, L., M. Cantor, J. Lima de Oliveira, A. V. O. Marques, V. Capovilla, and M. Martins. 2008a. Reproductive ecology of Dipsadinae snakes, with emphasis on South American species. *The Herpetologists League* 64(2): 168–179.
- Pizzatto, L., J R. S.ordao, and A. V. O. Marques 2008b. Overview of Reproductive Strategies in Xenodontini (Serpentes:Colubridae:Xenodontinae) with New Data for *Xenodon newwiedii* and *Waglerophis merremii*. *Journal of Herpetology* 42(1): 153–162.

- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reinert, H. K. 1984. Habitat variation within sympatric snake populations. *Ecology* 65(5): 1673–1682.
- Santos–Costa, M. C., and A. L. C. Prudente. 2005. *Imantodes cenchoa* (Chunck–headed snake). Mating. *Herpetological Review* 36: 324.
- Savitzky, B. A., and G. M. Burghardt. 2000. Ontogeny of Predatory Behavior in the Aquatic Specialist Snake, *Nerodia rhombifer*, during the First Year of Life. *Herpetological Monographs* 401–419.
- Shine, R., and D. Crews. 1988. Why male garter snakes have small heads: the evolution and endocrine control of sexual dimorphism. *Evolution* 42(5): 1105–1110.
- Shine, R. 1994. Sexual dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326–356.
- Shine, R., R. N. Reed, S. Shetty and H. G. Cogger. 2002. Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea snakes (Laticaudinae). *Oecologia (Berl.)* 133: 45–53.
- Silva, J. M. 1996. Variación geográfica conductual y evolución: un ejemplo. *CIENCIA ergo–sum*, 3(1): 87–91.
- Soto, M and L. Gama. 1997. Climas. Pp. 7–23, in E. González–Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, CDMX.
- Soto, M. 2004. El Clima. Pp. 195–200, in S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez–Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra*. INECOL, CDMX.
- Thomas, O. 2019. Aggregation Behaviour in the Common Blunt–headed Tree Snake (*Imantodes cenchoa*; Linnaeus, 1758). *Captive and Field Herpetology* 3(1): 23–25

- Toro-Ibacache, M. V., G. Manriquez-Soto, and I. Suazo-Galdames. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28(4): 977–990.
- Torres-Orozco B. R., C. Kiménez-Sierra, J. L. Buen-Abad and A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. Pp. 33–41, in E. González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, CDMX.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez, and V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132(1): 61–75.
- Vincent, S. E., A. Herrel, and D. J. Irschick. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264(1): 53–59.
- Winne, C. T., and M. B. Keck. 2005. Intraspecific differences in thermal tolerance of the diamondback watersnake (*Nerodia rhombifer*): effects of ontogeny, latitude, and sex. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 140(1): 141–149.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis* (5th ed.). Prentice-Hall/Pearson, USA.
- Zug, G. R., S. B. Hedges, and S. Sunkel. 1979. Variation in reproductive parameters of three neotropical snakes, *Coniophanes fissidens*, *Dipsas catesbyi*, and *Imantodes cenchoa*. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 300, 1–20.

2. Supervivencia y tamaño poblacional de una culebra arborícola neotropical: la culebra bejuquillo chata *Imantodes cenchoa* en la selva de Los Tuxtlas.

Mauricio Tepos-Ramírez¹, Manuel Picaso-Vargas², Oscar García-Rubio¹, Omar Ordóñez-Hernández², Víctor Hugo Cambrón-Sandoval³, Víctor Hugo Reynoso^{2*}.

¹Laboratorio de Biogeografía e Integridad Biótica, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro Campus Aeropuerto, Antiguo Aeropuerto, Carr. Chichimequillas S/N, Terreno Ejidal Bolaños, Querétaro, Qro., C.P. 76140.

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, C.P. 04510, México

³Facultad de Ciencias Naturales Universidad Autónoma de Querétaro, Av. de las Ciencias S/N, Juriquilla, Querétaro, Qro., C.P. 76230.

*correspondencia: vreynoso@ib.unam.mx

Resumen.—Durante las últimas décadas la generación de modelos poblacionales con serpientes ha aumentado con la finalidad de poder responder preguntas desde perspectivas ecológicas, evolutivas y de conservación. Sin embargo, debido a los hábitos secretivos de las serpientes, poco se conoce sobre sus parámetros demográficos, los cuales son indispensables para evaluar el estado de conservación de poblaciones silvestres. El objetivo de este estudio fue realizar un análisis demográfico basado en datos de captura-recaptura durante los años 2013-2015 en una población de la culebra bejuquillo chata *Imantodes cenchoa* en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Se estimaron parámetros demográficos de probabilidad de recaptura (p) y supervivencia (ϕ), tamaño poblacional (N) y tasa decrecimiento poblacional (λ). Para el tamaño y la tasa de crecimiento poblacional se obtuvieron estimaciones generales, además de comparaciones anuales (2013 y 2014) y entre sexos. Los valores se calcularon utilizando las parametrizaciones derivadas del modelo Cormack-Jolly-Seber (CJS), POPAN y Pradel. Se observó una probabilidad de recaptura variable entre temporadas de muestreo ($p_t = 0.00 - 0.84$) y la probabilidad de supervivencia fue constante para toda la población ($\phi = 0.94 \pm 0.65$) y no se observaron diferencias significativas entre sexos ($\phi_{\text{hembras}} = 0.95 \pm 0.06$; $\phi_{\text{machos}} = 0.91 \pm 0.07$). Cuando se analizó la relación de las variables morfológicas con la supervivencia se observó una fuerte relación positiva de ϕ con respecto a la longitud hocico-cloaca y el peso. Los resultados sugieren que el número estimado de individuos en la población de acuerdo a los modelos nulos es de $N = 743 \pm 107$ y no difirió significativamente entre sexos ($N_{\text{hembras}} = 297 \pm 21$; $N_{\text{machos}} = 144 \pm 12$). Finalmente, la tasa de crecimiento poblacional para el periodo 2013-2015 fue de $\lambda = 0.96 \pm 0.01$, no difiriendo entre sexos ($\lambda_{\text{hembras}} = 0.97 \pm 0.01$; $\lambda_{\text{machos}} = 0.95 \pm 0.02$). Se observó que el número estimado de individuos en la población difirió significativamente entre los años 2013 y 2014 ($N_{2013} = 247.22 \pm 40.44$; $N_{2014} = 101 \pm 0.58$). De igual manera, la tasa de crecimiento poblacional fue distinta entre años ($\lambda_{2013} = 1.30 \pm 40.44$;

$\lambda_{2014} = 0.67 \pm 0.02$). Esta diferencia es probable se deba a los diferentes métodos de muestreo empleados, habiendo un mejor éxito de captura cuando se muestrean meses consecutivos que saltados. Los valores demográficos obtenidos indican que existe una probabilidad de supervivencia alta en la población, lo que se refleja en una tasa de crecimiento estable. Es importante resaltar que estos parámetros demográficos corresponden únicamente a una población en una porción conservada de un bosque tropical que ahora está altamente fragmentado y con fuertes presiones antrópicas. Este trabajo representa los primeros parámetros demográficos calculados para un colúbrido tropical arborícola, por lo que es necesario realizar investigaciones que permitan comparar estos valores en otras regiones con el fin de determinar los factores ecológicos que pudieran influir en ellos. Los estudios demográficos son indispensables y deben ser prioritarios para analizar y conservar una población, por lo que esperamos que este estudio sienta las bases para el análisis poblacional de colúbridos en México con fines de conservación.

Palabras clave: Demografía, Los Tuxtlas, serpientes, Colubridae, Marcaje-Captura-recaptura, Cormack-Jolly-Seber, tamaño poblacional, tasa de crecimiento poblacional.

Abstract.— During the last decades, the generation of population models with snakes has begun to scale in order to answer questions from ecological, evolutionary and conservation perspectives. However, due to their secret habits, little is known about the demographic parameters of most snake species. These parameters are essential to establish a baseline to assess the conservation status of wild populations. Here we carried out a demographic analysis of the blunt-headed tree snake *Imantodes cenchoa* based on capture-recapture data collected during the years 2013-2015 in a population at the Tropical Biology Station of Los Tuxtlas, Veracruz. We estimated recapture (p) and survival probabilities (ϕ), population size (N) and growth rate (λ). In order to compare annual estimates, we calculated size and population growth rate, separately during the years 2013 and 2014. All values were calculated using the parameterizations derived from the Cormack-Jolly-Seber (CJS), POPAN and Pradel models. We found a variable recapture probability is between sampling seasons ($p_t = 0.00 - 0.84$), the survival probability was constant for the entire population ($\phi = 0.94 \pm 0.65$) and showed no significant differences between sexes ($\phi_{\text{females}} = 0.95 \pm 0.06$; $\phi_{\text{males}} = 0.91 \pm 0.07$). When the relationship of morphological variables with survival was analyzed, we found a strong positive relationship of ϕ with respect to snout-cloaca length and weight. The results suggested that the estimated number of individuals in the population according to null models was $N = 260 \pm 12.52$ and did not differ significantly between sexes ($N_{\text{females}} = 1,010 \pm 159$; $N_{\text{males}} = 491 \pm 84.33$). Finally, the population growth rate for the period 2013-2015 was $\lambda = 0.96 \pm 0.01$, not differing between sexes ($\lambda_{\text{females}} = 0.97 \pm 0.01$; $\lambda_{\text{males}} = 0.95 \pm 0.02$). The estimated number of individuals in the population differed significantly between the years 2013 and 2014 ($N_{2013} = 247.22 \pm 40.44$; $N_{2014} = 101 \pm 0.58$) and similarly, the population growth rate was different between years ($\lambda_{2013} = 1.30 \pm 40.44$; $\lambda_{2014} = 0.67 \pm 0.02$). This difference is likely due to the different sampling methods used, with better capture success when consecutive months are sampled than skipped.

In terms of conservation, the demographic values obtained indicate that there is a high probability of survival in the population, which is reflected in a stable or close to 1 growth rate. It is important to notice that these demographic parameters only correspond to a population that inhabit a conserved portion of a forest that now is highly fragmented and subjected to strong anthropic pressures. Also, these values are the first demographic parameters reported for a tropical arboreal colubrid, and it is necessary to do new research to compare values with those of other regions in order to determine the ecological factors that influence them. Demographic studies are essential and should be a priority to analyze and conserve a population and we expect that our study lays the foundations for the population analysis of colubrids in Mexico for conservation purposes.

Keywords: Demography, Los Tuxtlas, snakes, Colubridae, Mark-Capture-recapture, Cormack-Jolly-Seber, population size, population growth rate.

Introducción

El estudio cuantitativo de las propiedades intrínsecas de una población (tasas de crecimiento, nacimiento, muertes e inmigración, etc.), así como los factores que influyen sobre estas propiedades, haciéndolas fluctuar a través del tiempo, son de gran utilidad para monitorear el estado de conservación de una especie (Williams et al., 2002). Estas propiedades dan la posibilidad de predecir la respuesta de una población a distintas presiones como enfermedades, especies invasoras pérdida de hábitat, cambio climático, etc., y representan el marco teórico primario para entender la ecología e historia de vida de una especie (Stanford y King, 2004; Hileman et al., 2018).

Una herramienta útil para analizar estadísticamente los parámetros poblacionales son los estudios de Marcaje-Captura-Recaptura (MCR), los cuales permiten analizar los parámetros demográficos de una población en distintas escalas temporales (Gibbons et al., 2000; Mazerolle et al., 2007; Muñoz et al., 2016). Dichos modelos, persiguen explicar la distribución de los individuos de una especie en el espacio-tiempo y han sido ampliamente utilizados con distintos enfoques ecológicos como la selección de recursos, conectividad de hábitat a nivel de paisaje y ámbitos hogareños denso-dependientes (Royle y Young, 2008; Royle et al., 2013, Karanth et al., 2011). Los modelos MCR cubren gran parte de las deficiencias de otros modelos ampliamente utilizados y son fácilmente adaptables a las técnicas de muestreo usadas para la herpetofauna (Muñoz et al., 2016).

Actualmente los modelos demográficos son poco aplicados en serpientes debido a que atributos como ser secretivas y poco conspicuas, de hábitos nocturnos, con largos periodos de inactividad y con bajas densidades poblacionales, dificultan su estudio (Lillywhite, 1982; Plummer, 1997; Pike et al., 2008). La innovación tecnológica en herramientas para el rastreo de fauna, el enfoque en la selección y uso de recursos de los organismos, así como los cambios en

los paradigmas en los estudios ecológicos (Shine y Bonnet, 2000; Dorcas y Willson, 2009), han permitido avances en la aplicación de modelos ecológicos complejos en grupos que anteriormente recibían poca atención, propiciando un avance significativo en su estudio demográfico, tal es el caso con las serpientes. En el continente americano ejemplos de dichos avances se han realizado en bosques templados con las culebras del género *Elaphe* (Row et al., 2007), *Lampropeltis* (Ruane, 2013; Ruane et al., 2015) y *Thamnophis* (Bronikowsky y Arnold, 1999; Stanford, 2002; Stanford y King, 2004), y en desiertos con los vipéridos del género *Crotalus* (Olson et al., 2015; Leavitt y Grimsley, 2019).

Los estudios demográficos continúan en un incipiente proceso de desarrollo, no obstante, este tipo de trabajos han involucrado serpientes tanto terrestres como acuáticas y todas ellas neoárticas. Entre los reptiles, ha resultado imposible estudiar la demografía de serpientes arborícolas en bosques húmedos del neotrópico. La culebra chata *Imantodes cenchoa* es una serpiente arborícola que habita en los bosques tropicales de meso y sudamérica altamente diversos, que viven interacciones biológicas mucho más complejas que aquellas de bosques templados y desiertos neoárticos. Su relativa abundancia nos brinda la oportunidad de realizar estudios demográficos en serpientes neotropicales con hábitos antes no estudiados. Así, el objetivo de este estudio fue estimar los principales parámetros demográficos de *Imantodes cenchoa* y su relación con variables morfológicas en la reserva de la Estación de Los Tuxtlas, Veracruz, con el fin último de establecer una línea base para evaluar y comparar el comportamiento demográfico de esta especie arborícola respecto a valores demográficos obtenidos en distintas especies de culebras del continente americano de hábitos diversos y con poblaciones naturalmente abundantes. Debido a que *Imantodes cenchoa* es una especie con hábitos arborícolas que favorecen su abundancia en el bosque tropical, esperamos encontrar valores demográficos saludables ($\phi \geq 0.8$; $\lambda \geq 1$) similares a mayores a lo reportado para

poblaciones de serpientes con abundancias naturales altas.

Materiales y Métodos

Especie de estudio.—La culebra bejuquilla chata, *Imantodes cenchoa* (Colubridae; Dipsadinae), es un colúbrido nocturno de complexión delgada y alargada de hábitos arborícolas y de distribución amplia que va desde el noreste de México hasta el norte de Argentina. En adultos, la longitud promedio se encuentra entre los 600-700 mm, pero, en la región de Los Tuxtlas, se han reportado algunos ejemplares que pueden exceder los 1,000 mm (Pérez-Higareda et al., 2007). En esta especie se ha reportado dimorfismo sexual que varían en su distribución (Zug et al., 1979; de Sousa et al., 2014; Pizzato et al., 2008; Tepos-Ramírez et al., esta tesis). Las hembras tienen la cabeza más larga y ancha que los machos y podrían ser más pesadas, y el largo de la cola pudiera ser mayor en los machos. Esta especie habita preferencialmente en zonas conservadas del bosque tropical perennifolio y, por la noche, es fácilmente detectable por su color anaranjado moteado con manchas pardas, reptando sobre entre las ramas de arbustos o árboles de baja altura (Henderson y Nickerson, 1976; Álvarez del Toro, 1982; Muñoz et al., 1992; obs. pers.). En la región de Los Tuxtlas son relativamente abundantes (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012), lo que hace que el trabajo demográfico en éstas serpientes sea factible. El número de capturas de *I. cenchoa* respecto al esfuerzo de muestreo es variable entre estudios y se han registrado desde 8 individuos en 672 horas/persona (Urbina-Cardona et al., 2006), hasta 68 organismos en 1,920 horas hombre de muestreo en fragmentos de selva conservada (Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012), que representa un rango de 0.28 a 0.85 serpientes por día.

Área de estudio.—El estudio se llevó a cabo en el Lote 67, dentro de la reserva de la Estación

de Biología Tropical de los Tuxtlas (EBTLT) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. El Lote 67 es el área designada para investigación dentro de la Zona Núcleo de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas. El Lote cuenta con área de 149,53 ha de las 640 has que comprende el polígono de la EBTLT (coordenadas extremas: 18°35'13.98" N, 95° 5'11.91" O; 18°34'26.22" N, 95° 5'11.04" O; 95° 4'21.65" O, 95° 4'21.65" O; 18°34'53.50" N, 95° 5'27.99") (Figuroa y Chontal, 2017). El terreno del Lote 67 está accidentado por cortes en las laderas formados por cauces de arroyos temporales que poseen áreas desprovistas de vegetación dominante. La cobertura vegetal es de bósque tropical humedobien conservado, dominado por individuos jóvenes de las especies *Astrocarium mexicanum*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Tabernaemontana alba* y *Ficus* spp. (Arroyo-Rodríguez et al., 2011).

Las veredas y cauces de arroyos permiten recorrer la mayor parte del área de estudio desde los 150 a los 416 m snm (Figura 1). El clima en la región es cálido-húmedo, con una temperatura máxima promedio de 27.3° C, una temperatura mínima promedio de 21.5° C, y una precipitación anual de más de 4,500 mm (Soto, 2004).

Marcaje-Captura-Recaptura.—El historial de captura y recaptura de individuos se llevó a cabo atrapando marcando y liberando todos los individuos avistados durante los muestreos recorriendo las veredas y cauces de arroyos del Lote 67 de la EBTLT. Los muestreos se realizaron durante 15 días consecutivos durante 13 meses. Los primeros seis muestreos, de junio a noviembre del 2013, se realizaron cada mes con el fin de marcar el mayor número posible de individuos, y los siete muestreos siguientes de marzo de 2014 a abril de 2015 se realizaron mas aleatoria. Los registros se hicieron por dos personas acumulando un total de 2,730 horas hombre de muestreo. El sexo de cada ejemplar capturado fue determinado mediante la eversión de hemipenes y el uso de sondas de sexado *in situ*. Se registraron rasgos morfológicos como longitud hocico-cloaca, longitud de la cola, longitud total, peso y largo y ancho de la cabeza.

Adicionalmente cada organismo colectado se marcó con el método de marcaje semi-permanente descrito por Ferner (2007), cortando una escama ventral siguiendo un código de numeración en sentido ascendente desde la abertura de la cloaca hacia la cabeza, y se fotografió. Se consideraron crías a ejemplares de $LHC > 230$ mm, juveniles de $230 < LHC < 450$ mm, y adultos de $LHC > 450$ mm, de acuerdo al análisis de folículos ováricos en ejemplares de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) y del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias (MZFC) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (Tepos Ramírez, esta tesis). No se colectó de manera definitiva ningún ejemplar.

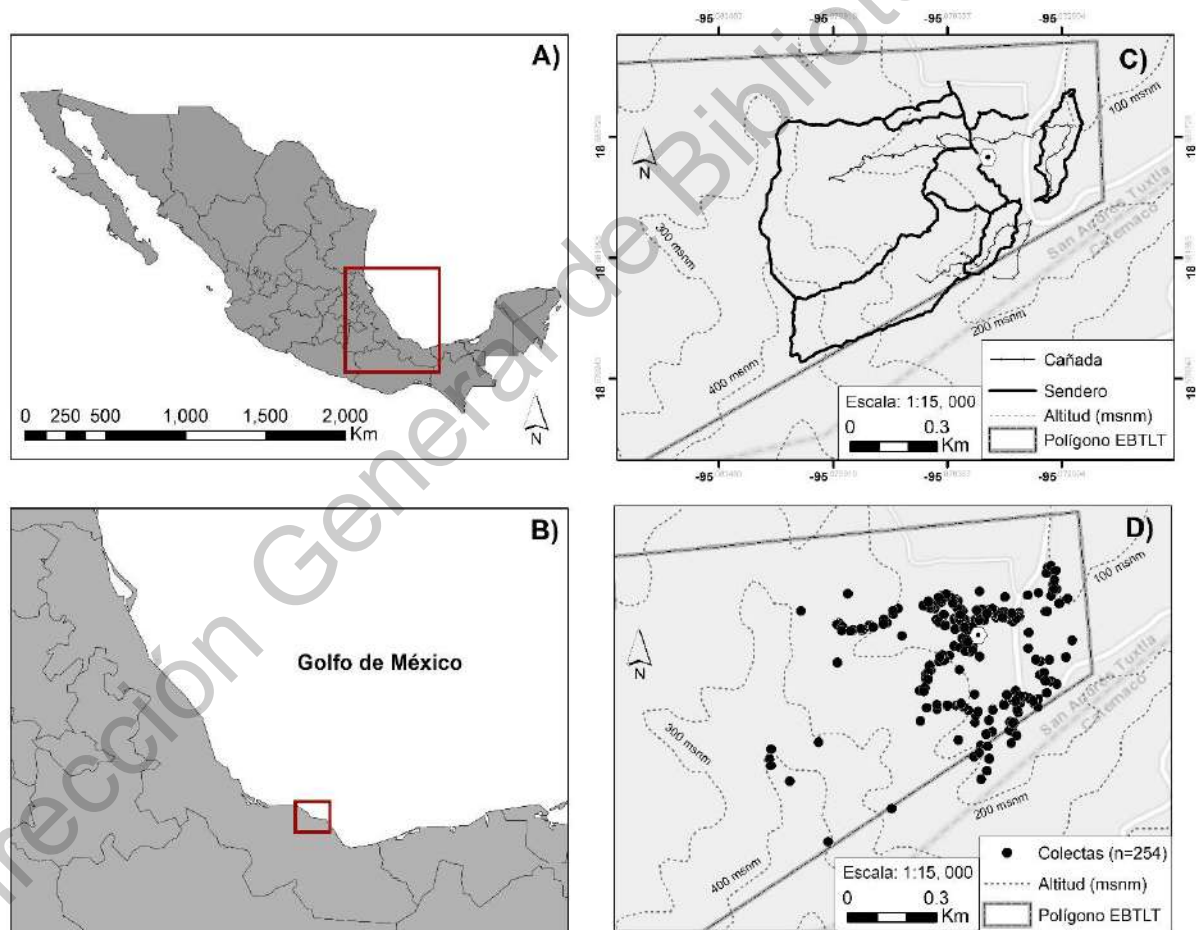


Figura 1. A) Ubicación de la EBTLT en la República mexicana (A) y en el estado de Veracruz (B). Puntos de captura de los ejemplares de *I. cenchoa* dentro del Lote 67 de la EBTLT (C). Lote 67 de la EBTLT mostrando los principales senderos y cañadas que se encuentran dentro de este lote y a través de los cuales se llevaron a cabo las capturas de los organismos (D).

