



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la
diversidad de mamíferos terrestres en la Selva
Lacandona, Chiapas: Una aproximación
paisajística

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

Adriana Garmendia Corona

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Víctor Arroyo Rodríguez

[Centro de Investigaciones en Ecosistemas](#)

COMITÉ TUTOR:

Dr. J. Alejandro Estrada Medina

[Instituto de Biología](#)

Dr. Eduardo J. Naranjo Piñera

[El Colegio de la Frontera Sur](#)

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2012

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por haberme permitido seguir creciendo como profesional.

A CONACyT por haberme brindado mi beca, sin la cuál no habría podido culminar mis estudios de maestría.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, DGAPA, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM (proyecto IA-203111) y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, por haber financiado este proyecto.

Al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, mi director de tesis, por todo el apoyo, críticas, discusiones, reflexiones y risas que sin duda han hecho que esta travesía por la selva sea inolvidable y me ha hecho crecer como persona y profesional.

Al comité tutorial, Dr. Alejandro Estrada y Dr. Eduardo Naranjo por todas las críticas y sugerencias que ayudaron a mejorar este manuscrito.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

ÍNDICE

Resumen.....	I
Abstract.....	II
1. Introducción.....	1
1.1. Paisajes modificados por el hombre y los bosques tropicales	
1.2. Los mamíferos terrestres en paisajes modificados	
1.3. Situación de los mamíferos terrestres en la Selva Lacandona	
2. Objetivos.....	6
3. Hipótesis y predicciones.....	7
4. Métodos.....	8
4.1. 4.1 Área de estudio	
4.2. Métricas del parche y paisaje	
4.3. 4.3 Muestreo de mamíferos	
4.4. Análisis de datos	
5. Resultados.....	16
5.1. Métricas del parche y paisaje que afectan el número de especies	
5.2. Métricas del parche y del paisaje que afectan la ocurrencia de cada una de las especies	
6. Discusión.....	20
6.1. Atributos a escala de parche que afectan los ensambles de mamíferos	
6.2. Atributos del paisaje que afectan los ensambles de mamíferos	
7. Limitaciones del estudio.....	25
8. Conclusiones preliminares.....	26
9. Literatura Citada.....	27
10. Anexo.....	41

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Atributos espaciales evaluados en la región de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, México para buffers de 100 y 500 ha. **10**

Cuadro 2. Especies de mamíferos medianos y grandes registrados con cámaras trampa, rastros, huellas, excretas y avistamientos directos en 28 sitios (24 parches y cuatro áreas control) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. **18**

Cuadro 3. Resultados de los modelos lineales generalizados efectuados para probar el efecto de las métricas del parche y del paisaje sobre los ensamblajes de mamíferos terrestres medianos y grandes de la selva Lacandona, Chiapas, México. **19**

Anexo A1. Coeficientes de correlación de Pearson y factores de inflación de la varianza (en paréntesis) entre las métricas del parche y del paisaje usadas para caracterizar la configuración espacial de los sitios de estudio. **41**

Anexo A2. Métricas del parche y paisaje que afectan la ocurrencia de diez mamíferos terrestres medianos y grandes en la Selva Lacandona, México. **42**

Figura 1. Localización del área de estudio en la Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la localización de los 24 paisajes fragmentados en la región de Marqués de Comillas y cuatro áreas control dentro de la Reserva de Biosfera Montes Azules, Chiapas. Se describe el patrón espacial de los paisajes (ver ejemplo en la esquina superior derecha), considerando dos buffers (i.e. círculos concéntricos) de 100 y 500 ha. **11**

RESUMEN

El cambio de uso de suelo es considerado actualmente una de las principales amenazas para el mantenimiento de la biodiversidad en ecosistemas terrestres. Sin embargo, identificar los factores principales que influyen en la distribución y abundancia de las especies en paisajes fragmentados ha sido difícil, particularmente porque la mayoría de los estudios únicamente evalúan el efecto de los atributos de los parches de hábitat (i.e. estudios a escala de parche), sin controlar el impacto de la estructura del paisaje a diferentes escalas espaciales. En este estudio se evaluaron los efectos de cinco métricas del paisaje (cobertura forestal, número de parches de bosque, densidad de borde, distancia de aislamiento promedio entre parches y permeabilidad de la matriz) y tres métricas del parche (tamaño, forma y aislamiento) sobre el número de especies de mamíferos terrestres medianos y grandes y la ocupación de parches por especies particulares en una región fragmentada de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Utilizando cámaras trampa, reconocimiento de rastros, huellas, excretas, así como por medio de avistamientos directos se muestrearon los ensamblajes de mamíferos en 28 sitios, 24 parches de bosque localizados en la región de Marqués de Comillas, y cuatro áreas control dentro del bosque continuo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. Las métricas del paisaje fueron evaluadas a dos escalas espaciales: dentro de un buffer de 100 ha y otro de 500 ha a partir del centro geográfico de cada sitio de estudio. Se registraron un total de 21 especies de mamíferos pertenecientes a 13 familias. El número de especies fue mayor en fragmentos más grandes e irregulares. Sin embargo, las métricas del paisaje fueron mejores predictores de la riqueza de especies: el número de especies incrementó con la permeabilidad de la matriz considerando el buffer de 100 ha, pero tendió a disminuir en paisajes con mayor grado de fragmentación considerando el buffer de 500 ha. Aunque las métricas del paisaje y del parche que predijeron la ocupación de cada especie en cada sitio fueron diferentes, en general, las métricas del paisaje resultaron ser mejores predictores de la ocupación del parche. Para conservar los ensamblajes de mamíferos en la región es necesario mantener parches de gran tamaño y prevenir el aislamiento entre estos creando corredores de vegetación e incrementando la cobertura forestal dentro de la matriz.