Análisis demográfico.—

Para cada estimación se utilizaron tres tipos de modelos: modelos nulos o constantes, modelos con variación temporal y modelos con variación por grupo. En conjunto, estos modelos conformaron el conjunto de modelos candidatos para el análisis de recaptura de *I. cenchoa* entre los años 2013-2015. La calidad de los modelos fue ponderada por medio del Criterio de Información de Akaike (AIC), el cuál puede ser interpretado como la calidad relativa de un modelo estadístico par un conjunto de datos determinado (White y Burnham, 1999). Únicamente se utilizaron aquellos modelos que presentaron valores de $\Delta AIC < 2$ (Burnham y Anderson, 2002). Éstas estimaciones no son válidas para el primer y último período de muestreo, por lo que cuando se analiza su variación temporal los valores corresponden al intervalo entre el primer y penúltimo periodo (Converse et al., 2005).

La estimación de la probabilidad de recaptura (p), probabilidad de supervivencia (ϕ), tamaño poblacional (N) y la tasa de crecimiento finito poblacional (λ), se realizó usando el software MARK (White y Burnham, 1999). Para la comprobación de los supuestos de igualdad en la probabilidad de recaptura y supervivencia, posteriormente se calculó la bondad de ajuste en cada una de las parametrizaciones utilizadas, y debido a que no se encontró evidencia de sobredispersión en los datos ($\hat{c} \leq 1$), no fue necesario realizar ningún ajuste del factor de inflación de varianza. En este estudio la estimación de los parámetros poblacionales se realizó para las trece temporadas de muestreo entre 2013 al 2015 para todos los ejemplares en conjunto y para los dos grupos de sexo (hembras y machos). No se pudo hacer para las distintas clases de edad debido a la baja tasa de recapturas.

Los parámetros p y ϕ se estimaron por medio de la parametrización de Cormack-Jolly-Seber (CJS). Adicionalmente, se analizaron las curvas de supervivencia como una función de la longitud hocico-cloaca (LHC) y el peso con la probabilidad de supervivencia. Para calcular el

tamaño poblacional total se utilizó la parametrización POPAN (Arnason y Schwarz, 1995; Schwarz y Arnason, 1996, la cual utiliza cada una de las ocasiones de muestreo para estimar el tamaño poblacional de acuerdo a los modelos propuestos. Lambda (λ) se calculó utilizando la parametrización descrita por Pradel (1996). En el caso de N y λ se analizaron todas las ocasiones de muestreo (2013-2015), así como las diferencias entre los dos primeros años (2013-2014), esto con el fin de obtener un valor general y un comparativo entre años, el cuál es un tiempo adecuado para comparar valores demográficos debido a la fenología reproductiva de *Imantodes cenchoa*.

Con el fin de comparar los muestreos en la primera y segunda temporada, Los análisis para tamaño poblacional y tasa de crecimiento finito poblacional (λ), se realizaron por separado con el grupo de datos de junio a diciembre de 2013 (seis meses cada mes consecutivo) y con el grupo de datos de marzo de 2014 a marzo de 2014 (seis meses con muestreos mas aleatorios).

Resultados

En total se capturaron 189 serpientes, de las cuales 97 (51.32%) fueron hembras y 92 (48.68%) machos. A pesar de que en todas las temporadas de muestreo se registraron individuos, durante los meses de junio y julio de 2014 únicamente se registraron recapturas. Los únicos meses en que se capturaron individuos de un solo sexo fueron los meses de julio de 2013 y mayo de 2014, donde se registraron hembras y machos respectivamente, pero también fueron los meses donde se encontraron muy pocos ejemplares (Figura 2). En total se recapturaron 33 individuos, los cuales corresponde al 17.4% del total de individuos registrados (Tabla 1). Respecto a las categorías de edad, únicamente se registraron recapturas de juveniles y adultos.

Del total de modelos analizados (Anexo1), únicamente fueron tomados en cuenta aquellos con valores de $\Delta AICc < 2$, por lo que para el análisis estadístico únicamente se

utilizaron un total de 10 modelos, los cuales incluyeron variación temporal y entre sexos (Tabla 2).

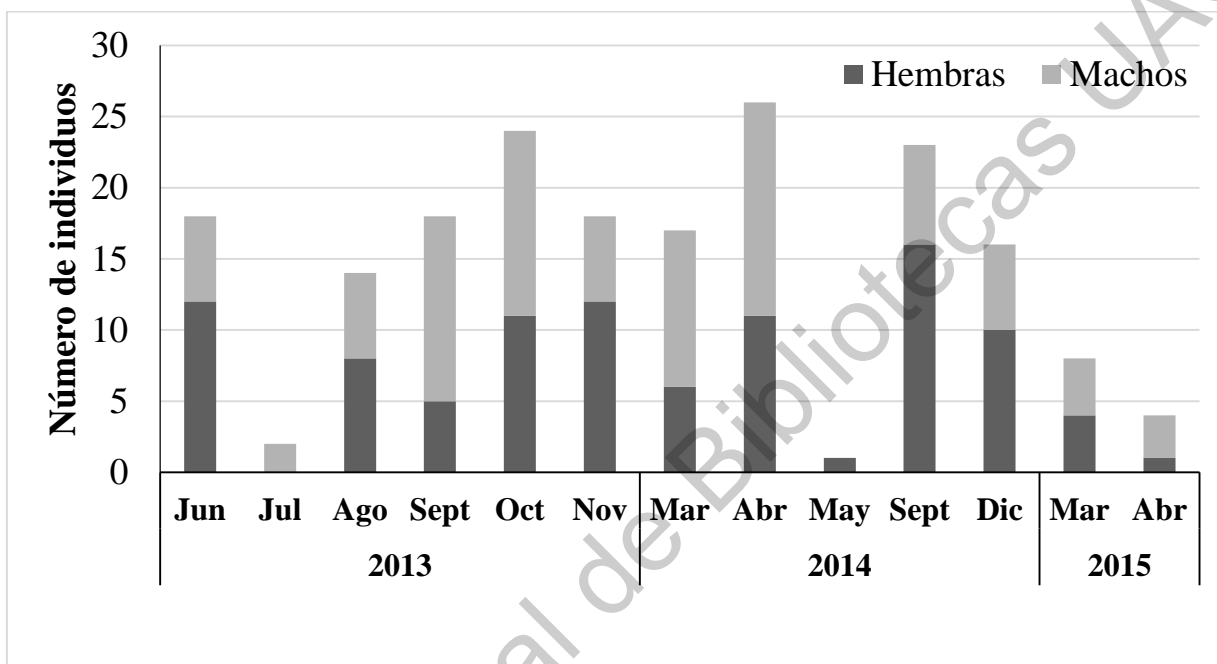


Figura 2. Proporción sexual y número de ejemplares de *Imantodes cenchoa* capturados entre los años 2013-2015. En los meses de junio y julio de 2014 únicamente se registraron recapturas, por lo que no son incluidos en la gráfica.

Tabla 1. Número y porcentaje de capturas y recapturas de adultos, crías juveniles y hembras y machos adultos de *Imantodes cenchoa* registrado en este estudio.

Categoría	Capturas	Recapturas	%
Adultos	106	24	22.6
Crías	24	0	0
Juveniles	59	9	15.2
Hembras	97	24	24.7
Machos	184	19	9.7
Total	189	33	17.4

Tabla 2. Modelos analizados por medio de las distintas parametrizaciones utilizadas en este estudio. ϕ : probabilidad de supervivencia, p : probabilidad de recaptura, N : tamaño poblacional y λ : tasa de crecimiento poblacional. Únicamente se muestran aquellos modelos que tuvieron un ajuste significativo a los datos ($\Delta AICc < 2$).

CJS						
Model	AICc	$\Delta AICc$	w	Model Likelihood	k	Deviance
ϕ (.) $p(t)$	380.30	0	0.56	1	12	355.22
ϕ (sex) $p(t)$	381.88	1.57	0.25	0.45	13	354.61
POPAN						
2013						
Model	AICc	$\Delta AICc$	w	Model Likelihood	k	Deviance
ϕ (.) p (.) N (.)	27865.89	0	0.71	1	3	27138.64
ϕ (.) p (.) p ent(.) N (sex)	27867.72	1.82	0.28	0.40	4	27138.39
2014						
ϕ (.) p (.) N (.)	166876.17	357.63	0	0	2	166361.02
ϕ (.) p (.) N (sex)	166876.17	357.63	0	0	2	166361.02
PRADEL						
2013						
Model	AICc	$\Delta AICc$	w	Model Likelihood	k	Deviance
ϕ (.) p (.) λ (.)	830.36	0	0.71	1	3	103.11
ϕ (.) p (.) λ (sex)	832.23	1.86	0.28	0.39	4	102.89
2014						
ϕ (.) p (.) λ (sex)	697.77	0	0.69	1	4	178.47
ϕ (.) p (.) λ (.)	699.44	1.67	0.30	0.43	3	182.23

De acuerdo al Criterio de Información de Akaike ($AICc$) y sus valores asociados ($AICc$, Weights y Model Likelihood) los mejores modelos de cada parametrización para calcular la probabilidad de recaptura (p), supervivencia (ϕ), tamaño (N) y crecimiento poblacional (λ) fueron los modelos considerados como nulos; es decir, aquellos modelos que no presentaron ninguna variación temporal o por grupos. En contraste, los modelos con mejor ajuste cuando se analizó la probabilidad de recaptura (p) fueron aquellos que presentaron una variación temporal o por grupos. En el caso de la estimación de las parametrizaciones POPAN y Pradel se analizaron modelos nulos y de variación entre sexos para los años 2013 y 2014 con el objetivo

de poder analizar los valores de tamaño y crecimiento poblacional por año.

El modelo que mejor apoya la estructura de los datos respecto a la probabilidad de recaptura es aquel que presenta p con variación temporal; es decir, el modelo con variación a través de las temporadas de muestreo, mostrando valores máximos $p = 0.84$ (IC 95% = 0.03–0.18) al inicio de la temporada de muestreo y sus valores mínimos a la mitad del muestreo $p = 0.00$ (IC 95% = 0.00–0.0) (Figura 3).

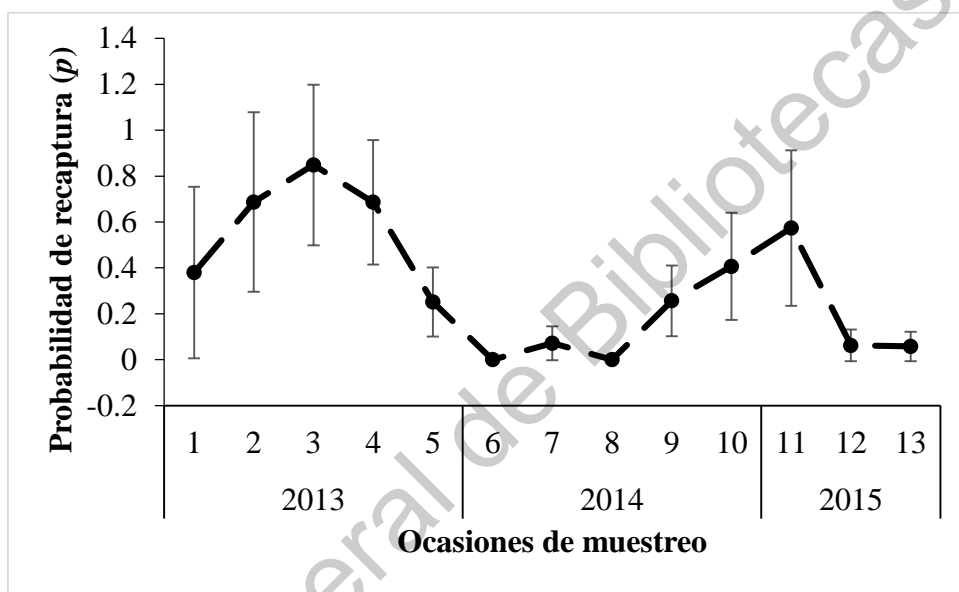


Figura 3. Probabilidad de captura para *Imantodes cenchoa* en 13 unidades de muestreo en la región de los Tuxtlas, Veracruz. Las barras de cada punto corresponden al error estándar estimado por medio del software MARK.

En la parametrización CJS, la probabilidad de supervivencia presentó mayor ajuste al modelo constante $\phi = 0.94$ (95% IC = 0.60–0.99), por lo que la variación por sexos con hembras $\phi = 0.96$ (95% IC = 0.48–0.99) obteniendo mayores valores respecto a los machos $\phi = 0.91$ (95% IC = 0.60–0.98), no difirió significativamente. En cualquiera de los modelos las probabilidades de supervivencia para *Imantodes cenchoa*, son altas. El análisis de las curvas de supervivencia como una función de la longitud hocico-cloaca (LHC) y el peso con la probabilidad de supervivencia, mostraron una relación positiva entre la supervivencia y las

variables morfológicas (Figura 4).

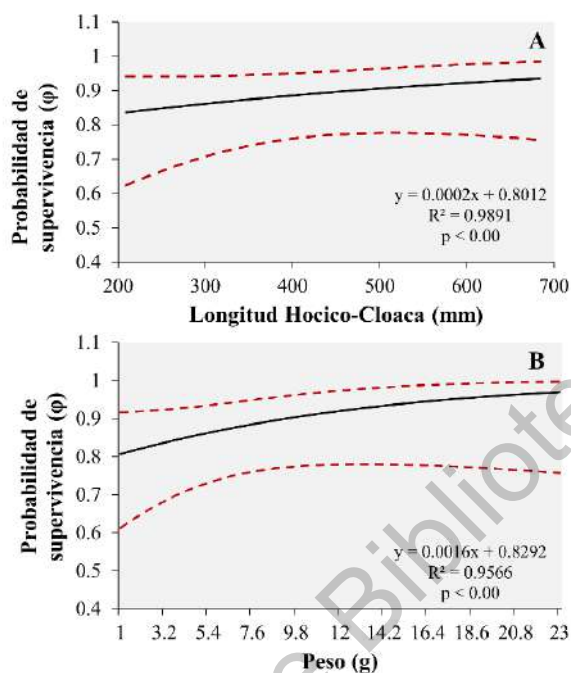


Figura 4. Probabilidad de supervivencia como una función de la Longitud Hocico-Cloaca(A) y el Peso (B) de *Imantodes cenchoa*.

El tamaño estimado de la población tomando en cuenta todas las ocasiones de muestreo, fue de $N = 743$ (IC 95% = 568–998), por lo que se estima una densidad poblacional aproximada de 5 individuos/ km^2 . Cuando se analizan las diferencias entre sexos del total de ocasiones de muestreo se observó que $N_{\text{hembras}} = 1010$ (IC 95% = 752–1385) y $N_{\text{machos}} = 491$ (IC 95% = 357–693).

Por otro lado, el tamaño estimado de crecimiento poblacional tomando en cuenta todas las ocasiones de muestreo fue de $\lambda = 0.96$ (IC 95% = 0.93–0.99). No se analizaron diferencias entre sexos para este parámetro demográfico.

Respecto al tamaño poblacional se observaron diferencias entre temporadas de muestreo.

Para el año 2013, el tamaño poblacional inicial estimado fue de $N_{\text{hembras}} = 249$ (IC 95% = 167–331) y $N_{\text{machos}} = 243$ (IC 95% = 162–323), mientras que para 2014 el tamaño poblacional estimado es de $N_{\text{hembras}} = 144$ (IC 95% = 126–174) y $N_{\text{machos}} = 297$ (IC 95% = 249–264) (Figura 5).

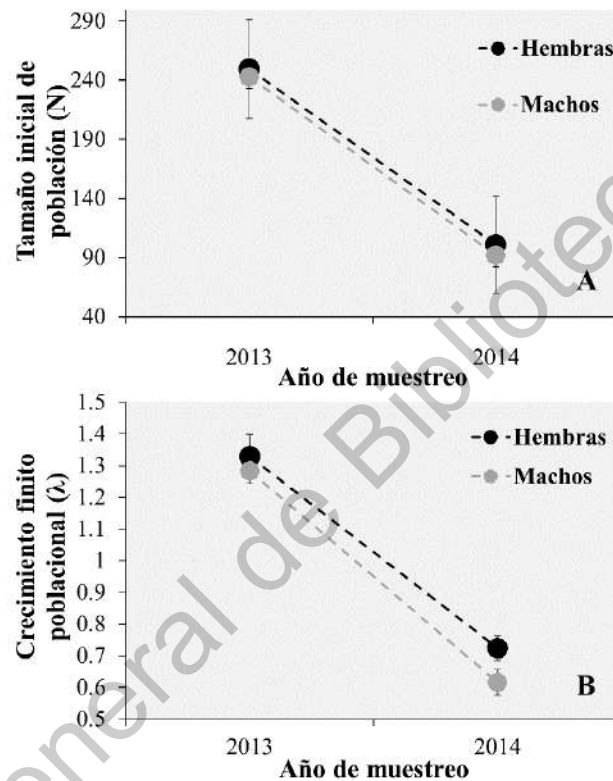


Figura 5. Tamaño inicial de la población (A) y tasa de crecimiento poblacional (B) de *Imantodes cenchoa* para los años 2013 y 2014 en el bosque tropical conservado de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtla”. Las barras de cada punto corresponden al error estándar estimado por medio del software MARK. El periodo de muestreo 11 fue excluido de la gráfica debido al intervalo de confianza tan amplio.

Al igual que con el tamaño poblacional, en la parametrización de Pradel se observaron diferencias entre temporadas de muestreo. Para el año 2013 se observaron valores de $\lambda_{\text{hembras}} = 1.32$ (IC 95% = 1.19–1.47) y $\lambda_{\text{machos}} = 1.29$ (IC 95% = 1.19–1.47), mientras que para 2014 se observaron valores de $\lambda_{\text{hembras}} = 0.72$ (IC 95% = 0.65–0.80) y $\lambda_{\text{machos}} = 0.61$ (IC 95% = 0.54–0.69) los modelos con mejor ajuste fueron aquellos con variación entre sexos (Figura 5). A partir de este modelo se observó que λ es altamente variable entre temporadas de muestreo, pero con

una tendencia negativa ($\lambda < 1$). Únicamente se observaron diferencias significativas entre sexos durante el año 2014.

Discusión

Los resultados de nuestro estudio soportan la hipótesis de que en el continuo de selva más grande del bosque tropical de la región de los Tuxtlas existen parámetros demográficos saludables ($\phi = 0.94$; $\lambda = 0.96$) para *I. cenchoa*, especialmente si comparamos nuestros resultados con lo reportado para otras especies de culebras con distribución neártica, en las cuáles se han observado valores por debajo del aquí presentado a pesar de tener mayor número y tiempo de muestreo. Encontramos, variación temporal en relación a la probabilidad de recaptura y en la tasa finita de crecimiento poblacional. Respecto al tamaño poblacional, el modelo estadístico con mayor soporte indicó diferencias y variación asociada al sexo. En conjunto, estos datos representan la primera aproximación al comportamiento demográfico de un colúbrido arborícola en los bosques tropicales de México. A pesar de los parámetros demográficos aparentemente favorables aún se requiere mucha investigación para determinar los factores que favorecen altos valores de supervivencia y tamaño poblacional en esta especie.

Proporción de Recaptura.—Nuestros resultados muestran gran variación temporal en la probabilidad de recaptura. No obstante, creemos que la proporción de captura-recaptura obtenida es buena tomando en cuenta los hábitos arborícolas de *I. cenchoa*, así como las poblaciones naturalmente abundantes en otras especies analizadas (Figura 6). Es importante señalar que la mayoría de estos estudios demográficos en serpientes están representados en escalas temporales anuales, lo cual limita las observaciones respecto a cambios estacionales

drásticos de los parámetros demográficos en la población (Vargas-García et al., 2019), tales como los observados en la probabilidad de recaptura en este estudio.

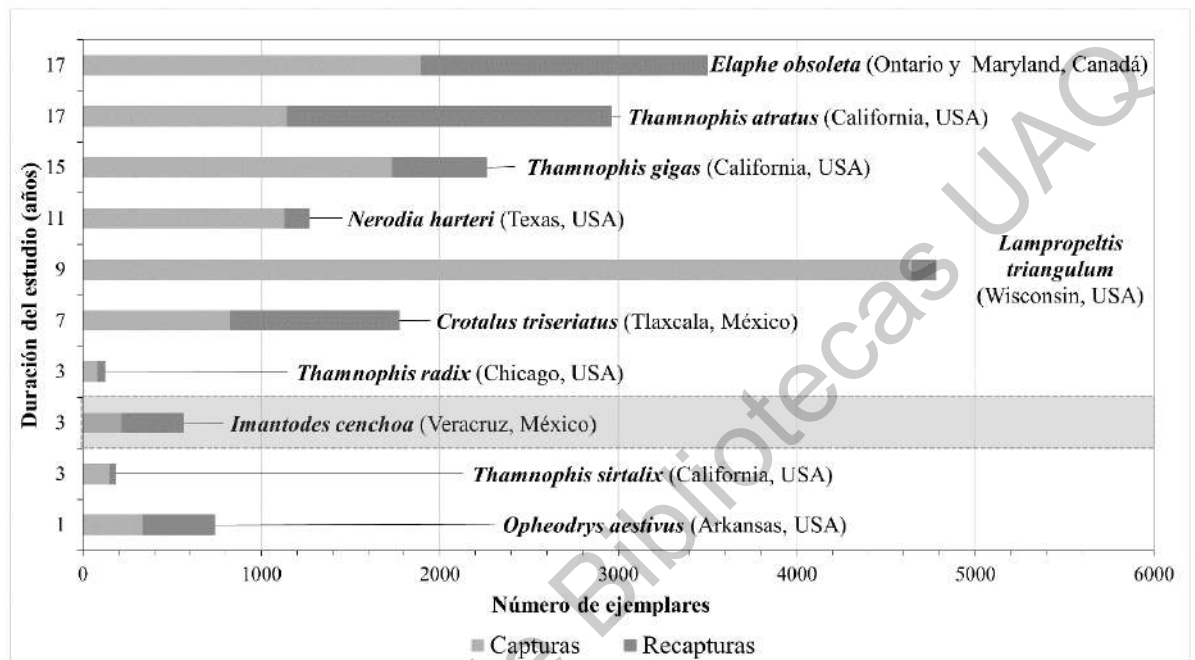


Figura 6. Principales estudios demográficos en culebras del hemisferio norte realizados con el método de captura-recaptura analizados con el software MARK. Se muestra la duración del estudio, así como el número de capturas y recapturas. La mayoría de las especies corresponden a una afinidad neártica, excepto *Imantodes cenchoa* que es de afinidad neotropical (sombreado).

El número de capturas (189) y recapturas (33) reportado en este trabajo puede considerarse bajo respecto a otros estudios demográficos en serpientes como los descritos por Whitting et al. (2008), quienes en un periodo de nueve años capturaron 4,641 y recapturaron 149 ejemplares de *Nerodia harteri paucimaculata* en el valle del río Concho-Colorado del centro de Texas. *Imantodes cenchoa* en Los Tuxtlas mostró valores de recaptura similares a estudios realizados en serpientes como *Thamnophis sirtalis* en el condado de San Mateo, California, EUA, donde capturaron 149 y recapturaron 36 ejemplares (Halstead et al., 2011), o para *Crotalus triseriatus* dentro del parque nacional “La Malinche” en Tlaxcala, México, donde capturaron 82 y recapturaron 45 ejemplares (Jaramillo-Alba et al., 2020).

La proporción de recaptura no es únicamente una función del esfuerzo de muestreo, ya que depende de las características ecológicas inherentes a cada especie (abundancia) y a su detectabilidad. A pesar de las grandes diferencias de capturas y recapturas, los datos aquí obtenidos pueden considerarse resultados confiables en el contexto de esta metodología debido a los niveles moderados incertidumbre (SE) y confiabilidad (IC) calculados a partir de las historias de captura de cada individuo.

Supervivencia (ϕ)— La supervivencia reportada en este estudio es la más alta reportada a la fecha en serpientes ($\phi = 0.94$) comparada con los valores de supervivencia reportados para distintas especies de culebras tales como *Thamnophis elegans* ($\phi = 0.14-0.50$) en el condado de Lassen, California, EUA (Bronikowski et al., 1999) y *Thamnophis sirtalis* ($\phi = 0.74-0.78$), en el condado de San Mateo, California, EUA (Halstead et al., 2011). En dichos estudios la supervivencia presentó variación asociada a las clases de edad, sexo y temporalidad, mientras que en este estudio no se observaron diferencias significativas entre sexos respecto a la probabilidad de supervivencia ($\phi_{\text{hembras}} = 0.95 \pm 0.06$; $\phi_{\text{machos}} = 0.91 \pm 0.07$), lo que sugiere proporción de sexos observada no es provocada por un proceso ecológico donde machos o hembras sean depredados en mayor medida que su contraparte, además de que se desconoce si existe un efecto directo de las variables ambientales y ecológicas en la supervivencia de *I. cenchoa*.

Existen algunas investigaciones relacionadas con la demografía de colúbridos en el continente americano, pero han sido enfocadas en especies de regiones neárticas. Además, ninguno de estos estudios hacen referencia a especies de hábitos arborícolas, y la mayoría de ellos están enfocados en serpientes con hábitos terrestres o semiacuáticos asociados a condiciones ambientales específicas como la presencia de cuerpos de agua y que además

cuentan con poblaciones naturalmente abundantes (Lind et al., 2005; Halstead et al., 2011; Hansen et al., 2015)., tal es el caso de *Nerodia harteri paucimaculata* (Whitting et al., 2008) y *Thamnophis sirtalis* (Halstead et al., 2011), con *Thamnophis atratus* en el condado de del Norte, California (Lynd et al., 2005) y con *Drymarchon couperi*, en la planicie costera del sureste de Georgia, ambos en Estados Unidos de América (Hyslop et al., 2009; 2012). Algunos otros estudios no utilizan metodologías basadas en máxima verosimilitud para estimar los parámetros demográficos de la población, como los realizados por Plummer (1985) con *Opheodrys aestivus* en el condado de White, Arkansas en EUA y Blouin-Demers et al. (2002) con *Elaphe obsoleta* al norte de la ciudad de Kingston en Ontario, Arkansas y Canadá (Figura 7).

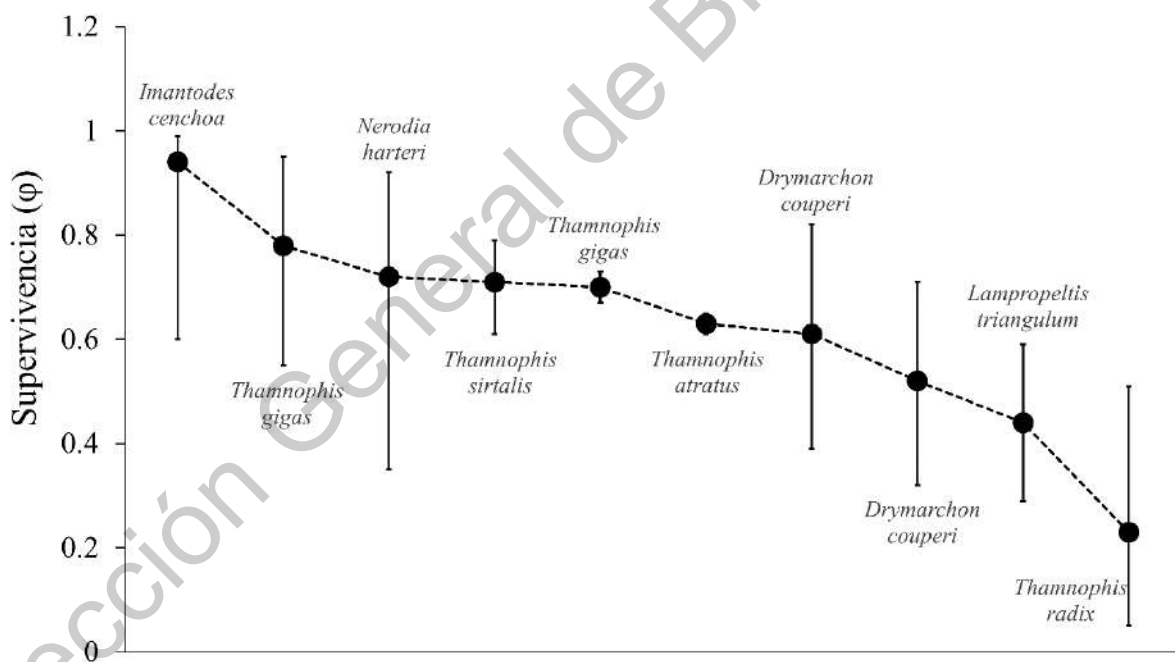


Figura 7. Probabilidad de supervivencia en estudios demográficos en serpientes realizados con el método de captura-recaptura. Las barras indican intervalos de confianza del 95%.

La alta supervivencia en *Imantodes cenchoa* en Los Tuxtlas puede estar siendo afectada por variables como la accesibilidad y abundancia de las principales presas de la especie, acceso

humano limitado, así como baja incidencia en la depredación (Bronikowsky y Arnold, 1999; Halstead et al., 2011), condiciones presentes en la región de los Tuxtlas. Valores altos de supervivencia asociados a estas condiciones han sido observadas en otras especies de serpientes como *Thamnophis sirtalis* (Halstead et al., 2011). De igual forma, factores intrínsecos de los organismos pueden afectar la supervivencia. Dentro de estos factores se encuentran el sexo, el estadio de edad o la fenología reproductiva (Bonet et al., 1999; Pizzato et al., 2008). Parker y Plumer (1987) reportan una supervivencia anual promedio de 0.70 para cinco especies de colúbridos de maduración tardía de climas templados y 0.77 para cuatro especies de vipéridos de maduración tardía de climas templados.

En el caso de *I. cenchoa* en los Tuxtlas, es claro que el sexo no juega un papel importante en la supervivencia. Al haber dimorfismo sexual se esperaría alguna diferencia. La falta de diferencia en la supervivencia se debe a que las características de machos y hembras en el ecosistema son idénticas. En este caso, las diferencias morfológicas reportadas entre sexos (Capítulo 1), no son tan grandes para mostrar diferencias en la supervivencia. Los altos valores reportados pueden estar fuertemente influenciados por otras características como los hábitos arborícolas de la especie, maduración sexual temprana y, posiblemente, ciclos reproductivos extendidos. Esta última característica es propia de otras especies de serpientes tropicales *Dipsos catesbyi*, *D. neivai*, *Leptodeira annulata* y *Ninia maculata* (Pizzato et al., 2006); no obstante, no existen valores de supervivencia reportados para estas especies. Los altos valores de ϕ observados, indican que dentro del fragmento de bosque tropical lluvioso analizado la población de *I. cenchoa* presenta valores estables.

Tamaño (N) y crecimiento (λ).—El tamaño total estimado de nuestra población fue de 743 (IC 95% = 568–998), con una variación entre sexos, estimando 144 (IC 95% 127-174) individuos

para las hembras y 298 (IC 95% 249-264) para los machos. El estimado poblacional general es superior al reportado por Lind et al. (2005) para una población de la culebra *Thamnophis atratus*, donde reportaron 445 ± 28 individuos. Respecto a la variación por sexos, al igual que en nuestro trabajo, Stanford y King (2004) reportaron diferencias entre el número de hembras y de machos, en DeKalb, Illinois, California, EUA con la culebra *Thamnophis radix*, dichos autores reportan un mayor número de hembras (N = 113, IC 95% 54-22) que de machos (N = 68, IC 95% 39-212). Nuestro estudio mostró niveles altos de confiabilidad respecto al tamaño poblacional; sin embargo, es importante señalar que los estimadores como POPAN pueden subestimar el tamaño real de la población, especialmente con muestras pequeñas, aun teniendo altos porcentajes de recaptura (Koper y Brooks, 1998).

El tamaño estimado de crecimiento poblacional tomando en cuenta todas las ocasiones de muestreo fue de $\lambda = 0.96$ (IC 95% = 0.93–0.99) lo cual indica un comportamiento estable correspondiente a una población estable o en crecimiento con valores de λ cercanos a 1. Estos son resultados concordantes con los valores de supervivencia observados y con el hecho de que *I. cenchoa* es una de las especies más abundantes en la región. No obstante, es importante señalar se registraron altos niveles de variabilidad de λ dentro de todo el muestreo.

Comparación anual.—*Imantodes cenchoa* es una especie en la que se han reportado ciclos reproductivos extendidos, por lo que la estimación y comparación de ciertos parámetros demográficos tales como N y λ en un periodo anual son de suma importancia. Al comparar N entre los años 2013 y 2014 existe un decremento significativo en el tamaño poblacional. De igual forma, λ decrece anualmente y es posible observar una tendencia negativa en la tasa finita de crecimiento comparada con el modelo general, en el que la tendencia resulta positiva.

Es poco probables que los valores de N y λ decrezcan naturalmente de manera drástica en una población con altos niveles de supervivencia, a excepción de una catástrofe ecológica. Esta variación en la comparación anual puede ser un efecto de los bajos niveles de recaptura observados en las primeras ocasiones de muestreo del año 2014 (Figura 3), los que a su vez pueden estar relacionados a factores ambientales estacionales propios del área de estudio asociados a la detectabilidad (e.g. alteraciones de los periodos de lluvia en la región). De igual manera la, el método de muestreo utilizado puede haber influenciado los niveles de recaptura observados debido a que es altamente susceptible a la actividad de los organismos, especialmente en el caso de una especie arbórea como lo es *I. cenchoa*.

Desde una perspectiva anual, los valores obtenidos de N y λ pueden ser de utilidad interpretados como una medida de la dinámica poblacional de la especie (Whitting et al., 2008), especialmente si consideramos que el espacio entre temporadas de muestreo es relativamente corto. A través de las variaciones de estos parámetros demográficos en escalas mensuales podemos observar las fluctuaciones o el movimiento de los organismos en la matriz ambiental.

Conservación.—Los estudios demográficos, como el que aquí se presenta, han sido ampliamente utilizados para elaborar planes de manejo, conservación y recuperación de especies altamente amenazadas o que, históricamente, se encuentran bajo fuertes presiones antrópicas. Ejemplos de ello son el caso de *T. radix* (Stanford y King, 2004) y *T. sirtalis* (Halstead et al., 2011), donde monitoreos a largo plazo han permitido establecer objetivos de recuperación de la población basados en los estimados poblacionales. A pesar de haber encontrado altos niveles de supervivencia, la dinámica poblacional de *I. cenchoa* en la región de los Tuxtlas es altamente variable, pero con tendencias positivas, por lo que determinar los factores bióticos y abióticos que influyen sobre la presencia y estructura poblacional de esta especie es de gran importancia para determinar su estatus de conservación. Aunado a lo anterior

se sabe que, en serpientes, la dinámica poblacional de una especie puede cambiar a través de su área de distribución (Hyslop et al., 2009, 2012), por lo que más estudios a lo largo de la amplia distribución de esta especie, o incluir otros sitios de muestreo dentro del área de estudio con características distintas, podrían ayudar a entender de mejor manera los factores que tienen mayor influencia sobre la dinámica poblacional de *I. cenchoa*. A pesar de encontrarse dentro de la Reserva de la Biosfera de los Tuxtlas y ser una de las dos serpientes más abundantes en el área de estudio, los efectos de la fragmentación de los relictos de selva alta perennifolia en la diversidad de flora y fauna son graves, pero no están bien documentados e incluso es posible que algunas especies sean favorecidas por ciertos niveles de alteración, por lo que variables como el tamaño del área de estudio, así como la cercanía a poblados podrían ayudar a explicar de manera más detallada los parámetros demográficos observados en este estudio.

Tabla 3. Valores de los modelos analizados en análisis demográficos en serpientes. ϕ : probabilidad de supervivencia, p : probabilidad de recaptura, N : tamaño poblacional y λ : tasa de crecimiento poblacional. Únicamente se muestran aquellos modelos que tuvieron un ajuste significativo a los datos y se presenta el SE (\pm) o el IC 95%, dependiendo del autor. Hábitos: T = Terrestre, A = Arborícola, S = Semiacuática. Los métodos se pueden definir como: MCR = Marcaje-captura-recaptura y RTM = Radioteleetría. Las variables en el modelo se codifican de la siguiente manera: (.) = modelo constante, (e) = edad, (g) = gravidez, m = múltiple; (s) = sexo, (t) = tiempo, (ta) = tamaño. Los valores señalados con * representan el promedio ponderado del modelo señalado.

Estudio	Especies	Hábitos	Duración (años)	Método	n	ϕ	p	N	λ
Hileman et al., 2015	<i>Lampropeltis triangulum</i>	T	1	MCR	73	$\phi(.)$ 0.72 (0.35–0.92)	$p(s)$ 0.39 ± 0.207 ♀ 0.30 ± 0.160 ♂	$N(.)$ 85 (47–203)	λ –
Hyslop et al., 2009	<i>Drymarchon couperi</i>	T	2	RTM	32	$\phi(ta)$ 0.61* (0.40–0.82)	p –	N –	λ –
Este estudio	<i>Imantodes cenchoa</i>	A	3	MCR	250	$\phi(.)$ 0.94 (0.60–0.99)	$p(t)$ 0.848 (0.03–0.18) max 0.00 (0.00–0.00) min	$N(s)$ 144 (126–174) ♀ 298 (264–249) ♂	$\lambda(t)$ 1.55 (0.92–2.62) max 0.00 (0.00–0.00) min
Halstead et al.,	<i>Thamnophis sirtalis</i>	S	4	MCR	149	$\phi(t)$ 0.78 (0.55–0.95)	$p(t)$ 0.004 (0.00–0.00) max	$N(.)$ 443 (313–646)	$\lambda(t)$ 1.52 (0.73–

2011																			3.29) max 1.21 (0.70– 2.17) min
Stanford y King, 2004	<i>Thamnophis radix</i>	S	6	MCR	21 6	$\varphi(e*s)$	0.74 (0.49–0.93) ♀ 0.42 (0.21–0.67) ♂	$p(e)$	0.66 (0.14–0.96) max 0.35 (0.07–0.79) min	$N(s)$	113 (54–422) ♀ 68 (39–212) ♂	λ	–						
Hileman et al., 2018	<i>Sistrurus catenatus</i>	T	7	MCR	82 6	$\varphi(s)$	0.71 (0.61–0.80) ♀ 0.66 (0.47–0.81) ♂	$p(g)$	$i?$ $i?$	$N(t)$	140 (110–211) max 84 (62–154) min	λ	–						
Hyslop et al., 2012	<i>Drymarchon couperi</i>	T	10	MCR/ RTM	19 9	$\varphi(ta)$	0.70 ± 0.03*	$p(t*s)$	0.16 ± 0.044 ♀ inv 0.23 ± 0.047 ♀ oto 0.13 ± 0.021 ♂ inv 0.30 ± 0.038 ♂ oto	N	–	$\lambda(.)$	1.03						
Whittin g et al., 2008	<i>Nerodia harteri</i>	S	10	MCR	46 41	$\varphi(t)$	0.23 ± 0.05*	$p(s)$	0.32 ± 0.10 ♀ 0.15 ± 0.04 ♂	N	–	$\lambda(.)$	1.26 ± 0.18						
Hansen et al., 2015	<i>Thamnophis gigas</i>	S	11	MCR	17 68	$\varphi(s)$	0.62 (0.37–0.82) ♀ 0.53 (0.29–0.75) ♂	$p(t)$	0.54 (0.32–0.74) max 0.08 (0.03–0.22) min	N	–	λ	–						

Lind et al., 2005	<i>Thamnophis atratus</i>	S	16	MCR	17 30	$\varphi(s)$	0.63 ± 0.02 \varnothing 0.55 ± 0.02 σ	$p(t)$	0.28 max 0.08 min	N	445.01 ± 24.28	λ	-
Rose et al., 2018	<i>Thamnophis gigas</i>	S	17	MCR	18 91	$\varphi(m)$	0.448^* $(0.29-0.60)$	$p(m)$	0.008^* $(0.00-0.01)$	N	-	λ	-

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Literatura Citada

- Álvarez del Toro, M. 1982. Los Reptiles de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Talleres Gráficos del Estado, Chiapas, México.
- Arnason, A. N. and C. J. Schwarz. 1995. POPAN-4: enhancements to a system for the analysis of mark-recapture data from open populations. *Journal of Applied Statistics*, (22), 785-800.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J., & CONABIO. 2011. Diversidad y estructura de la vegetación en fragmentos de selva de Los Tuxtlas. La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, AC México, DF, México, 239-246.
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. 2002. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*, 97(1), 59-68.
- Bonnet, X., Naulleau, G., and R. Shine. 1999. The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological conservation*, 89(1), 39-50.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition Springer-Verlag. New York, New York.
- Bronikowski, A. M., and S. J. Arnold. 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology*, 80(7), 2314-2325.
- Cabrera-Guzmán, E., and V. H. Reynoso. 2012. Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness and abundance. *Biodiversity and Conservation*, 21(12), 3243-3265.