ABSTRACT

Land use change is considered a major threat to global biodiversity in terrestrial ecosystems. Identifying the main factors influencing the distribution and abundance of species in fragmented landscapes however, has been difficult, particularly because most studies are at the patch scale, and do not assess the impact of landscape structure at different spatial scales. We assessed the effects of five landscape-scale metrics (forest cover, degree of fragmentation, edge density, mean inter-patch isolation distance, and matrix permeability) and three patch-scale metrics (patch size, shape, and isolation) on the number of species and patch occupancy of mid- and large-sized Neotropical terrestrial mammals in the fragmented Lacandona rainforest, southeastern México. Using camera traps, track surveys and visual censuses, we sampled terrestrial mammal assemblages in 28 sites, 24 focal forest patches, and four control areas within a continuous forest. The landscape-scale metrics were measured at two different spatial scales: within a 100-ha buffer, and within a 500-ha buffer from the center of each sampling site. A total of 21 species from 13 families were recorded. The number of species increased with patch size and shape complexity at the patch scale. However, landscape attributes influencing mammal assemblages varied with spatial scale: the number of species increased with matrix permeability when considering 100-ha buffers, but tended to decrease in landscapes with higher degree of fragmentation when considering 500-ha buffers. The landscape- and patch-scale metrics that predicted the occurrence of each species within the sites were different, but in general, the landscape-scale metrics were better predictors of patch occupancy. To conserve mammal assemblages in the region it is necessary to maintain larger patches and prevent forest patches from being increasingly isolated from each other by creating vegetation corridors and increasing arboreal vegetation within the matrix.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Paisajes modificados por el hombre en regiones tropicales

Actualmente el acelerado y extensivo cambio de uso de suelo es considerado una de las principales causas de extinción en las especies (Hooper et al., 2005; de Chazal y Rounsevell, 2009; Gibson et al., 2011). Esto es particularmente evidente en los bosques tropicales, los cuales mantienen la mayor biodiversidad del mundo (Dirzo y Raven, 2003; Allaby, 2006), pero han sido los más deforestados y fragmentados a nivel global (Gibbs et al., 2010; FAO, 2011). Aunque las causas de deforestación y fragmentación de los bosques tropicales son conocidas (e.g. agricultura, ganadería, urbanización, extracción de madera, Gardner et al., 2010; Gibbs et al., 2010; FAO, 2011), las consecuencias de estos procesos sobre el mantenimiento de la biodiversidad aún no son bien comprendidos (Fahrig, 2003; Fahrig et al., 2011). Es por esto que los esfuerzos de conservación deben estar enfocados en identificar cuál es la configuración espacial del paisaje que puede maximizar la persistencia de las especies en estos paisajes fragmentados (Ellis and Ramankutty, 2008; Gardner et al., 2009; Chazdon et al., 2011).

Los paisajes tropicales modificados por las actividades humanas pueden ser muy heterogéneos (Ricketts, 2001; Fahrig, 2003; Wright, 2005; Noss et al., 2006). Esta heterogeneidad puede ser particularmente evidente en términos de composición, ya que la cantidad de tipos de cobertura (e.g. bosque nativo, bosque secundario, campos de cultivo, asentamientos humanos, cercas vivas) presente en estos paisajes puede ser muy variable. La heterogeneidad del paisaje también puede ser importante en términos de la configuración espacial de los diferentes tipos de coberturas (e.g. distinta cantidad de cobertura forestal,

número de parches de bosque, forma de los parches, distancia media entre parches). Sin embargo, a pesar de esta heterogeneidad paisajística, la mayoría de los estudios en paisajes fragmentados sólo evalúan el impacto del tamaño y el aislamiento de los parches (i.e. factores de “primer orden” en la teoría de biogeografía de islas y teoría metapoblacional; MacArthur y Wilson, 1967; Hanski, 1999).