- Converse, S. J., J. B. Iverson and J. A. Savidge. 2005. Demographics of an ornate box turtle population experiencing minimal human-induced disturbances. *Ecological Applications*, 15(6), 2171-2179.
- De Sousa, K. R., A. L. C. Prudente, and G. F. Maschio. 2014. Reproduction and diet of *Imantodes cenchoa* (Dipsadidae: Dipsadinae) from the Brazilian Amazon. *Zoologia (Curitiba)* 31(1): 8–19.
- Dorcas, M. E., and J. D. Willson. 2009. Innovative Methods for Studies of Snake Ecology and Conservation. En. *Snakes: ecology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, New York
- Ferner, J. W. 2007. A review of marking and individual recognition techniques for amphibian and reptiles. *Herpetological Circular* 35. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Atlanta, USA.
- Figuroa, P. A. and J. E. Chontal. 2017. Retos y avances en los primeros 10 años de gestión de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Pp. 67–86, in: V. H. Reynoso, R. I. Coates, and C. L. M., Vázquez (Eds.), *Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: La región de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX.
- Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, and C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Déjà Vu Amphibians: reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *AIBS Bulletin*, 50(8), 653-666.
- Halstead, B. J., G. D. Wylie, M. Amarello, J. J. Smith, M. E. Thompson, E. J. Routman, and M. L. Casazza. 2011. Demography of the San Francisco Gartersnake in Coastal San Mateo

- County, California. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 2(1), 41-48.
- Henderson, R. W., & Nickerson, M. A. 1976. Observations on the behavioral ecology of three species of *Imantodes* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology*, 205-210.
- Hileman, E. T., R. B. King, and L. J. Faust. 2018. Eastern massasauga demography and extinction risk under prescribed-fire scenarios. *The Journal of Wildlife Management*, 82(5), 977-990.
- Hyslop N. L., J. M. Meyers, R. J. Cooper and T. M. Norton. 2009. Survival of radio-implanted Eastern Indigo Snakes (*Drymarchon couperi*) in relation to body size and sex. *Herpetologica* 65:199–206.
- Hyslop, N. L., D. J. Stevenson, J. N. Macey, L. D. Carlile, C. L. Jenkins, J. A. Hostetler, and M. K. Oli. 2012. Survival and population growth of a long-lived threatened snake species, *Drymarchon couperi* (Eastern Indigo Snake). *Population Ecology*, 54(1), 145-156.
- Jaramillo-Alba, J. L., Pérez-Mendoza, H. A., de la Vega-Pérez, A. H. D., & Akcali, C. K. 2020. Do Reproductive Costs Affect Adult Survival in Mexican Dusky Rattlesnakes? A Test Using Mark–Recapture Data. *Herpetologica*, 76(1), 43-52.
- Karanth, K. U., A. M. Gopalaswamy, N. S. Kumar, S. Vaidyanathan, J. D. Nichols, and D. I. MacKenzie. 2011. Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology*, 48(4): 1048-1056.
- Koper, N., and R. J. Brooks. 1998. Population-size estimators and unequal catchability in painted turtles. *Canadian Journal of Zoology*, 76(3), 458-465.
- Leavitt, D. J., and A. A. Grimsley. 2019. Density, Recapture Probability, Biomass, Productivity, and Population Structure of Sidewinders (*Crotalus cerastes*) in the Sonoran Desert of Arizona. *Herpetology Notes*, 12, 453-455.

- Lind, A. J., H. H. Welsh Jr. and D. A. Tallmon. 2005. Garter snake population dynamics from a 16-year study: Considerations for ecological monitoring. *Ecological Applications*, 15(1), 294-303.
- Lillywhite H. B. 1982. Tracking as an aid in ecological studies of snakes. Pp. 181-191. En: N. J. Scott, Jr. (Ed.), *Herpetological Communities*. U. S. Fish Wildlife Ser. Wildlife Res.
- Mazerolle, M. J., L. L. Bailey, W. L. Kendall, A. J. Royle, S. J. Converse, and J. D. Nichols 2007. Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *Journal of Herpetology*, 41(4), 672-689.
- Muñoz-Alonso, A., R. Martínez-Castellanos and P. Hernández-Martínez. 1992. Anfibios y reptiles de la Reserva El Ocote. in *Conservación y desarrollo sustentables en la Selva El Ocote*, Chiapas, México, ECOSUR, México.
- Muñoz, D. J., D. A. Miller, C. Sutherland, and E. H. C. Grant. 2016. Using spatial capture-recapture to elucidate population processes and space-use in herpetological studies. *Journal of Herpetology*, 50(4): 570-581.
- Olson, Z. H., MacGowan, B. J., Hamilton, M. T., Currylow, A. F., and R. N. Williams. 2015. Survival of Timber Rattlesnakes (*Crotalus horridus*): Investigating individual, environmental, and ecological effects. *Herpetologica*, 71(4), 274-279.
- Parker, W. S., and M. V. Plummer. 1987. Population ecology. Pp. 253-301. En: R. A. Seigel, J. T. Collins, y S. S. Novak (Eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. MacMillan, New York, New York, U.S.A.
- Perez-Higareda G., M. López-Luna and M. Smith-Hobart. 2007. *Serpientes de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Guía de identificación ilustrada*, UNAM.
- Pike, D. A., L. Pizzatto, B. A. Pike, and R. Shine. 2008. Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology*, 89(3), 607-611.

- Pizzatto, L. and O. A. V. Marques. 2006: Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic forest of Brazil. *Amphibia-Reptilia* 27: 37–46.
- Pizzatto, L., Cantor, M., De Oliveira, J. L., Marques, O. A., Capovilla, V., & Martins, M. 2008. Reproductive ecology of dipsadine snakes, with emphasis on South American species. *Herpetologica*, 64(2), 168-179.
- Plummer, M. V. 1985. Demography of green snakes (*Opheodrys aestivus*). *Herpetologica*, 373-381.
- Plummer, M. V. 1997. Population ecology of green snakes (*Opheodrys aestivus*) revisited. *Herpetological Monographs*, 11: 102–123.
- Pradel, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 703-709.
- Row, J. R., G. Blouin-Demers, and P. J. Weatherhead. 2007. Demographic effects of road mortality in black ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Biological Conservation*, 137(1), 117-124.
- Royle, J. A. and K. V. Young. 2008. A hierarchical model for spatial capture–recapture data. *Ecology*, 89(8), 2281-2289.
- Royle, J. A., R. B. Chandler, R. Sollmann, and B. Gardner. 2013. *Spatial capture-recapture*. Academic Press.
- Ruane, S. 2013. *Phylogenetics, Phylogeography, Historical Demography, and Morphology of Milksnakes (Genus Lampropeltis)*. City University of New York.
- Ruane, S., O. Torres-Carvajal, and F. T. Burbrink. 2015. Independent demographic responses to climate change among temperate and tropical milksnakes (Colubridae: genus *Lampropeltis*). *PloS one*, 10(6), e0128543.

- Schwarz, C. J. and A. N. Arnason. 1996. A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 860-873.
- Shine, R., and X. Bonnet. 2000. Snakes: A new “model organism” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:221–222.
- Soto, M. 2004. El Clima. Pp. 195–200, En: Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. INECOL, México. CDMX.
- Stanford, K. M. 2002. Demography and life history of an urban population of plains garter snakes, *Thamnophis radix* (Doctoral dissertation, Northern Illinois University).
- Stanford, K. M., and R. B. King. 2004. Growth, survival, and reproduction in a northern Illinois population of the plains gartersnake, *Thamnophis radix*. *Copeia*, 2004(3), 465-478.
- Tepos-Ramírez, M. 2020. Análisis demográfico y ocupacional de *Imantodes cenchoa* (Serpentes:Colubridae) en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Veracruz. M. en C. Tesis, Universidad Autónoma de Querétaro.
- Urbina-Cardona, J.N. and V.H.R. Rosales. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. In *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (pp. 191-207). GORFI.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez, and V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132(1): 61–75.
- Vargas-García, S., V. Arguez, I. Solano-Zavaleta, and J. J. Zúñiga-Vega. 2019. Population dynamics of three lizard species from the genus *Sceloporus*: short-term changes in demographic parameters. *Integrative zoology* 14(6), 542-560.
- White, G. C., y K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations

of marked animals. *Bird study*, 46(sup1), S120-S139.

Whiting, M. J., Dixon, J. R., Greene, B. D., Mueller, J. M., Thornton Jr, O. W., Hatfield, J. S., & Hines, J. E. 2008. Population dynamics of the Concho water snake in rivers and reservoirs. *Copeia*, 2008(2), 438-445.

Williams, B. K., Nichols, J. D., and M. J. Conroy. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San Diego, CA.

Zug, G. R., S. B. Hedges, and S. Sunkel. 1979. Variation in reproductive parameters of three neotropical snakes, *Coniophanes fissidens*, *Dipsas catesbyi*, and *Imantodes cenchoa*. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 300, 1-20.

3. Modelos de ocupación espacial de *Imantodes cenchoa* (Serpentes:Colubridae) en un bosque tropical perennifolio en Veracruz, México.

Mauricio Tepos-Ramírez¹, Oscar García Rubio¹, Víctor Hugo Reynoso²

¹ Laboratorio de Biogeografía e Integridad Biótica, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro Campus Aeropuerto, Antiguo Aeropuerto, Carr.

Chichimequillas S/N, Terreno Ejidal Bolaños, Querétaro, Qro., C.P. 76140.

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, C.P. 04510, México

*correspondencia: vreynoso@ib.unam.mx

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Resumen.—La no detección de un organismo en un área determinada no implica necesariamente la ausencia de dicha especie en el área de estudio. Tal es el caso de la mayoría de las serpientes en ambientes tropicales, las cuales son poco abundantes y con densidades poblacionales naturalmente bajas, poco conspicuas y con bajos niveles de detectabilidad. Con el objetivo de analizar la ecología espacial de la culebra chata *Imantodes cenchoa* llevamos a cabo un análisis de monitoreo ocupacional en 26 cuadrantes (250 x 250 m) dentro de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT) en Veracruz. Se estimó la probabilidad de ocupación (ψ) y la probabilidad de detección (p) para los años 2018 y 2019 utilizando cuatro covariables de sitio (pendiente, elevación, temperatura y humedad). De los mejores modelos obtenidos se estimó que ψ fue 16% y 17% mayor que la probabilidad de ocupación promedio parcial para los años 2018 y 2019 respectivamente. Se observó que durante 2018 las interacciones aditivas de las covariables tuvieron mayor efecto sobre los valores de p respecto de ψ , mientras que en 2019 las interacciones aditivas de las covariables tuvieron un mayor efecto sobre ψ respecto a p . Nuestros resultados resaltan la importancia de las variables ambientales en los valores de ocupación y detección de *I. cenchoa*, aún dentro de una matriz ambiental relativamente homogénea, así como la importancia de los monitoreos anuales con el fin de caracterizar la dinámica ocupacional de la especie a largo plazo. De igual forma, estudios como el que aquí se presentan pueden ser de gran utilidad para designar áreas para la conservación basadas en condiciones ideales para la presencia de *Imantodes cenchoa* en los Tuxtlas, especialmente si tomamos en cuenta la amenaza latente de la destrucción y fragmentación del hábitat en la región.

Palabras clave: Los Tuxtlas; Máxima verosimilitud; PRESENCE; Probabilidad de detección.

Abstract.—The non-detection of an organism in a determined area does not necessarily imply the absence of said species in the study area. That is the case of most snakes in tropical environments, which are not very abundant, they have naturally low population densities, organisms are not very conspicuous and has low levels of detectability. To analyze the spatial ecology of the blunt-headed tree snake *Imantodes cenchoa*, we carried out an occupational monitoring in 26 quadrants (250 x 250 m) within the Los Tuxtlas Tropical Biology Station (EBTLT) in Veracruz. Occupancy probability (ψ) and detection probability (p) were estimated for the years 2018 and 2019 using four site covariates (slope, elevation, temperature and humidity). From the best obtained models, we estimated that ψ was 16% and 17% higher than the probability of partial average occupancy for the years 2018 and 2019 respectively. It was found that during 2018 the additive interactions of the covariates had a greater effect on the p values with respect to ψ , while in 2019 the additive interactions of the covariates had a greater effect on ψ with respect to p . Our results highlight the importance of environmental variables in the values of occupation and detection of *I. cenchoa*, even within a relatively homogeneous environmental matrix, and the importance of annual monitoring to characterize the long-term occupational dynamics of the species. Similar studies can be very useful to designate areas for conservation based on ideal conditions for the presence of *Imantodes cenchoa* in the Tuxtlas, especially with the latent threat of destruction and fragmentation of the habitat in the region.

Keywords: Los Tuxtlas; Maximum likelihood; PRESENCE; Probability of detection.

Introducción

Desde su descripción (MacKenzie et al., 2002; MacKenzie et al., 2003), los modelos de ocupación han servido para responder preguntas ecológicas en distintos niveles, incluyendo distribución y modelado de hábitat (Kéry et al., 2010; Royle et al., 2012, Kéry et al., 2013), dinámicas de especies invasoras y enfermedades (Adams et al., 2010; Preston et al., 2012) y metapoblaciones (Ferraz et al., 2007), entre otras. Uno de los principales objetivos de estos modelos es estimar la probabilidad de ocupación de una especie en un sitio determinado, tomando en cuenta el problema de las detecciones imperfectas; es decir, cuando las probabilidades de ocupación son < 1 (McKenzie et al., 2002; Rota et al., 2009). La gran mayoría de los modelos de distribución espacial no toman en cuenta la proporción de individuos que no es posible detectar en el área de estudio, lo cual puede conducir a una subestimación del área total ocupada por una o varias especies (MacKenzie et al., 2002). Durante las últimas décadas se ha observado que distintos grupos de vertebrados se encuentran experimentando un declive poblacional a diferentes escalas (Hutchings y Reynolds, 2004; Saha et al., 2018; Reading y Jofré, 2019; Xu et al., 2019). Dentro de estos grupos los reptiles son altamente susceptibles a presiones ambientales de distintas índoles, tales como la degradación y pérdida del hábitat, contaminación, introducción de especies invasoras, enfermedades y cambio climático (Todd et al., 2010). Actualmente la evaluación del estado de las poblaciones de reptiles es especialmente difícil debido a que la mayoría de los programas enfocados a la conservación biológica están basados en parámetros demográficos de interés general como la abundancia, tamaño poblacional, tasa de supervivencia y crecimiento poblacional. Sin embargo, estos parámetros suelen ser difíciles de estimar en la gran mayoría de especies de reptiles debido a las características intrínsecas de su biología como son hábitos crípticos, reducidos periodos de actividad o temporalidad, altas tasas de mortalidad en neonatos y juveniles, tiempos de vida y madurez sexual demasiado largos,

así como baja frecuencia reproductiva en algunas especies (Plummer, 1997; Pike et al., 2008). Los modelos de ocupación surgen como una herramienta para obtener información de la variación espacial y la detectabilidad de un organismo, dos aspectos críticos de los estudios en poblaciones animales generalmente no son tomados en cuenta. Éstos parámetros pueden brindar información complementaria a los parámetros demográficos clásicos y ampliar el panorama para la conservación de una especie y (Williams et al., 2002, McKenzie et al., 2002). Desde su proposición han demostrado ser altamente eficientes para obtener información sobre la distribución espacial de una población en áreas determinadas, así como los factores que influyen en su distribución. Incluso han mostrado un mayor rendimiento respecto a otros modelos de distribución espacial en distintas escalas y actualmente son utilizados para analizar poblaciones en distintos grupos de vertebrados desde una perspectiva ocupacional, principalmente de aves (Kéry et al., 2010; Royle et al., 2012; Kéry et al., 2013) y mamíferos (O'Connell et al., 2006; Karanth et al., 2011). Para la herpetofauna existen pocos estudios y están enfocados, principalmente, en anfibios (Adams et al., 2010; Adams et al., 2013; Băncilă et al., 2017; Ngo et al., 2020), mientras que otros grupos como las serpientes, que son de por sí uno de los grupos animales con menor detectabilidad, se han dejado a un lado. El objetivo de este estudio fue determinar la probabilidad de ocupación y detección de la culebra chata *Imantodes cenchoa* en la reserva de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” para establecer una línea base para la evaluación de poblaciones de esta especie en sitios conservados. Esperamos encontrar altos valores de ocupación y detectabilidad estable durante los años de muestreo. Además, esperamos una preferencia hacia ambientes más húmedos, con menor pendiente y mayor temperatura durante todo el año.

Materiales y Métodos

Área de estudio.—El estudio se llevó a cabo dentro del Lote 67 de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas (EBTLT) ubicada al sureste del estado de Veracruz, México (coordenadas extremas 18°35'13.98" N, 95° 5'11.91" O; 18°34'26.22" N, 95° 5'11.04" O; 95° 4'21.65" O, 95° 4'21.65" O; 18°34'53.50" N, 95° 5'27.99") y cuenta con una superficie total de 149.3 ha, con un gradiente altitudinal que va de los 100 a los 400 m snm. El polígono corresponde a la parte baja de la Estación y es el área con mayor accesibilidad dentro de la reserva. El clima en el área de la estación es cálido-húmedo, con una temperatura promedio que oscila entre los 18 y 26 °C, y una máxima de 36 °C (Soto, 2004) con una precipitación anual de más de 4,500 mm (Perez-Higareda et al., 2007). El terreno es accidentado lo que propicia constantes interrupciones del terreno con barrancas y arroyos, así como la formación de laderas agudas.

Muestreo.—Dentro del Lote 67, se determinaron 26 cuadrantes de 250 m² (Fig. 1.) que representaron las unidades de muestreo en este estudio y fueron definidas para satisfacer los criterios de los modelos descritos por MacKenzie et al. (2017). Todos los cuadrantes fueron muestreados durante los años 2018 y 2019 en la temporada de lluvias, la cual comprende los meses de junio a septiembre, debido a que *I. cenchoa* es una especie nocturna los cuadrantes fueron muestreados con un horario entre las 19:00 y las 04:00 hrs. La duración de cada muestreo fue variable dependiendo de la accesibilidad y las condiciones climáticas que contrastan día con día, por lo que cada unidad fue muestreada en promedio 6.8 veces (mínimo = 2, máximo = once veces; figura), acumulando 31 días efectivos de muestreo y un total 424 horas hombre para cada temporada de muestreo.

El uso de los modelos de ocupación permite que la intensidad o ausencia de los muestreos por cuadrante no son importantes mientras se tenga una muestra representativa del área de estudio. La forma en la que se calcula la probabilidad de ocupación a través de regresiones logísticas permite calcular los valores de ocupación a través de los valores ambientales del sitio. Cada uno cuadrantes fue muestreado a pie por dos personas, las cuales se desplazaron a través de los principales pasos de fauna y senderos disponibles en cada unidad de muestreo con una distancia aproximada entre uno y otro de 15 m. Durante los recorridos se buscaron individuos en los principales microhábitats descritos para la especie, como plantas epífitas, lianas, soto bosque, huecos en los árboles y entre la vegetación.

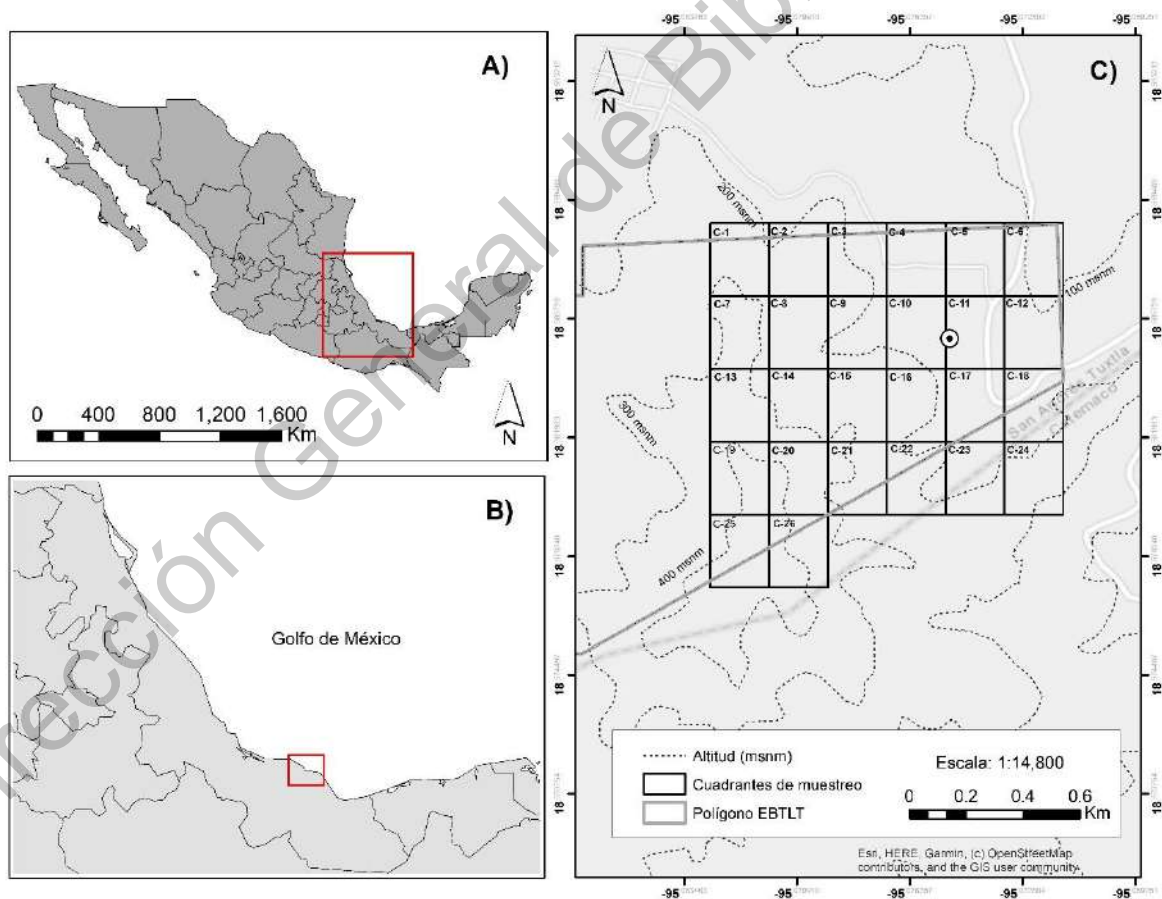


Figura 1. A) Ubicación del estado de Veracruz en la vertiente del Golfo de México en la República mexicana. B) Ubicación de la EBTLT en el estado de Veracruz. C) Cuadrantes de muestreo (250 x 250 m) dentro del Lote 67 de la EBTLT.

Análisis estadísticos y selección de modelos.—Para estimar la proporción del área ocupada por la especie dentro de la reserva se utilizó el modelo de una sola temporada en el software PRESENCE (Hines, 2006). En este estudio se estimaron dos parámetros, p_j , que es la probabilidad de encontrar a *I. cenchoa* en el j th muestreo considerando que se encuentra presente, y ψ que es la probabilidad de que un sitio esté ocupado por *I. cenchoa* (MacKenzie et al. 2003). Este modelo requiere el cumplimiento de dos supuestos, el primero asume un cierre a la posibilidad de cambios en la ocupación de las unidades de estudio durante el total del tiempo del muestreo, por lo que no toma en cuenta procesos como colonización o extinciones locales, y el segundo supuesto asume la independencia en la detección de la especie entre unidades de muestreo (MacKenzie et al., 2002, 2003; 2017). Cuando se obtienen datos correspondientes a más de un período de tiempo o temporada de muestreo, existen dos enfoques generales útiles para abordar preguntas sobre cambios en la ocupación o distribución de especies. En este caso se estimó ψ y p entre años de muestreo con el modelo de una sola temporada (*single season model*) por año de muestreo (2018 y 2019). El uso de este modelo permite comparar los valores obtenidos para ambos parámetros entre los dos años y determinar si son una función de las covariables ambientales en cada unidad de los muestreos.

El modelo utilizado para obtener las probabilidades de ambos parámetros fue desarrollado por MacKenzie et al. (2002) bajo los principios de la máxima verosimilitud. Para determinar la influencia de las covariables ambientales en las probabilidades de ψ y p se utilizó una transformación llamada logit-link, la cual es una rescalmaiento no lineal utilizado para obtener las probabilidades de cada parámetro con respecto a las covariables en una escala de $\pm \infty$.

Se utilizaron un set de modelos candidatos con un total de 233 posibilidades para estimar las probabilidades de ψ y p para el año 2018 (Anexo 1) y el año 2019 (Anexo 2). Cuando se

seleccionan modelos ecológicos a través del parámetro Criterio de Información de Akaike (AIC), muchas veces el mejor modelo no es el que mejor se ajusta a los datos, por lo que modelos con una sustancial falta de ajuste a los datos, pueden conducir a inferencias incorrectas sobre el modelo estudio (MacKenzie et al. 2003), por lo que para asegurar cierto nivel de confianza en los valores obtenidos para el set de modelos candidatos, se analizó la bondad de ajuste de un modelo global; es decir, el modelo más complejo o con un mayor número de parámetros, el cual tuvo un valor menor que uno ($\hat{c} \leq 1$), lo cual indica que no existe una sobredispersión de los datos; debido a esto, no fue necesario realizar ninguna corrección a los valores de bondad de ajuste predeterminados (Burnham y Anderson 2002). Adicionalmente únicamente se utilizaron aquellos modelos con un valor de $\Delta AIC > 2$ debido a que estos modelos son aquellos con mayor nivel de soporte empírico y, por lo tanto, son aquellos que pueden ser utilizados para realizar inferencias con el mayor nivel de confiabilidad posible (Burnham y Anderson, 2002).

Las covariables del terreno utilizadas se obtuvieron del modelo digital de elevación generado por INEGI (Uribe-Alcántara et al., 2018) con una resolución de 5 m, a partir de la que se obtuvo la elevación y la pendiente promedio de cada una de las unidades de muestreo. La temperatura y la humedad promedio se cuantificaron utilizando las mediciones realizadas en cada salida debido a que no existen datos disponibles en ningún sistema de información satelital a una escala pertinente. Todas las variables fueron estandarizadas utilizando la transformación z (Hines, 2006) con la siguiente fórmula:

$$x_i^* = \frac{x_i - a}{b}$$

donde x_i es un valor de covariable observado, y a y b son constantes. Si a fuera el promedio de los valores de covariable y b la desviación estándar.

Resultados

Selección de modelos.—Se generaron dos sets de modelos candidatos, uno para cada año de muestreo acumulando un total de 694 modelos analizados. Del total de modelos analizados únicamente se seleccionaron aquellos que tienen un soporte sustancial de ajuste a los datos para poder realizar inferencias ($AIC < 2$), por lo que para 2018 y 2019 únicamente se utilizaron 8 y 11 modelos respectivamente (Tabla 1). El peso del valor del AIC (w) se distribuye en cada uno de los modelos seleccionados y es útil para calcular la importancia de cada una de las variables analizadas. Cuando analizamos el modelo global [$\psi(p+e+t+h)$ $p(p+e+t+h)$] no se encontró evidencia de sobredispersión de los datos o niveles bajos de ajuste ($\hat{c} < 1$) al modelo utilizando un remuestreo de bootstrap con 1,000 réplicas.

Tabla 1. Se muestran los modelos seleccionados para ambos años del total de modelos candidatos. Además de los modelos útiles para realizar inferencias estadísticas, se muestran como referencia el modelo nulo y el modelo saturado.

2018							2019						
Model	AIC	Δ AIC	w	ML	k	$-2l$	Model	AIC	Δ AIC	w	ML	k	$-2l$
$\psi(h) p(t)$	216.04	0	0.03	1	2	212.04	$\psi(e+h) p(t)$	115.65	0	0.07	1	3	109.65
$\psi(h) p(\cdot)$	216.45	0.41	0.02	0.81	2	212.04	$\psi(t+e+h) p(t)$	115.77	0.12	0.07	0.94	4	107.77
$\psi(h) p(h+t)$	217.29	1.25	0.02	0.53	3	212.45	$\psi(e+h) p(\cdot)$	116.32	0.67	0.05	0.71	3	110.32
$\psi(t) p(t)$	217.66	1.62	0.01	0.44	2	212.45	$\psi(p+e+h) p(t)$	116.35	0.70	0.05	0.7	4	108.35
$\psi(h) p(e+t)$	217.77	1.73	0.01	0.42	3	211.29	$\psi(t+e+h) p(\cdot)$	116.81	1.16	0.04	0.55	4	108.81
$\psi(p+h) p(t)$	217.79	1.75	0.01	0.41	3	211.29	$\psi(p+e+h) p(\cdot)$	117.35	1.7	0.03	0.42	4	109.35
$\psi(h) p(p+t)$	217.86	1.82	0.01	0.40	3	213.66	$\psi(e+h) p(p+t)$	117.48	1.83	0.03	0.4	4	109.48
$\psi(e+h) p(t)$	217.99	1.95	0.01	0.37	3	211.77	$\psi(e+h) p(e+t)$	117.57	1.92	0.03	0.38	4	109.57
$\psi(\cdot) p(\cdot)$	218.12	2.08	0.01	0.35	2	214.12	$\psi(t+e+h) p(e+t)$	117.63	1.98	0.02	0.37	5	107.63
$\psi(p+e+t+h) p(p+e+t+h)$	223.32	7.28	0.00	0.02	4	207.32	$\psi(e+h) p(t+h)$	117.63	1.98	0.02	0.37	4	109.63
							$\psi(t+e+h) p(p+t)$	117.64	1.99	0.02	0.36	5	107.64
							$\psi(\cdot) p(\cdot)$	121.86	6.21	0	0.04	2	117.86
							$\psi(p+e+t+h) p(p+e+t+h)$	135.07	7.42	0	0.02	8	107.07

Temporada 2018.—*Imantodes cenchoa* fue detectada al menos una vez en 18 sitios de los 27 posibles, obteniendo así una ocupación parcial promedio de 0.68, lo cual indica que, para el año 2018 las probabilidades de detección para esta especie en Los Tuxtlas son menores a uno. La ocupación promedio (ψ_{avg}) de los cuadrantes, de acuerdo a los valores ponderados de los mejores modelos candidatos (Tabla 1), fue de $\psi_{avg} = 0.79 \pm 0.072$ SD, mientras que la probabilidad de detección promedio (p_{avg}), fue $p_{avg} = 0.125 \pm 0.025$ SD. La proporción de sitios ocupados de acuerdo al modelo nulo $\psi(.)p(.)$ fue de 0.79 ± 0.113 (95% IC = 0.498 – 0.936), lo que representa un aumento del 16% respecto a la ocupación parcial promedio. La probabilidad de detección de la especie fue 0.157 ± 0.28 (95% IC = 0.109 – 0.221).

En términos de ocupación y peso de las covariables, los modelos de ψ que incluyen la humedad son los que tienen un mayor aporte sobre los modelos seleccionados, acumulando un total de 75%, mientras que los modelos compuestos en conjunto por las covariables elevación, pendiente y temperatura acumulan un total de 25% de aporte a los modelos seleccionados. Respecto a la probabilidad de detección la variable con mayor influencia en los modelos fue la temperatura, aunque la humedad, la elevación y la pendiente también tuvieron influencia sobre la probabilidad de ocupación, pero siempre como parte de un modelo aditivo asociado a la temperatura. Durante el año 2018 la ocupación fue homogénea a través del área de estudio, presentado valores altos ($\psi > 0.50$) en la mayoría de los cuadrantes. Es posible observar valores más altos de ocupación en la región sur de la EBTLT (Figura 2).

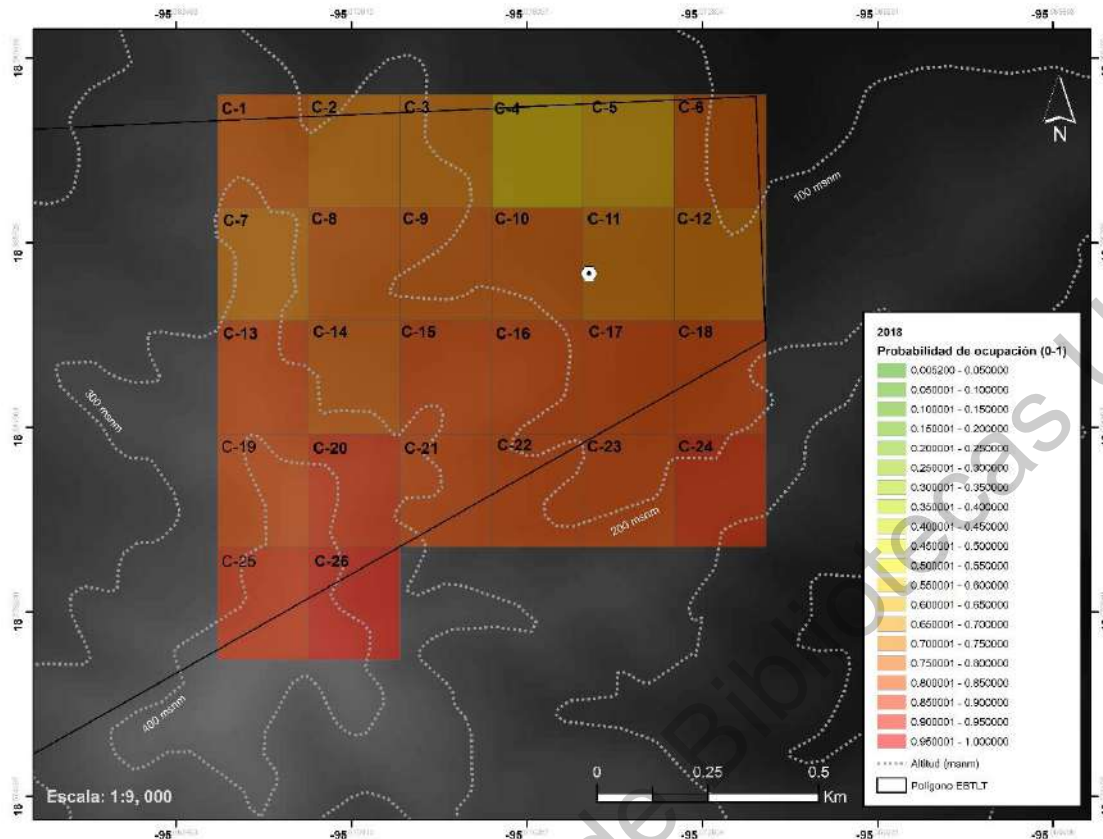


Figura 2. Probabilidad de ocupación de *Imantodes cenchoa* en la EBTLT para el año 2018.

Temporada 2019.—*Imantodes cenchoa* fue detectada al menos una vez en 18 sitios de los 27 posibles, obteniendo así una ocupación parcial promedio de 0.47, lo cual indica que, para el año 2019 las probabilidades de detección para esta especie en Los Tuxtlas son menores a uno y menores al año anterior. La ocupación promedio ($\psi_{\text{avg}} \pm \text{SD}$) de los cuadrantes, de acuerdo a los valores ponderados de los mejores modelos candidatos (Tabla 2), fue de $\psi_{\text{avg}} = 0.55 \pm 0.423 \text{ SD}$, mientras que la probabilidad de detección promedio fue $p_{\text{avg}} = 0.147 \pm 0.025 \text{ SD}$. La proporción de sitios ocupados de acuerdo al modelo nulo $\psi(\cdot)p(\cdot)$ fue de $0.60 \pm 0.152 \text{ SE}$ (95% IC = 0.301 – 0.839), lo que representa un aumento del 17% respecto a la ocupación parcial promedio. La probabilidad de detección de la especie fue $0.121 \pm 0.033 \text{ SE}$ (95% IC = 0.069 – 0.203).

En términos de ocupación y peso de las covariables, los modelos fueron dominados por la interacción aditiva entre la elevación y la humedad, siendo estas variables las que obtuvieron un mayor aporte para explicar nuestros datos; no obstante, la pendiente y la temperatura aparecen en seis de los once modelos seleccionados, pero siempre con la elevación y la humedad. Respecto a la probabilidad de detección la variable con mayor influencia en los modelos fue la temperatura, aunque la humedad, la elevación y la pendiente también tuvieron influencia sobre la probabilidad de ocupación, pero siempre como parte de un modelo aditivo asociado a la temperatura. Durante el año 2019 los valores máximos de ocupación se encontraron en los sitios con menor elevación dentro de la EBTLT (100-200 m snm). Estos sitios, que corresponden a cerca de la mitad del área de estudio, tiene mayores valores de humedad y de temperatura debido a su poca elevación o poca pendiente respecto a los demás cuadrantes (Figura 3).

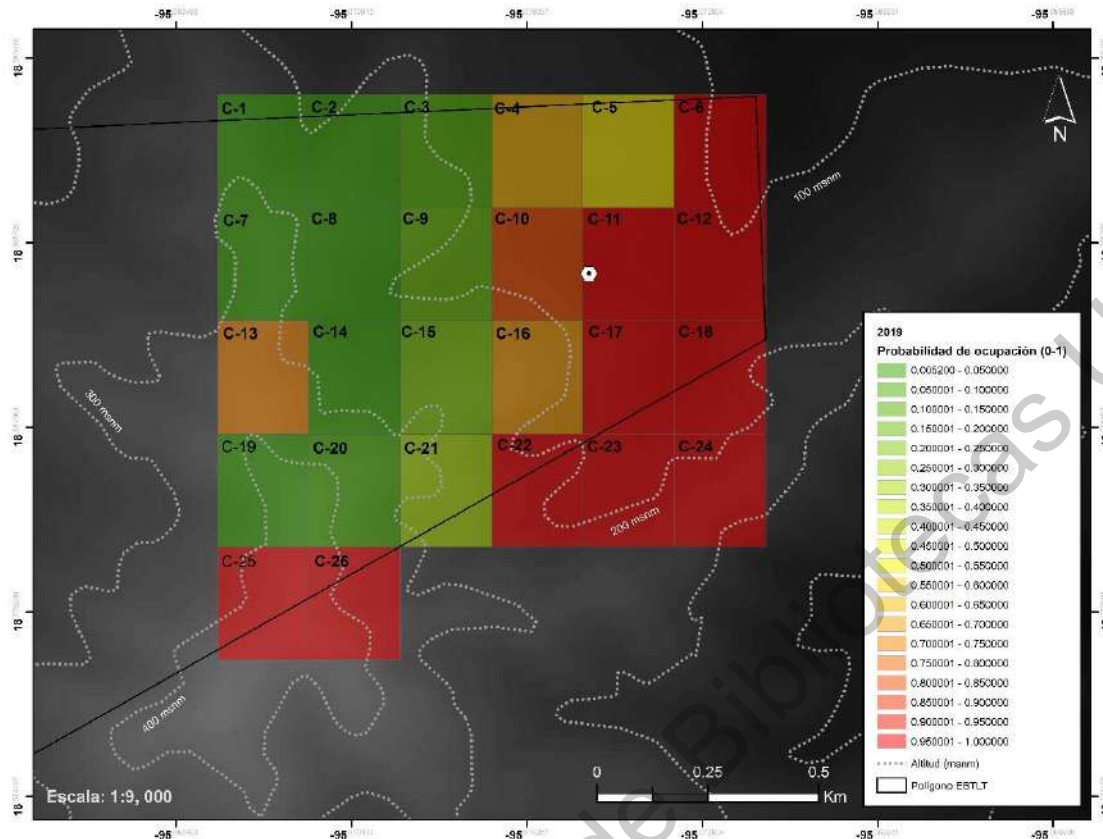


Figura 3. Probabilidad de ocupación de *Imantodes cenchoa* en la EBTLT para el año 2019.

Discusión

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo es posible confirmar la hipótesis que sugiere que, al menos en una de las temporadas de muestreo, *Imantodes cenchoa* demostró mayores valores de ocupación en zonas con menor elevación y menor pendiente. Por otro lado, la humedad presentó una relación inversamente proporcional respecto a la ocupación, mientras que la temperatura tuvo poca influencia en los modelos ocupacionales.

Ocupación.—La dinámica de ocupación de *I. cenchoa* difirió significativamente en la EBTLT entre los años 2018 y 2019, siendo los principales factores de variación la

humedad y la elevación respectivamente. Debido a que únicamente se incluyen dos años de muestreo y no existen otros trabajos que analicen la dinámica ocupacional de una especie arborícola de serpiente de regiones tropicales, no es posible determinar si la variación observada en las probabilidades de ocupación puede ser considerada parte de la dinámica espacial normal de la especie en el área de estudio o esté ligada a los cambios anuales drásticos en la constancia y temporalidad de las variables ambientales analizadas en la región de los Tuxtlas. La diferencia entre los valores de ocupación promedio parcial obtenidos en ambas temporadas no difieren significativamente (Figura 4) y posiblemente una fluctuación entre estos valores es normal en la dinámica natural de la especie. A diferencia del año 2018, donde la probabilidad de ocupación fue alta y homogénea en el área de estudio, durante 2019 únicamente se encontraron valores altos de probabilidad en la zona con menor elevación y menor pendiente dentro del área de estudio. Los valores de beta en el modelo $\psi(e+h) p(t)$, indican que la probabilidad de ocupación aumenta con menores valores de humedad ($\beta = -1.79$) y elevación ($\beta = -0.38$). Esta variación puede estar relacionada a que durante el año 2019 las lluvias comenzaron de manera tardía respecto a lo esperado, es probable que los altos valores de probabilidad reportados en dicha zona del área de estudio, corresponda a las preferencias de la especie previo a la temporada de lluvias.

La temporada de lluvias en la región de los Tuxtlas está relacionada con los ciclos vitales de los reptiles en Bosques Tropicales. Durante esta temporada nacen las crías y despiertan potenciales presas cuya abundancia aumenta significativamente (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005), entre los que se encuentran las ranas *Agalychnis callydras*, *Eleutherodactylus* spp., *Craugastor* spp., *Gastrophryne elegans* y 12 especies de lagartijas del género *Anolis* (Clause y Clause, 2016). A pesar de que no se conocen

los ciclos reproductivos de la especie en la región, Pizzatto et al. (2006) reportan la presencia de ciclos reproductivos extendidos durante el año, por lo que la especie potencialmente podría reproducirse durante todo el año. Sin embargo, la abundancia de alimento durante la temporada de lluvias es una oportunidad para individuos sexualmente maduros, en el caso de las hembras, para almacenar recursos para la formación de huevos, mientras que para los machos puede significar recursos energéticos constantes para alcanzar mayores tamaños y competir de manera más eficiente por la oportunidad de reproducirse, ya que se ha observado comportamiento de combate y aglomeraciones de individuos alrededor de las hembras en regiones como Pará, Brasil (Santos-Costa y Prudente, 2005) y Napo, Ecuador (Thomas, 2019). Estos fenómenos podrían causar dispersión de los individuos en la matriz ambiental ocasionando valores de ocupación diferente entre temporadas de muestreo.

Durso et al. (2011) utilizan modelos multiespecies para calcular la probabilidad de ocupación de siete especies de serpientes semiacuáticas presentes en humedales en la planicie costera de Carolina del Sur, EUA. En este estudio las variables que tuvieron mayor efecto sobre la ocupación fueron la presencia de presas y presencia permanente de agua en el área de estudio. Sin embargo, no es posible comparar e interpretar los valores obtenidos en este estudio debido a las diferencias entre métodos de muestreo, las diferencias en el área de estudio, así como las características de la especie.

La ocupación de cualquier especie en un sitio determinado puede ser influenciada por numerosas variables tales como abundancias de las presas, calidad del microhábitat, porcentaje de cobertura del dosel, entre otros (Steen et al., 2012), es por eso que valores altos de ψ generalmente están relacionados con especies que no tienen requerimientos altamente específicos en su hábitat (Fig. 4).

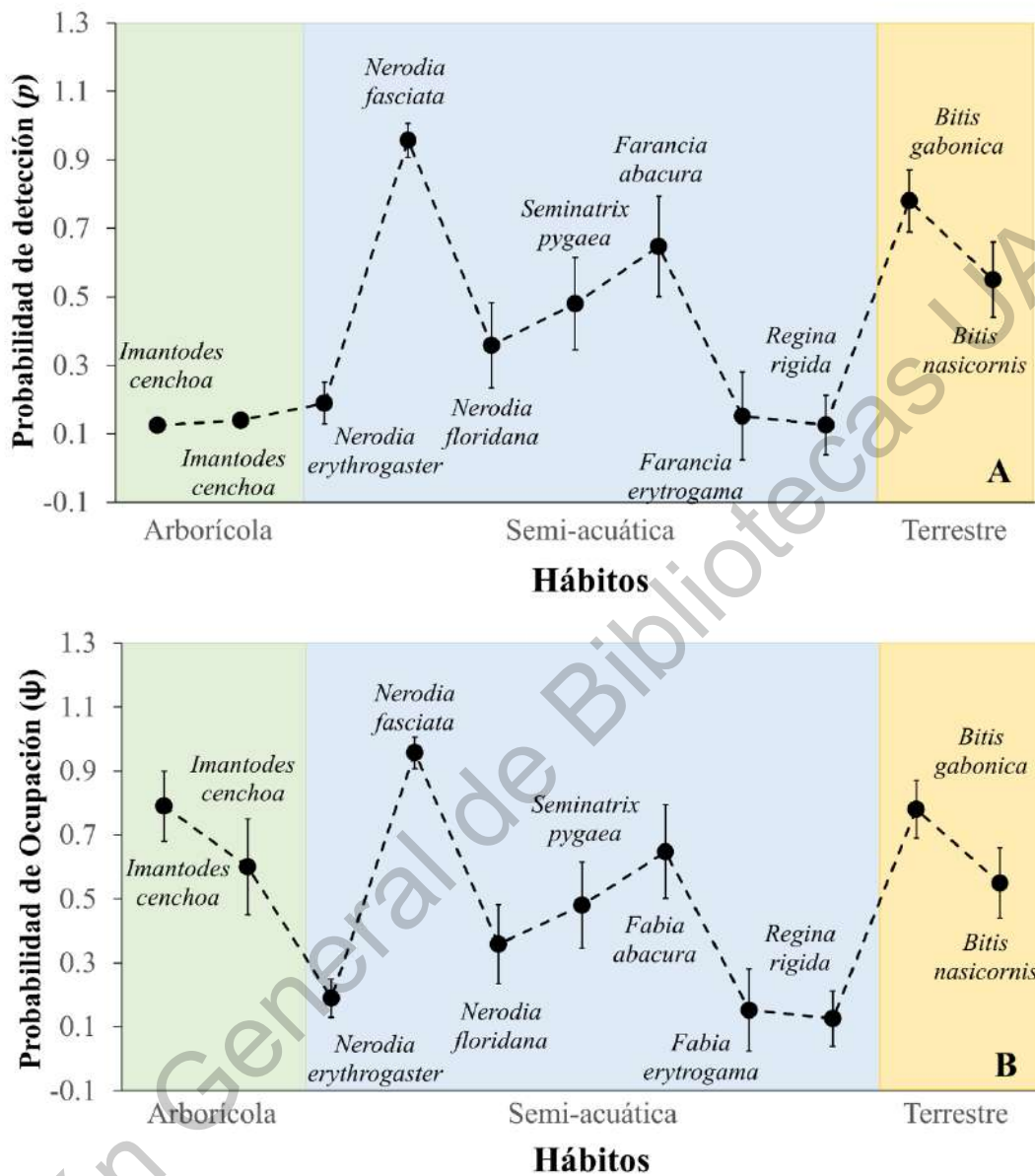


Figura 4. Valores de detectabilidad (A) y ocupación (B) reportados para distintas especies de serpientes calculados a través de metodologías de máxima verosimilitud. Las barras de error corresponden al error estándar.

Especies con altos valores de ocupación generalmente presentan altos valores de supervivencia y tasas reproductivas altas. En este aspecto los valores de ocupación observados para esta especie son coincidentes con los altos valores de supervivencia reportados para esta especie (Capítulo 2, esta tesis). Otro ejemplo similar de altos

valores de ocupación son los reportados por Durso et al. (2011) para *Nerodia fasciata* ($\psi = 0.96$) la cual obtuvo los mayores valores de ocupación entre siete serpientes y son más altos a los obtenidos en nuestro estudio, o a lo reportado para *Thamnophis sirtalis* y *Elaphe guttata* en el sureste de EUA (Steen et al., 2012), donde ambas especies presentaron valores de ocupación constantes. En este aspecto, los valores de ocupación constantes y elevados pueden estar asociados a los hábitos generalistas de la especie debido a que son menos susceptibles a la variación en las condiciones ambientales. Desde esta perspectiva, *I. cenchoa* no puede considerarse una especie generalista debido a sus adaptaciones morfológicas para la vida en los árboles, además de que se conoce que esta especie tiene variación ontogenética de sus requerimientos ambientales (Capítulo 1, esta tesis), no obstante, esta especie no parece limitarse únicamente a ambientes arbóreos, ya que se desenvuelve sin ninguna dificultad en el ambiente terrestre. Otro aspecto a considerar es que desconoce a detalle la composición de la dieta de *I. cenchoa* en los bosques tropicales de México, el cual puede ser un factor que favorezca los altos niveles de ocupación observado. En la región de los Tuxtlas existen una gran cantidad de especies de anfibios y reptiles que habitan el sotobosque y la hojarasca de este bosque tropical que pueden ser considerados presas potenciales de esta culebra. Una dieta especializada y restringida a cierto número de especies puede ser un factor negativo sobre la probabilidad de ocupación de una especie. Aunque es poco probable que este sea el caso de *I. cenchoa*, ya que estudios realizados en otras regiones de su amplia distribución indican que se alimenta de diversas especies de lagartos como *Anolis* sp., *Norops fuscoauratus*, *Norops* sp., *Sphaerodactylus glaucus* y anfibios del género *Eleutherodactylus* (Savage, 2002; de Sousa et al., 2014). En los remanentes de bosque tropical de la región de los Tuxtlas, dentro de las especies más abundantes de

anfibios se encuentran *Craugastor rhodophis*, *Craugastor alfredi*, *Incilius valliceps*, *Bolitoglossa rufescens* y *Dendropsophus ebraccatus*, mientras que dentro de los reptiles más abundantes se encuentran *Anolis uniformis*, *Plestiodon sumichrasti*, *Corytophanes hernandesi* e *I. cenchoa*., de mayor a menor abundancia relativa (Urbina-Cardona, 2006). Dentro de estas especies, únicamente los adultos de *C. hernandesi* no son presas potenciales debido a su tamaño; no se tiene reportes de canibalismo en *I. cenchoa*.

Detectabilidad.—La detección de especies es multifactorial, por lo que las comparaciones entre estudios deben hacerse con cuidado ya que; por ejemplo, las características del hábitat o la abundancia de la población pueden diferir en distintas áreas geográficas (Sewell et al., 2012). Es por eso que estudios representativos en distintas escalas geográficas y ecológicas, que incluyan la variabilidad de las características biológicas de los organismos son de gran importancia. Las diferencias en los valores de detectabilidad pueden estar estrechamente relacionados a las abundancias naturales de la población, altas tasas reproductivas y de supervivencia, a los hábitos del organismo de estudio (Kéry, 2002), a las posibles metodologías de estudio disponibles utilizadas (Sewall et al., 2012), y, a veces, a la frecuencia de captura durante el muestreo, la cual es un subrogado de las características biológicas antes mencionadas (Dorcas y Wilson, 2009; Fig. 4). Los parámetros demográficos observados en *Imantodes cenchoa* (Capítulo 2, esta tesis), reflejan una supervivencia alta respecto a otras especies, a pesar de tener tasas reproductivas relativamente bajas con un máximo de tres huevos por puesta (Zug et al., 1979). Lo anterior aunado a que es una especie conspicua mientras se desplaza por el suelo del bosque, además de que la metodología de transectos utilizada es altamente efectiva en esta especie, propician altos valores de ψ y p , al menos

para el año 2018. Steen et al. (2014) reporta valores bajos para distintas especies del género *Rhadinaea* ($p = 0.00 - 0.17$) en el sureste de EUA. A pesar de los altos niveles de detectabilidad registrados en este estudio para *I. cenchoa*, las comparaciones con otros estudios pueden no ser pertinentes debido a que la detectabilidad es variable a niveles interespecíficos y en distintos grupos taxonómicos (Magurran y Anderson, 2003), además de que las metodologías utilizadas para p , no son homogéneas en todos los estudios.

Es importante destacar la ausencia de trabajos que utilicen modelos ocupacionales enfocados a especies de serpientes tropicales y mucho menos arborícolas. La falta de información respecto a los parámetros ocupacionales en ciertas latitudes puede ser un reflejo de la dificultad del monitoreo de este grupo de vertebrados. No obstante, este trabajo y los que aquí se refieren son la muestra de que técnicas de muestreo idóneas para cada especie pueden rendir resultados e información altamente significativa para la conservación de especies.

Conservación.—Los modelos de ocupación a nivel de especies que integran variación en la probabilidad de detección, son de gran utilidad para determinar las características importantes del hábitat para la persistencia de poblaciones animales en distintas escalas (Steen et al., 2012; Karanth et al., 2009; 2011). Algunos autores (Plummer 1997; Pike, 2008) sugieren que las serpientes son un grupo taxonómico muy difícil o inclusive, en algunos casos, imposibles de monitorear. No obstante, autores como Durso et al. (2012) mencionan que la generalización de estas características en las serpientes ha propiciado la falta de información de la mayoría de las poblaciones de serpientes. A través de este estudio es posible señalar que, con un diseño experimental

adecuado, así como con esfuerzo de muestreo razonable en la especie correcta es posible obtener inferencias confiables en los valores de ocupación de una especie de serpiente arborícola en una región tropical, aún con probabilidades de detección bajas.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran los cambios en los patrones de ocupación de la especie *I. cenchoa* en una perspectiva anual. No obstante, es necesario recalcar que para poder determinar las causas detrás de estos patrones de ocupación heterogéneos, es necesario realizar un estudio en una escala temporal mayor para poder determinar si lo observado entre una temporada y otra es un comportamiento atípico de esta población o realmente existe una preferencia de esta especie a sitios con menor elevación y bajo porcentaje de humedad. De cualquier manera, los datos recabados deben de tomarse en cuenta ya que a pesar de que la especie se encuentra dentro de una matriz ambiental conservada, las condiciones ambientales a través de esta no lo son, y restringen la distribución espacial a zonas con las características antes mencionadas. De acuerdo a los resultados obtenidos, *Imantodes cenchoa* es una especie que se encuentra en gran riesgo si tomamos en cuenta que gran parte del territorio dentro de la región de los Tuxtlas con mayor idoneidad para la ocupación de esta especie comparte las mismas características con el suelo utilizado para pastoreo, la cual es una de las actividades con mayor impacto en esta región y la que ha llevado a la pérdida de casi el 84% de la vegetación original de la región (Dirzo y Miranda, 1991). Esperamos que los valores de ocupación y detectabilidad observados en este estudio sean tomados en cuenta como una línea base para el estudio ocupacional de serpientes tropicales, por lo que se esperaría valores similares en serpientes que habitan sitios conservados y con altas abundancias relativas. El conocimiento del estado actual de las poblaciones de serpientes en México se encuentra aún en desarrollo y lejos de acercarse a un nivel que

permite elaborar programas y políticas de conservación que incluyan y favorezcan a estos organismos, además de que muchas de estas especies se encuentran dentro de alguna categoría de protección de acuerdo a leyes mexicanas e internacionales, por lo que esperamos que este estudio sirva como una referencia para estudios similares con otras especies que permitan aumentar el estado del conocimiento en aspectos ecológicos de la herpetofauna en México.

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Literatura Citada

- Adams, M. J., N. D. Chelgren, D. Reinitz, R. A. Cole, L. J. Rachowicz, S. Galvan, and E. L. Bull. 2010. Using occupancy models to understand the distribution of an amphibian pathogen, *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Ecological Applications*, 20(1), 289-302.
- Adams, M. J., D. A. Miller, E. Muths, P. S. Corn, E. H. C. Grant, L. L. Bailey, and S. C. Walls. 2013. Trends in amphibian occupancy in the United States. *PLoS one*, 8(5).
- Băncilă, R. I., D. Cogălniceanu, A. Ozgul, and B. R. Schmidt. 2017. The effect of aquatic and terrestrial habitat characteristics on occurrence and breeding probability in a montane amphibian: insights from a spatially explicit multistate occupancy model. *Population ecology*, 59(1), 71-78.
- Clause, J. K. and A. G. Clause. 2016. *Imantodes cenchoa* (Blunt-headed Tree Snake) Diet. *Herpetological Review* 47 (2): 312-313
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition Springer-Verlag. New York, New York.
- Dorcas, M. E., and J. D. Willson. 2009. Innovative methods for studies of snake ecology and conservation. En: Muullin, S. J., Seigel. R. A. (Eds.) *Snakes: ecology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, NY. Pp. 5-37.
- Dirzo, R., and M. C. García. 1992. Rates of Deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical Area in Southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1), 84-90.

- Dirzo, R. and A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16, 240–247.
- Ferraz, G., J. D. Nichols, J. E. Hines, P. C. Stouffer, R. O. Bierregaard and T. E. Lovejoy. 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science*, 315, 238–241.
- Harvey, D. S. 2005. Detectability of a large-bodied snake (*Sistrurus catenatus*) by time-constrained searching. *Herpetological Review*, 36(4), 413.
- Hines, J. E. 2006. PRESENCE 3.1 Software to estimate patch occupancy and related parameters. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>.
- Hutchings, J. A., and J. D. Reynolds. 2004. Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. *BioScience*, 54(4), 297-309.
- Karanth, K. K., J. D. Nichols, J. E. Hines, K. U. Karanth, and N. L. Christensen. 2009. Patterns and determinants of mammal species occurrence in India. *Journal of Applied Ecology* 46:1189–1200.
- Karanth, K. U., A. M. Gopalaswamy, N. S. Kumar, S. Vaidyanathan, J. D. Nichols, and D. I. MacKenzie. 2011. Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology*, 48(4), 1048-1056.
- Kéry, M., Gardner, B., and C. Monnerat. 2010. Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. *Journal of Biogeography*, 37(10), 1851-1862.
- Kéry, M. 2002. Inferring the absence of a species: a case study of snakes. *The Journal of wildlife management*, 330-338.

Kéry, M., G. Guillera-Arroita, and J. J. Lahoz-Monfort. 2013. Analyzing and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography*, 40(8), 1463-1474.

MacKenzie, D. I., J. D., Nichols, G. B. Lachman, S. Droege, J. Andrew Royle, and C. A. Langtimm. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248-2255.

MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. E. Hines, M. G. Knutson, and A. B. Franklin. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84(8), 2200-2207.

MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. Bailey, and J. E. Hines. 2017. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier.

Magurran, A. E., and P. A. Henderson. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422(6933), 714-716.

Ngo, B. V., Y. F. Lee and C. D. Ngo. 2020. Detection probability and site occupancy of the granular spiny frog (*Quasipaa verrucospinosa*) in the tropical rain forests of bach ma national park, central Vietnam. *Russian Journal of Herpetology*, 27(1).

O'Connell Jr, A. F., N. W. Talancy, L. L. Bailey, J. R. Sauer, R. Cook, and A. T. Gilbert. 2006. Estimating site occupancy and detection probability parameters for meso-and large mammals in a coastal ecosystem. *The Journal of Wildlife Management*, 70(6), 1625-1633.

- Perez-Higareda G., M. López-Luna, and M. Smith-Hobart. 2007. *Serpientes de la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Guía de identificación ilustrada, UNAM.
- Pike, D. A., L. Pizzatto, B. A. Pike, and R. Shine. 2008. Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology*, 89(3), 607-611.
- Plummer, M. V. 1997. Population ecology of green snakes (*Opheodrys aestivus*) revisited. *Herpetological Monographs*, 11: 102–123.
- Preston, D. L., J. S. Henderson and P. T. Johnson. 2012. Community ecology of invasions: direct and indirect effects of multiple invasive species on aquatic communities. *Ecology*, 93(6), 1254-1261.
- Reading, C., and G. Jofré. 2019. Smooth snake population decline and its link with prey availability. *Amphibia-Reptilia*, 1(aop), 1-6.
- Rota, C. T., R. J. Fletcher Jr., R. M. Dorazio, and M. G. Betts. 2009. Occupancy estimation and the closure assumption. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), 1173-1181.
- Royle, J. A., R. B. Chandler, C. Yackulic, and J. D. Nichols. 2012. Likelihood analysis of species occurrence probability from presence-only data for modelling species distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 545-554.
- Santos-Costa, M. C., and A. L. C. Prudente. 2005. *Imantodes cenchoa* (Chuck-headed snake). Mating. *Herpetological Review*, 36, 324.
- Saha, A., L. McRae, C. K. Dodd Jr., H. Gadsden, K. M. Hare, V. Lukoschek, and M. Böhm. 2018. Tracking global population trends: Population time-series data and a living planet index for reptiles. *Journal of Herpetology*, 52(3), 259-268.

- Sewell, D., G Guillera-Arroita, R. A. Griffiths and T. J. Beebee. 2012. When is a species declining? Optimizing survey effort to detect population changes in reptiles. *PloS one*, 7(8).
- Soto, M. 2004. El clima. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra* (pp. 195–198). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Ver. México.
- Steen, D. A., C. J. McClure, J. C. Brock, D. C. Rudolph, J. B. Pierce, J. R. Lee and D. L. Baxley. 2012. Landscape-level influences of terrestrial snake occupancy within the southeastern United States. *Ecological Applications*, 22(4), 1084–1097.
- Steen, D., C. Guyer, and L. Smith. 2014. A case study of relative abundance in snakes. In: Foster, M., Guyer, C. (Eds.), *Measuring and Monitoring Biodiversity: Standard Methods for Reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Thomas, O. 2019. Aggregation Behaviour in the Common Blunt-headed Tree Snake (*Imantodes cenchoa*; Linnaeus, 1758). *Captive and Field Herpetology*, 3(1), 23–25.
- Tepos-Ramírez, M. 2020. Análisis demográfico y ocupacional de *Imantodes cenchoa* (Serpentes:Colubridae) en la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Veracruz. M. en C. Tesis, Universidad Autónoma de Querétaro.
- Todd, B., Willson, J., and J. Gibbons. 2010. The global status of reptiles and causes of their decline. In D. W. Sparling, G. Linder, C. A. Bishop, and Krest S. (Eds.), *Ecotoxicology of amphibians and reptiles* (2nd ed., pp. 47–67). Boca Raton, FL: CRC Press

Uribe-Alcántara, E. M., J. C. Escamilla-Casas and E. Cruz-Chavez. 2018. Evaluación del Modelo de Elevación Digital oficial mexicano (Continuo De Elevación Mexicano, CEM 3.0) de INEGI-Evaluation of the official Mexican Digital Elevation Model (Mexican Elevation Continuum, CEM 3.0) from INEGI. *Tecnología y ciencias del agua*, 9(6), 153-172.

Von Thaden, J. J., J. Laborde, S. Guevara, and C. S. Venegas-Barrera. 2018. Forest cover change in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve and its future: The contribution of the 1998 protected natural area decree. *Land Use Policy*, 72, 443–450.

Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San Diego, CA.

Xu, Y., Y. Si, Y. Wang, Y. Zhang, H. H. Prins, L. Cao, and W. F. de Boer. 2019. Loss of functional connectivity in migration networks induces population decline in migratory birds. *Ecological Applications*, e01960.

ANEXO 1. Modelos utilizados para calcular las probabilidades de ψ y p para el año 2018 en una población de *Imantodes cenchoa*.

Model	AIC	Δ AIC	w	Model Likelihood	k	$-2l$
$\psi(\cdot) p(e+h)$	272.08	0	0.0641	1	3	266.08
$\psi(\cdot) p(p+e+h)$	272.35	0.27	0.056	0.8737	4	264.35
$\psi(t) p(e+h)$	272.58	0.5	0.0499	0.7788	3	266.58
$\psi(\cdot) p(p+h)$	272.87	0.79	0.0432	0.6737	3	266.87
$\psi(t) p(p+e+h)$	272.91	0.83	0.0423	0.6603	4	264.91
$\psi(p+t+e) p(e+h)$	273.32	1.24	0.0345	0.5379	5	263.32
$\psi(\cdot) p(e+t+h)$	273.34	1.26	0.0341	0.5326	4	265.34
$\psi(h) p(e+h)$	273.38	1.3	0.0335	0.522	3	267.38
$\psi(t) p(p+h)$	273.58	1.5	0.0303	0.4724	3	267.58
$\psi(h) p(p+e+h)$	273.82	1.74	0.0269	0.419	4	265.82
$\psi(t) p(e+t+h)$	273.86	1.78	0.0263	0.4107	4	265.86
$\psi(p+h) p(e+h)$	273.99	1.91	0.0247	0.3848	4	265.99
$\psi(p+t) p(e+h)$	273.99	1.91	0.0247	0.3848	4	265.99
$\psi(\cdot) p(p+t+e+h)$	274.2	2.12	0.0222	0.3465	5	264.2
$\psi(p+t) p(p+e+h)$	274.45	2.37	0.0196	0.3057	5	264.45
$\psi(p+t+e) p(t+e+h)$	274.51	2.43	0.019	0.2967	6	262.51
$\psi(e+t) p(e+h)$	274.53	2.45	0.0188	0.2938	4	266.53
$\psi(h+t) p(e+h)$	274.57	2.49	0.0185	0.2879	4	266.57
$\psi(\cdot h) p(p+h)$	274.73	2.65	0.017	0.2658	3	268.73
$\psi(h) p(e+t+h)$	274.73	2.65	0.017	0.2658	4	266.73
$\psi(t) p(p+e+t+h)$	274.77	2.69	0.0167	0.2605	5	264.77
$\psi(e+t) p(p+e+h)$	274.84	2.76	0.0161	0.2516	5	264.84
$\psi(h+t) p(p+e+h)$	274.9	2.82	0.0157	0.2441	5	264.9
$\psi(e) p(e+h)$	275.01	2.93	0.0148	0.2311	3	269.01
$\psi(p+t+e) p(\cdot p+h+t)$	275.05	2.97	0.0145	0.2265	6	263.05
$\psi(p+t+e) p(p+h+t)$	275.05	2.97	0.0145	0.2265	6	263.05
$\psi(p+e+t+h) p(e+h)$	275.29	3.21	0.0129	0.2009	6	263.29
$\psi(p+t) p(e+t+h)$	275.33	3.25	0.0126	0.1969	5	265.33
$\psi(p+t) p(p+h)$	275.36	3.28	0.0124	0.194	4	267.36
$\psi(e+h) p(e+h)$	275.38	3.3	0.0123	0.192	4	267.38
$\psi(e) p(p+e+h)$	275.5	3.42	0.0116	0.1809	4	267.5
$\psi(h) p(p+e+t+h)$	275.69	3.61	0.0105	0.1645	5	265.69
$\psi(p+h) p(p+e+h)$	275.73	3.65	0.0103	0.1612	5	265.73
$\psi(e+t) p(e+t+h)$	275.79	3.71	0.01	0.1565	5	265.79
$\psi(e+h) p(p+e+h)$	275.82	3.74	0.0099	0.1541	5	265.82
$\psi(p+t+e) p(p+t+h+e)$	275.84	3.76	0.0098	0.1526	7	261.84
$\psi(h+t) p(e+t+h)$	275.86	3.78	0.0097	0.1511	5	265.86
$\psi(p+h+t) p(e+h)$	275.97	3.89	0.0092	0.143	5	265.97

$\psi(p+e+t+h) p(p+e+t+h)$	276.06	3.98	0.0088	0.1367	10	256.06
$\psi(p+t) p(p+e+t+h)$	276.33	4.25	0.0077	0.1194	6	264.33
$\psi(e) p(e+t+h)$	276.4	4.32	0.0074	0.1153	4	268.4
$\psi(p+e+t+h) p(t+e+h)$	276.48	4.4	0.0071	0.1108	7	262.48
$\psi(e) p(p+h)$	276.49	4.41	0.0071	0.1103	3	270.49
$\psi(t+e+h) p(e+h)$	276.53	4.45	0.0069	0.1081	5	266.53
$\psi(p+h) p(e+t+h)$	276.61	4.53	0.0067	0.1038	5	266.61
$\psi(p+e) p(e+h)$	276.65	4.57	0.0065	0.1018	4	268.65
$\psi(p+h) p(p+h)$	276.71	4.63	0.0063	0.0988	4	268.71
$\psi(e+t) p(p+e+t+h)$	276.72	4.64	0.0063	0.0983	6	264.72
$\psi(le+h) p(p+h)$	276.72	4.64	0.0063	0.0983	4	268.72
$\psi(h+t) p(p+e+t+h)$	276.77	4.69	0.0061	0.0958	6	264.77
$\psi(p+h+t) p(p+h+t)$	276.84	4.76	0.0059	0.0926	6	264.84
$\psi(p+e+t+h) p(p+h+t)$	277.02	4.94	0.0054	0.0846	7	263.02
$\psi(p+e) p(p+e+h)$	277.02	4.94	0.0054	0.0846	5	267.02
$\psi(p) p(e+h)$	277.09	5.01	0.0052	0.0817	3	271.09
$\psi(t+e+h) p(p+h+t)$	277.18	5.1	0.005	0.0781	6	265.18
$\psi(p+h+t) p(t+e+h)$	277.29	5.21	0.0047	0.0739	6	265.29
$\psi(p) p(p+e+h)$	277.56	5.48	0.0041	0.0646	4	269.56
$\psi(p+h) p(p+e+t+h)$	277.6	5.52	0.0041	0.0633	6	265.6
$\psi(e+h) p(p+e+t+h)$	277.69	5.61	0.0039	0.0605	6	265.69
$\psi(t+e+h) p(t+e+h)$	277.79	5.71	0.0037	0.0576	6	265.79
$\psi(.) p(t)$	278.01	5.93	0.0033	0.0516	3	272.01
$\psi(p+e) p(e+t+h)$	278.01	5.93	0.0033	0.0516	5	268.01
$\psi(p+h+t) p(p+t+h+e)$	278.31	6.23	0.0028	0.0444	7	264.31
$\psi(p+h+t) p(p+t+h+e)$	278.31	6.23	0.0028	0.0444	7	264.31
$\psi(p) p(e+t+h)$	278.4	6.32	0.0027	0.0424	4	270.4
$\psi(p) p(p+h)$	278.62	6.54	0.0024	0.038	3	272.62
$\psi(t+e+h) p(p+t+h+e)$	278.72	6.64	0.0023	0.0362	7	264.72
$\psi(p+e) p(p+e+t+h)$	278.8	6.72	0.0022	0.0347	6	266.8
$\psi(.) p(p+t)$	284.82	12.74	0.0001	0.0017	3	278.82
$\psi(t) p(p+t)$	285.7	13.62	0.0001	0.0011	3	279.7
$\psi(p+t+e) p(p+h)$	286.12	14.04	0.0001	0.0009	5	276.12
$\psi(.) p(p+e+t)$	286.82	14.74	0	0.0006	4	278.82
$\psi(h) p(p+t)$	287.12	15.04	0	0.0005	3	281.12
$\psi(.) p(e+t)$	287.33	15.25	0	0.0005	3	281.33
$\psi(p+t+e) p(p+t)$	287.36	15.28	0	0.0005	5	277.36
$\psi(p+h+t) p(p+h)$	287.36	15.28	0	0.0005	5	277.36
$\psi(e+t) p(p+t)$	287.45	15.37	0	0.0005	4	279.45
$\psi(.) p(p+e)$	287.47	15.39	0	0.0005	3	281.47
$\psi(p+t) p(p+t)$	287.62	15.54	0	0.0004	4	279.62
$\psi(t) p(p+e+t)$	287.7	15.62	0	0.0004	4	279.7
$\psi(t) p(e+t)$	288.01	15.93	0	0.0003	3	282.01

Dirección General de Bibliotecas UAQ

$\psi(p+e+t+h) p(p+h)$	288.12	16.04	0	0.0003	6	276.12
$\psi(t) p(p+e)$	288.46	16.38	0	0.0003	3	282.46
$\psi(p+t+e) p(e+t)$	288.6	16.52	0	0.0003	5	278.6
$\psi(e) p(p+t)$	288.86	16.78	0	0.0002	3	282.86
$\psi(h) p(p+e+t)$	289.1	17.02	0	0.0002	4	281.1
$\psi(h) p(e+t)$	289.12	17.04	0	0.0002	3	283.12
$\psi(e+h) p(p+t)$	289.12	17.04	0	0.0002	4	281.12
$\psi(h) p(p+e)$	289.12	17.04	0	0.0002	3	283.12
$\psi(p+h) p(p+t)$	289.12	17.04	0	0.0002	4	281.12
$\psi(p+t+e) p(p+t+e)$	289.17	17.09	0	0.0002	6	277.17
$\psi(p+e+t+h) p(p+t)$	289.36	17.28	0	0.0002	6	277.36
$\psi(t+e+h) p(p+t)$	289.37	17.29	0	0.0002	5	279.37
$\psi(p+h+t) p(p+t)$	289.45	17.37	0	0.0002	5	279.45
$\psi(e+t) p(p+e+t)$	289.45	17.37	0	0.0002	5	279.45
$\psi(h+t) p(p+e+t)$	289.54	17.46	0	0.0002	5	279.54
$\psi(p+t) p(p+e+t)$	289.61	17.53	0	0.0002	5	279.61
$\psi(p+t) p(e+t)$	289.64	17.56	0	0.0002	4	281.64
$\psi(p+e) p(p+t)$	289.73	17.65	0	0.0001	4	281.73
$\psi(e+t) p(e+t)$	289.86	17.78	0	0.0001	4	281.86
$\psi(h+t) p(e+t)$	289.95	17.87	0	0.0001	4	281.95
$\psi(h+t) p(p+e)$	290.26	18.18	0	0.0001	4	282.26
$\psi(e+t) p(p+e)$	290.27	18.19	0	0.0001	4	282.27
$\psi(e+t) p(p+h)$	290.43	18.35	0	0.0001	4	282.43
$\psi(p+t) p(p+e)$	290.45	18.37	0	0.0001	4	282.45
$\psi(p) p(p+t)$	290.46	18.38	0	0.0001	3	284.46
$\psi(p+e+t+h) p(e+t)$	290.6	18.52	0	0.0001	6	278.6
$\psi(e) p(e+t)$	290.72	18.64	0	0.0001	3	284.72
$\psi(p+h) p(e+t)$	291.07	18.99	0	0.0001	4	283.07
$\psi(.) p(p)$	291.08	19	0	0.0001	3	285.08
$\psi(e+h) p(p+e+t)$	291.1	19.02	0	0.0001	5	281.1
$\psi(p+h) p(p+e+t)$	291.1	19.02	0	0.0001	5	281.1
$\psi(e+h) p(e+t)$	291.12	19.04	0	0.0001	4	283.12
$\psi(p+e+t+h) p(p+t+e)$	291.17	19.09	0	0.0001	7	277.17
$\psi(t+e+h) p(p+t+e)$	291.37	19.29	0	0.0001	6	279.37
$\psi(p+h+t) p(p+t+e)$	291.44	19.36	0	0.0001	6	279.44
$\psi(p+h+t) p(e+t)$	291.51	19.43	0	0.0001	5	281.51
$\psi(h+t) p(p+h)$	291.52	19.44	0	0.0001	4	283.52
$\psi(p+e) p(p+e+t)$	291.73	19.65	0	0.0001	5	281.73
$\psi(t+e+h) p(e+t)$	291.84	19.76	0	0.0001	5	281.84
$\psi(e) p(p+e)$	291.86	19.78	0	0.0001	3	285.86
$\psi(p+h) p(p+e)$	292.05	19.97	0	0	4	284.05
$\psi(e+h) p(p+e)$	292.07	19.99	0	0	4	284.07
$\psi(p+e) p(p+e)$	292.07	19.99	0	0	4	284.07

$\psi(t+e+h) p(p+e)$	292.13	20.05	0	0	5	282.13
$\psi(p+e) p(e+t)$	292.24	20.16	0	0	4	284.24
$\psi(p+h+t) p(p+e)$	292.26	20.18	0	0	5	282.26
$\psi(p) p(e+t)$	292.39	20.31	0	0	3	286.39
$\psi(p) p(p+e+t)$	292.43	20.35	0	0	4	284.43
$\psi(e) p(p+e+t)$	292.43	20.35	0	0	4	284.43
$\psi(p+e+t+h) p(p+e)$	293.18	21.1	0	0	6	281.18
$\psi(t+e+h) p(p+h)$	293.52	21.44	0	0	5	283.52
$\psi(p) p(p+e)$	293.59	21.51	0	0	3	287.59
$\psi(t) p(h)$	293.8	21.72	0	0	2	289.8
$\psi(.) p(h)$	294.12	22.04	0	0	3	288.12
$\psi(h) p(h)$	294.22	22.14	0	0	2	290.22
$\psi(p+t) p(h)$	294.48	22.4	0	0	3	288.48
$\psi(p+t+e) p(h)$	295.09	23.01	0	0	4	287.09
$\psi(.) p(t+h)$	295.36	23.28	0	0	3	289.36
$\psi(e) p(h)$	295.43	23.35	0	0	2	291.43
$\psi(p+h) p(h)$	295.56	23.48	0	0	3	289.56
$\psi(t) p(h+t)$	295.69	23.61	0	0	3	289.69
$\psi(e+t) p(h)$	295.72	23.64	0	0	3	289.72
$\psi(h+t) p(h)$	295.74	23.66	0	0	3	289.74
$\psi(e+h) p(h)$	295.96	23.88	0	0	3	289.96
$\psi(h) p(h+t)$	296.07	23.99	0	0	3	290.07
$\psi(p+t) p(t+h)$	296.31	24.23	0	0	4	288.31
$\psi(p+h+t) p(h)$	296.43	24.35	0	0	4	288.43
$\psi(p+e+t+h) p(h)$	297	24.92	0	0	5	287
$\psi(p+t+e) p(t+h)$	297.02	24.94	0	0	5	287.02
$\psi(p+e) p(h)$	297.18	25.1	0	0	3	291.18
$\psi(e) p(t+h)$	297.23	25.15	0	0	3	291.23
$\psi(p+h) p(t+h)$	297.34	25.26	0	0	4	289.34
$\psi(p+e+h) p(h)$	297.54	25.46	0	0	4	289.54
$\psi(e+t) p(t+h)$	297.59	25.51	0	0	4	289.59
$\psi(h+t) p(t+h)$	297.62	25.54	0	0	4	289.62
$\psi(t+e+h) p(h)$	297.67	25.59	0	0	4	289.67
$\psi(e+h) p(t+h)$	297.77	25.69	0	0	4	289.77
$\psi(p+h+t) p(t+h)$	298.24	26.16	0	0	5	288.24
$\psi(p) p(h)$	298.74	26.66	0	0	2	294.74
$\psi(p+e+t+h) p(t+h)$	298.93	26.85	0	0	6	286.93
$\psi(p+e) p(t+h)$	298.99	26.91	0	0	4	290.99
$\psi(p+e) p(p+h)$	299.16	27.08	0	0	4	291.16
$\psi(t+e+h) p(t+h)$	299.53	27.45	0	0	5	289.53
$\psi(p) p(h+t)$	300.65	28.57	0	0	3	294.65
$\psi(.) p(e)$	301.95	29.87	0	0	3	295.95
$\psi(t) p(t)$	302.53	30.45	0	0	2	298.53

Dirección General de Bibliotecas UAQ

$\psi(h) p(t)$	303.33	31.25	0	0	2	299.33
$\psi(p+t+e) p(t)$	303.48	31.4	0	0	4	295.48
$\psi(p+t) p(t)$	303.8	31.72	0	0	3	297.8
$\psi(e+t) p(t)$	304.52	32.44	0	0	3	298.52
$\psi(h+t) p(t)$	304.53	32.45	0	0	3	298.53
$\psi(e) p(t)$	304.81	32.73	0	0	2	300.81
$\psi(p+h) p(t)$	305.11	33.03	0	0	3	299.11
$\psi(e+h) p(t)$	305.3	33.22	0	0	3	299.3
$\psi(p+e+t+h) p(t)$	305.46	33.38	0	0	5	295.46
$\psi(p+h+t) p(t)$	305.78	33.7	0	0	4	297.78
$\psi(p+e) p(t)$	306.46	34.38	0	0	3	300.46
$\psi(t+e+h) p(t)$	306.52	34.44	0	0	4	298.52
$\psi(p) p(t)$	307.06	34.98	0	0	2	303.06
$\psi(p+e+h) p(t)$	307.08	35	0	0	4	299.08
$\psi(.) p(.)$	312.39	40.31	0	0	2	308.39
$\psi(e) p(p+e+t+h)$	312.39	40.31	0	0	2	308.39
$\psi(p) p(.)$	313.97	41.89	0	0	3	307.97
$\psi(e) p(.)$	314.26	42.18	0	0	3	308.26
$\psi(t) p(.)$	314.35	42.27	0	0	3	308.35
$\psi(h) p(.)$	314.37	42.29	0	0	3	308.37
$\psi(p+t) p(.)$	314.44	42.36	0	0	3	308.44
$\psi(p+h) p(.)$	315.79	43.71	0	0	3	309.79
$\psi(h+e) p(.)$	315.91	43.83	0	0	3	309.91
$\psi(e+h) p(.)$	315.91	43.83	0	0	3	309.91
$\psi(t) p(p)$	316.15	44.07	0	0	2	312.15
$\psi(h) p(p)$	317.5	45.42	0	0	2	313.5
$\psi(h+t) p(p)$	317.87	45.79	0	0	3	311.87
$\psi(e+t) p(p)$	317.94	45.86	0	0	3	311.94
$\psi(e) p(p)$	318.68	46.6	0	0	2	314.68
$\psi(e+h) p(p)$	319.49	47.41	0	0	3	313.49
$\psi(p+h) p(p)$	319.5	47.42	0	0	3	313.5
$\psi(p+e+t+h) p(p)$	319.67	47.59	0	0	5	309.67
$\psi(p+h+t) p(p)$	319.69	47.61	0	0	4	311.69
$\psi(t+e+h) p(p)$	319.76	47.68	0	0	4	311.76
$\psi(p) p(p)$	319.92	47.84	0	0	2	315.92
$\psi(p+e) p(p)$	319.98	47.9	0	0	3	313.98
$\psi(p+t+e) p(p)$	320.03	47.95	0	0	4	312.03
$\psi(p+e+h) p(p)$	321.49	49.41	0	0	4	313.49
$\psi(p+h+t) p(.)$	322.55	50.47	0	0	4	314.55
$\psi(p+t+h) p(.)$	324.55	52.47	0	0	5	314.55
$\psi(p+e+t) p(.)$	327.64	55.56	0	0	5	317.64
$\psi(e+t) p(.)$	333.93	61.85	0	0	3	327.93
$\psi(t+e) p(.)$	333.93	61.85	0	0	3	327.93

Dirección General de Bibliotecas UAQ

$\psi(t+h) p(\cdot)$	335.34	63.26	0	0	3	329.34
$\psi(h+t) p(\cdot)$	335.34	63.26	0	0	3	329.34
$\psi(p+e) p(\cdot)$	335.93	63.85	0	0	4	327.93
$\psi(p+t+e) p(\cdot)$	335.93	63.85	0	0	4	327.93
$\psi(t+e+h) p(\cdot)$	337.34	65.26	0	0	4	329.34
$\psi(p+e+h) p(\cdot)$	337.93	65.85	0	0	5	327.93
$\psi(p+e+t+h) p(\cdot)$	337.93	65.85	0	0	5	327.93
$\psi(\cdot) p(\text{muestreo})$	350.41	78.33	0	0	32	286.41
$\psi(t) p(e)$	353.37	81.29	0	0	2	349.37
$\psi(h) p(e)$	354.1	82.02	0	0	2	350.1
$\psi(p+t) p(e)$	354.77	82.69	0	0	3	348.77
$\psi(p+t+e) p(e)$	354.87	82.79	0	0	4	346.87
$\psi(e) p(e)$	355.21	83.13	0	0	2	351.21
$\psi(h+t) p(e)$	355.36	83.28	0	0	3	349.36
$\psi(e+t) p(e)$	355.37	83.29	0	0	3	349.37
$\psi(p+h) p(e)$	355.93	83.85	0	0	3	349.93
$\psi(e+h) p(e)$	356.09	84.01	0	0	3	350.09
$\psi(p+h+t) p(e)$	356.71	84.63	0	0	4	348.71
$\psi(p+e+t+h) p(e)$	356.87	84.79	0	0	5	346.87
$\psi(p) p(e)$	356.95	84.87	0	0	2	352.95
$\psi(p+e) p(e)$	356.97	84.89	0	0	3	350.97
$\psi(t+e+h) p(e)$	357.36	85.28	0	0	4	349.36
$\psi(p+e+h) p(e)$	357.89	85.81	0	0	4	349.89

Dirección General de Bibliotecas UAQ

Dirección General de Bibliotecas UAQ

ANEXO 2. Modelos utilizados para calcular las probabilidades de ψ y p para el año 2018 en una población de *Imantodes cenchoa*.

Model	AIC	deltaAIC	AIC wgt	Model Likelihood	no.Par	#¿NOMBRE ?
psi(e+h),p(t)	115.6 5	0	0.079 2	1	3	109.65
psi(t+e+h),p(t)	115.7 7	0.12	0.074 6	0.9418	4	107.77
psi(e+h),p(.)	116.3 2	0.67	0.056 7	0.7153	3	110.32
psi(p+e+h),p(t)	116.3 5	0.7	0.055 8	0.7047	4	108.35
psi(t+e+h),p(.)	116.8 1	1.16	0.044 4	0.5599	4	108.81
psi(p+e+h),p(.)	117.3 5	1.7	0.033 9	0.4274	4	109.35
psi(e+h),p(p+t)	117.4 8	1.83	0.031 7	0.4005	4	109.48
psi(e+h),p(e+t)	117.5 7	1.92	0.030 3	0.3829	4	109.57
psi(t+e+h),p(e+t)	117.6 3	1.98	0.029 4	0.3716	5	107.63
psi(e+h),p(t+h)	117.6 3	1.98	0.029 4	0.3716	4	109.63
psi(t+e+h),p(p+t)	117.6 4	1.99	0.029 3	0.3697	5	107.64
psi(p+e+t+h),p(t)	117.7 1	2.06	0.028 3	0.357	5	107.71
psi(t+e+h),p(e+h)	118.1 6	2.51	0.022 6	0.2851	5	108.16
psi(e+h),p(p+h)	118.5 5	2.9	0.018 6	0.2346	4	110.55
psi(t+e+h),p(p+h)	118.5 8	2.93	0.018 3	0.2311	5	108.58
psi(p+e+t+h),p(.)	118.7 8	3.13	0.016 6	0.2091	5	108.78
psi(e+h),p(e+h)	118.9	3.25	0.015 6	0.1969	4	110.9
psi(t+e+h),p(t+e+h)	119.2	3.55	0.013 4	0.1695	6	107.2

$\psi(e+h), p(p+e+t)$	119.4 5	3.8	0.011 9	0.1496	5	109.45
$\psi(e+h), p(e+t+h)$	119.5 1	3.86	0.011 5	0.1451	5	109.51
$\psi(t+e+h), p(p+h+t)$	119.5 5	3.9	0.011 3	0.1423	6	107.55
$\psi(p+e+t+h), p(e+t)$	119.5 7	3.92	0.011 2	0.1409	6	107.57
$\psi(p+e+t+h), p(p+t)$	119.6 1	3.96	0.010 9	0.1381	6	107.61
$\psi(t+e+h), p(p+t+e)$	119.6 3	3.98	0.010 8	0.1367	6	107.63
$\psi(p+h+t), p(.)$	120.0 6	4.41	0.008 7	0.1103	4	112.06
$\psi(p+e+t+h), p(e+h)$	120.0 8	4.43	0.008 6	0.1092	6	108.08
$\psi(e+h), p(p+e+h)$	120.5	4.85	0.007	0.0885	5	110.5
$\psi(p), p(.)$	120.5 6	4.91	0.006 8	0.0859	2	116.56
$\psi(p+e+t+h), p(p+h)$	120.5 8	4.93	0.006 7	0.085	6	108.58
$\psi(p), p(t)$	120.6 4	4.99	0.006 5	0.0825	2	116.64
$\psi(e+h), p(p+e)$	121.0 3	5.38	0.005 4	0.0679	4	113.03
$\psi(p+h+t), p(p+e)$	121.0 3	5.38	0.005 4	0.0679	5	111.03
$\psi(h), p(.)$	121.0 5	5.4	0.005 3	0.0672	2	117.05
$\psi(p+e+t+h), p(t+e+h)$	121.1 2	5.47	0.005 1	0.0649	7	107.12
$\psi(t+e+h), p(p+t+h+e)$	121.1 7	5.52	0.005	0.0633	7	107.17
$\psi(h), p(e+t)$	121.4 2	5.77	0.004 4	0.0559	3	115.42
$\psi(e+h), p(p+e+t+h)$	121.4 4	5.79	0.004 4	0.0553	6	109.44
$\psi(t+e+h), p(h)$	121.4 7	5.82	0.004 3	0.0545	4	113.47
$\psi(p+h), p(.)$	121.4 8	5.83	0.004 3	0.0542	3	115.48

psi(t),p(.)	121.4 9	5.84	0.004 3	0.0539	2	117.49
psi(p+h),p(t)	121.4 9	5.84	0.004 3	0.0539	3	115.49
psi(p+e+t+h),p(p+h+t)	121.5 3	5.88	0.004 2	0.0529	7	107.53
psi(.),p(t)	121.5 5	5.9	0.004 1	0.0523	2	117.55
psi(p+e+t+h),p(p+t+e)	121.5 7	5.92	0.004 1	0.0518	7	107.57
psi(p+h+t),p(p+h)	121.6	5.95	0.004	0.051	5	111.6
psi(h),p(e+t+h)	121.6 5	6	0.003 9	0.0498	4	113.65
psi(p),p(p+e)	121.6 5	6	0.003 9	0.0498	3	115.65
psi(e+h),p(h)	121.7 5	6.1	0.003 8	0.0474	3	115.75
psi(t+e+h),p(p+e)	121.7 6	6.11	0.003 7	0.0471	5	111.76
Psi(.),p(.)	121.8 6	6.21	0.003 6	0.0448	2	117.86
psi(.),p(.)	121.8 6	6.21	0.003 6	0.0448	2	117.86
psi(.),p(e+t+h)	122.0 4	6.39	0.003 2	0.041	4	114.04
psi(p+e+h),p(h)	122.0 7	6.42	0.003 2	0.0404	4	114.07
psi(p+h+t),p(p+t+e)	122.0 8	6.43	0.003 2	0.0402	6	110.08
psi(h),p(p+e)	122.1 3	6.48	0.003 1	0.0392	3	116.13
psi(t),p(e+t)	122.1 5	6.5	0.003 1	0.0388	3	116.15
psi(p+h+t),p(e+t)	122.1 8	6.53	0.003	0.0382	5	112.18
psi(p+e),p(.)	122.2 6	6.61	0.002 9	0.0367	3	116.26
psi(p+t),p(.)	122.3 3	6.68	0.002 8	0.0354	3	116.33
psi(e+t),p(t)	122.3 5	6.7	0.002 8	0.0351	3	116.35

psi(p+e),p(t)	122.4 6	6.81	0.002 6	0.0332	3	116.46
psi(h),p(h+t)	122.4 7	6.82	0.002 6	0.033	3	116.47
psi(p),p(p+t)	122.4 9	6.84	0.002 6	0.0327	3	116.49
psi(p),p(e+t)	122.5 2	6.87	0.002 6	0.0322	3	116.52
psi(p),p(h+t)	122.5 7	6.92	0.002 5	0.0314	3	116.57
psi(e),p(t)	122.5 7	6.92	0.002 5	0.0314	2	118.57
psi(p+h),p(p+e)	122.6	6.95	0.002 5	0.031	4	114.6
psi(t),p(p+e)	122.6 1	6.96	0.002 4	0.0308	3	116.61
psi(e+t),p(.)	122.6 6	7.01	0.002 4	0.03	3	116.66
psi(.),p(e+t)	122.6 8	7.03	0.002 4	0.0297	3	116.68
psi(h),p(p+e+t+h)	122.7 3	7.08	0.002 3	0.029	5	112.73
psi(t),p(p+e+t+h)	122.7 7	7.12	0.002 3	0.0284	5	112.77
psi(p+e),p(p+e)	122.8 7	7.22	0.002 1	0.0271	4	114.87
psi(p),p(p+e+t)	122.8 8	7.23	0.002 1	0.0269	4	114.88
psi(h),p(p+e+t)	122.9	7.25	0.002 1	0.0266	4	114.9
psi(.),p(p+e)	122.9 2	7.27	0.002 1	0.0264	3	116.92
psi(.),p(p+e+t+h)	122.9 3	7.28	0.002 1	0.0263	5	112.93
psi(p+h),p(e+t)	122.9 4	7.29	0.002 1	0.0261	4	114.94
psi(p+h+t),p(p+h+t)	122.9 6	7.31	0.002	0.0259	6	110.96
psi(e),p(.)	122.9 8	7.33	0.002	0.0256	2	118.98
psi(p+h),p(e+t+h)	123	7.35	0.002	0.0253	5	113

$\psi(p+e), p(e+t+h)$	123.0 2	7.37	0.002	0.0251	5	113.02
$\psi(p+e+t+h), p(p+e)$	123.0 3	7.38	0.002	0.025	6	111.03
$\psi(h+t), p(\cdot)$	123.0 4	7.39	0.002	0.0248	3	117.04
$\psi(p+e+t+h), p(p+e+t+h)$	123.0 7	7.42	0.001 9	0.0245	8	107.07
$\psi(p), p(p+e+t+h)$	123.0 9	7.44	0.001 9	0.0242	5	113.09
$\psi(t), p(h+t)$	123.1 1	7.46	0.001 9	0.024	3	117.11
$\psi(p+e), p(p+e+t+h)$	123.1 2	7.47	0.001 9	0.0239	6	111.12
$\psi(p), p(e+t+h)$	123.1 9	7.54	0.001 8	0.0231	4	115.19
$\psi(p+t+e), p(p+e)$	123.2 2	7.57	0.001 8	0.0227	5	113.22
$\psi(p+t+e), p(p+t+h+e)$	123.3	7.65	0.001 7	0.0218	7	109.3
$\psi(\cdot), p(p+t)$	123.3 5	7.7	0.001 7	0.0213	3	117.35
$\psi(p+e+t+h), p(h)$	123.3 7	7.72	0.001 7	0.0211	5	113.37
$\psi(h+t), p(e+t)$	123.3 9	7.74	0.001 7	0.0209	4	115.39
$\psi(p+h), p(t+h)$	123.4 6	7.81	0.001 6	0.0201	4	115.46
$\psi(p+t), p(p+e)$	123.4 7	7.82	0.001 6	0.02	4	115.47
$\psi(t), p(p+e+t)$	123.4 7	7.82	0.001 6	0.02	4	115.47
$\psi(p+h), p(p+t)$	123.4 9	7.84	0.001 6	0.0198	4	115.49
$\psi(p), p(p+e+h)$	123.5 1	7.86	0.001 6	0.0196	4	115.51
$\psi(p+h), p(p+e+t+h)$	123.5 5	7.9	0.001 5	0.0193	6	111.55
$\psi(\cdot), p(h+t)$	123.5 5	7.9	0.001 5	0.0193	3	117.55
$\psi(h+t), p(e+t+h)$	123.5	7.91	0.001	0.0192	5	113.56

	6		5			
$\psi(p+h), p(p+e+t)$	123.6 1	7.96	0.001 5	0.0187	5	113.61
$\psi(p+t), p(e+t+h)$	123.7	8.05	0.001 4	0.0179	5	113.7
$\psi(p+h+t), p(p+t+h+e)$	123.7	8.05	0.001 4	0.0179	7	109.7
$\psi(p+h+t), p(t+e+h)$	123.7 5	8.1	0.001 4	0.0174	6	111.75
$\psi(e+t), p(e+t+h)$	123.7 6	8.11	0.001 4	0.0173	5	113.76
$\psi(t), p(e+t+h)$	123.8 4	8.19	0.001 3	0.0167	4	115.84
$\psi(e), p(e+t+h)$	123.8 4	8.19	0.001 3	0.0167	4	115.84
$\psi(\cdot), p(p+e+t)$	123.8 9	8.24	0.001 3	0.0162	4	115.89
$\psi(e), p(e+t)$	123.9 4	8.29	0.001 3	0.0158	3	117.94
$\psi(e+t), p(e+t)$	123.9 6	8.31	0.001 2	0.0157	4	115.96
$\psi(h), p(p+e+h)$	123.9 7	8.32	0.001 2	0.0156	4	115.97
$\psi(p+t), p(e+t)$	123.9 8	8.33	0.001 2	0.0155	4	115.98
$\psi(p), p(p+h)$	124.0 2	8.37	0.001 2	0.0152	3	118.02
$\psi(p+e), p(e+t)$	124.0 6	8.41	0.001 2	0.0149	4	116.06
$\psi(e), p(p+e)$	124.0 7	8.42	0.001 2	0.0148	3	118.07
$\psi(h+t), p(p+e)$	124.1 3	8.48	0.001 1	0.0144	4	116.13
$\psi(p+e), p(p+e+t)$	124.1 4	8.49	0.001 1	0.0143	5	114.14
$\psi(p+t+e), p(\cdot)$	124.1 6	8.51	0.001 1	0.0142	4	116.16
$\psi(p+t+e), p(t+e+h)$	124.2 7	8.62	0.001 1	0.0134	6	112.27
$\psi(T), p(p+e+h)$	124.3 2	8.67	0.001	0.0131	4	116.32

psi(e),p(p+e+t+h)	124.3 2	8.67	0.001	0.0131	5	114.32
psi(e+t),p(p+t)	124.3 2	8.67	0.001	0.0131	4	116.32
psi(p+t),p(p+e+t+h)	124.3 2	8.67	0.001	0.0131	6	112.32
psi(p+t+e),p(t)	124.3 3	8.68	0.001	0.013	4	116.33
psi(p+t),p(t+h)	124.3 4	8.69	0.001	0.013	4	116.34
psi(p+e),p(p+t)	124.3 7	8.72	0.001	0.0128	4	116.37
psi(p+e),p(t+h)	124.3 8	8.73	0.001	0.0127	4	116.38
psi(p+e),p(p+e+h)	124.4 5	8.8	0.001	0.0123	5	114.45
psi(p+h),p(p+e+h)	124.4 8	8.83	0.001	0.0121	5	114.48
psi(e),p(p+t)	124.4 9	8.84	0.001	0.012	3	118.49
psi(.),p(p+e+h)	124.5 5	8.9	0.000 9	0.0117	4	116.55
psi(e),p(h+t)	124.5 7	8.92	0.000 9	0.0116	3	118.57
psi(e+t),p(p+e)	124.5 9	8.94	0.000 9	0.0114	4	116.59
psi(p+t),p(p+e+t)	124.6 1	8.96	0.000 9	0.0113	5	114.61
psi(h+t),p(p+e+t+h)	124.6 2	8.97	0.000 9	0.0113	6	112.62
psi(e+t),p(p+e+t+h)	124.7	9.05	0.000 9	0.0108	6	112.7
psi(h+t),p(p+e+t)	124.9	9.25	0.000 8	0.0098	5	114.9
psi(p+t+e),p(p+t+e)	124.9 7	9.32	0.000 8	0.0095	6	112.97
psi(e),p(p+e+t)	125.2 3	9.58	0.000 7	0.0083	4	117.23
psi(e+t),p(p+e+t)	125.3 7	9.72	0.000 6	0.0078	5	115.37
psi(h),p(p+h)	125.4	9.82	0.000	0.0074	3	119.47

	7		6			
psi(h),p(t)	125.5 1	9.86	0.000 6	0.0072	2	121.51
psi(t),p(t)	125.5 1	9.86	0.000 6	0.0072	2	121.51
psi(p+h),p(p+h)	125.5 8	9.93	0.000 6	0.007	4	117.58
psi(e),p(p+e+h)	125.6 3	9.98	0.000 5	0.0068	4	117.63
psi(h),p(h)	125.8 2	10.17	0.000 5	0.0062	2	121.82
psi(p+h+t),p(e+h)	125.8 5	10.2	0.000 5	0.0061	5	115.85
psi(p+t+e),p(e+t)	125.9 6	10.31	0.000 5	0.0058	5	115.96
psi(h+t),p(p+e+h)	125.9 7	10.32	0.000 5	0.0057	5	115.97
psi(p+t),p(p+h)	126.0 1	10.36	0.000 4	0.0056	4	118.01
psi(p+e),p(p+h)	126.0 2	10.37	0.000 4	0.0056	4	118.02
psi(t),p(p+h)	126.1 6	10.51	0.000 4	0.0052	3	120.16
psi(e+t),p(p+e+h)	126.3 2	10.67	0.000 4	0.0048	5	116.32
psi(p+t+e),p(p+t)	126.3 2	10.67	0.000 4	0.0048	5	116.32
psi(.),p(p+h)	126.4 7	10.82	0.000 4	0.0045	3	120.47
psi(e+t),p(p+h)	126.7 6	11.11	0.000 3	0.0039	4	118.76
psi(e),p(p+h)	126.8	11.15	0.000 3	0.0038	3	120.8
psi(p),p(e+h)	126.8 5	11.2	0.000 3	0.0037	3	120.85
psi(t),p(h)	126.9 1	11.26	0.000 3	0.0036	2	122.91
psi(p+h+t),p(h)	126.9 8	11.33	0.000 3	0.0035	4	118.98
psi(p),p(h)	127.0 1	11.36	0.000 3	0.0034	2	123.01

psi(h),p(p+t)	127.1 1	11.46	0.000 3	0.0032	3	121.11
psi(t),p(p+t)	127.1 1	11.46	0.000 3	0.0032	3	121.11
psi(h+t),p(p+h)	127.2 1	11.56	0.000 2	0.0031	4	119.21
psi(h),p(e+h)	127.3 9	11.74	0.000 2	0.0028	3	121.39
psi(.),p(h)	127.4	11.75	0.000 2	0.0028	2	123.4
psi(h+t),p(h)	127.4 9	11.84	0.000 2	0.0027	3	121.49
psi(p+t),p(t)	127.5 1	11.86	0.000 2	0.0027	3	121.51
psi(p+h),p(h)	127.5 5	11.9	0.000 2	0.0026	3	121.55
psi(p+t+e),p(p+h)	127.8 1	12.16	0.000 2	0.0023	5	117.81
psi(e),p(h)	128.1	12.45	0.000 2	0.002	2	124.1
psi(t),p(e+h)	128.2 1	12.56	0.000 1	0.0019	3	122.21
psi(e+t),p(e+h)	128.2 1	12.56	0.000 1	0.0019	4	120.21
psi(e),p(e+h)	128.4 3	12.78	0.000 1	0.0017	3	122.43
psi(e+t),p(h)	128.5	12.85	0.000 1	0.0016	3	122.5
psi(.),p(e+h)	128.5 1	12.86	0.000 1	0.0016	3	122.51
psi(p+h),p(e+h)	128.5 7	12.92	0.000 1	0.0016	4	120.57
psi(p+e),p(e+h)	128.6 6	13.01	0.000 1	0.0015	4	120.66
psi(p+t),p(h)	128.6 9	13.04	0.000 1	0.0015	3	122.69
psi(p+t),p(e+h)	128.8 1	13.16	0.000 1	0.0014	4	120.81
psi(p+e),p(h)	128.8 8	13.23	0.000 1	0.0013	3	122.88
psi(h+t),p(e+h)	129.0	13.37	0.000	0.0012	4	121.02

	2		1			
psi(e+t),p(t+h)	129.0 5	13.4	0.000 1	0.0012	4	121.05
psi(h+t),p(t+h)	129.0 5	13.4	0.000 1	0.0012	4	121.05
psi(p+t),p(p+t)	129.1 1	13.46	0.000 1	0.0012	4	121.11
psi(h+t),p(p+t)	129.1 1	13.46	0.000 1	0.0012	4	121.11
psi(p+h+t),p(t)	129.5 1	13.86	0.000 1	0.001	4	121.51
psi(p+t+e),p(e+h)	130.2 1	14.56	0.000 1	0.0007	5	120.21
psi(p+t+e),p(h)	130.4 9	14.84	0	0.0006	4	122.49
psi(p+h+t),p(t+h)	131.0 5	15.4	0	0.0005	5	121.05
psi(p+t+e),p(t+h)	131.0 5	15.4	0	0.0005	5	121.05
psi(t+e+h),p(t+h)	131.0 5	15.4	0	0.0005	5	121.05
psi(p+h+t),p(p+T)	131.1 1	15.46	0	0.0004	5	121.11
psi(p+t+e),p(p+h+t)	131.3 9	15.74	0	0.0004	6	119.39
psi(p+e+t+h),p(t+h)	133.0 5	17.4	0	0.0002	6	121.05
psi(p+h+t),p(p)	137.4 1	21.76	0	0	4	129.41
psi(e+h),p(p)	138.5 6	22.91	0	0	3	132.56
psi(t+e+h),p(p)	138.8 1	23.16	0	0	4	130.81
psi(p+e+t+h),p(p)	139.3 7	23.72	0	0	5	129.37
psi(p+e+h),p(p)	140.1 9	24.54	0	0	4	132.19
psi(p),p(p)	140.4 7	24.82	0	0	2	136.47
psi(p+t),p(p)	142.0 2	26.37	0	0	3	136.02

psi(p+e),p(p)	142.2 8	26.63	0	0	3	136.28
psi(p+h),p(P)	142.4 6	26.81	0	0	3	136.46
psi(e),p(p)	143.0 2	27.37	0	0	2	139.02
psi(p+t+e),p(p)	143.4 4	27.79	0	0	4	135.44
psi(h),p(p)	143.4 5	27.8	0	0	2	139.45
psi(t),p(p)	143.5 9	27.94	0	0	2	139.59
psi(.),p(p)	143.6	27.95	0	0	2	139.6
psi(e+t),p(p)	143.6 6	28.01	0	0	3	137.66
psi(h+t),p(p)	145	29.35	0	0	3	139
psi(.),p(tiempo)	148.0 9	32.44	0	0	32	84.09
psi(h),p(e)	155.2 7	39.62	0	0	2	151.27
psi(e+h),p(e)	155.6 9	40.04	0	0	3	149.69
psi(t+e+h),p(e)	155.9 2	40.27	0	0	4	147.92
psi(p),p(e)	156.0 7	40.42	0	0	2	152.07
psi(t),p(e)	156.0 8	40.43	0	0	2	152.08
psi(.),p(e)	156.3 7	40.72	0	0	2	152.37
psi(p+h+t),p(e)	156.5 1	40.86	0	0	4	148.51
psi(e),p(e)	156.6	40.95	0	0	2	152.6
psi(h+t),p(e)	156.8 3	41.18	0	0	3	150.83
psi(p+h),p(e)	157.1 5	41.5	0	0	3	151.15
psi(p+e+h),p(e)	157.4 2	41.77	0	0	4	149.42
psi(p+e+t+h),p(e)	157.4 7	41.82	0	0	5	147.47

$\text{psi}(p+e),p(e)$	157.8 9	42.24	0	0	3	151.89
$\text{psi}(p+t),p(e)$	157.9 4	42.29	0	0	3	151.94
$\text{psi}(e+t),p(e)$	158.0 6	42.41	0	0	3	152.06
$\text{psi}(p+t+e),p(e)$	159.8 9	44.24	0	0	4	151.89

Dirección General de Bibliotecas UAQ