En los últimos años, sin embargo, ha sido reconocido que las comunidades y/o poblaciones de seres vivos no sólo responden a los efectos en el tamaño y aislamiento de los parches, sino también al contexto espacial del paisaje, especialmente en matrices heterogéneas (e.g. Bender y Fahrig, 2005; Prugh et al., 2008; Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Pardini et al., 2010). Algunos atributos del paisaje como son el porcentaje de cobertura forestal remanente, el grado de fragmentación (i.e. número de parches de bosque), la permeabilidad de la matriz y la conectividad pueden limitar el movimiento de individuos entre parches y la disponibilidad de recursos, afectando directamente la persistencia de las especies en paisajes fragmentados (Dunning et al., 1992; Taylor et al., 1993; Laurance, 2008; Prugh et al., 2008; Fahrig et al., 2010; Watling et al., 2011). Por ejemplo, Castellón y Sieving (2006) demostraron que el ave *Scelorchilus rubecula* puede hacer uso tanto de corredores de bosque nativos como de matorrales presentes en el paisaje para dispersarse, resaltando así la importancia de la permeabilidad de la matriz para los movimientos de los animales en los paisajes fragmentados.

En este sentido, la distribución de las especies en un área dada es el resultado de procesos que operan tanto a escala local, como regional (Ricklefs, 1987; Wiens, 1989). A escala local (e.g. dentro de los parches de vegetación nativa), los procesos ecológicos que limitan la estructura del nicho, interacciones biológicas, disponibilidad de recursos y factores ambientales pueden jugar un rol importante. Sin embargo, a escala regional (e.g. dentro del paisaje o región), procesos relacionados con la dispersión, extinción y

colonización son más importantes (Ricklefs y Schuler, 1993) ya que estos están relacionados con las dinámicas metapoblacionales/metacomunidades, dinámicas fuente-sumidero, así como con la complementación y/o suplementación del paisaje (ver Dunning et al., 1992; Hanski, 1999). Es por esto que un enfoque paisajístico multi-escalar es necesario en estudios de fragmentación para poder tener un mejor entendimiento de cuáles son los factores principales que afectan los patrones de diversidad de especies en paisajes fragmentados (Mcgarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003).

1.2. Los mamíferos terrestres en paisajes modificados

Los mamíferos terrestres son fundamentales para preservar la integridad de los ecosistemas en bosques tropicales, ya que juegan un papel importante en diferentes procesos ecológicos, que incluyen la dispersión y depredación de semillas, la herbivoría y la depredación, entre otros (Dirzo y Miranda, 1990; Terborgh, 1992; Carroll et al., 2001; Stoner et al., 2007). Desafortunadamente, los mamíferos representan un grupo particularmente vulnerable a los cambios en el uso de suelo. Por ejemplo, Flynn et al. (2009) reportan que la diversidad funcional de este grupo decrece conforme el uso de suelo se vuelve más intensivo. Thornton et al. (2011a) encuentran que el 70% de todos los mamíferos terrestres medianos y grandes que estudiaron responden negativamente a la fragmentación *per se*. Finalmente, Lyra-Jorge et al. (2010) atribuyen que la presencia de carnívoros en paisajes rodeados por asentamientos urbanos y campos agrícolas se debe únicamente a la existencia de bastos parches de vegetación nativa.

Aunque diversos estudios han evaluado los cambios en los ensambles de mamíferos terrestres en paisajes tropicales fragmentados, la mayoría evalúa los efectos que tienen atributos del parche, como son su tamaño y aislamiento, sin controlar (ni evaluar) los

efectos del patrón espacial del paisaje (Chiarello, 1999; Cox et al., 2003; Laurance et al., 2008; Prugh et al., 2008; pero ver Thornton et al., 2011a). Así, el conocimiento general que existe acerca de la respuesta de los mamíferos terrestres a los cambios en la configuración espacial del paisaje en regiones tropicales es muy limitado.

1.3. Situación de los mamíferos terrestres en la Selva Lacandona

La Selva Lacandona ubicada en el estado de Chiapas, representa la segunda región de México con mayor número de mamíferos terrestres en México, después de la Selva Zoque (localizada en los estados de Oaxaca, Veracruz y Chiapas) (Medellín, 1994, Lira-Torres et al., 2012). Además, forma parte del Corredor Biológico Mesoamericano, representando así un área prioritaria para la conservación de la biodiversidad, tanto en México como en Mesoamérica (Arriaga et al., 2000; Myers et al., 2000; DeClerck et al., 2010). Dentro de esta región, en 1978 se creó la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA) con el fin de proteger la biodiversidad de la región. No obstante, la región adyacente al sur-este de la reserva, la región de Marqués de Comillas (RMC), fue colonizada hace aproximadamente 40 años y desde entonces ha sufrido una rápida pérdida y fragmentación de la selva original debido al cambio de uso de suelo (Mendoza y Dirzo, 1999; Mora, 2008). Actualmente, la región está dominada por paisajes heterogéneos compuestos por parches de selva de diferentes tamaños, embebida por una matriz de pastizales para ganadería, tierras de cultivo (e.g. maíz, palma aceitera, árboles de hule), caminos y asentamientos urbanos.

A pesar de que algunos estudios en la región han sugerido que los ensambles de mamíferos terrestres medianos y grandes están siendo amenazados por la cacería y el cambio de uso de suelo (Medellín, 1994; Medellín y Equihua, 1998; Tejeda-Cruz et al., 2009), ningún estudio hasta la fecha ha evaluado el efecto que el patrón espacial del paisaje

tiene sobre estos vertebrados. Hasta el momento, sólo Thornton et al. (2011a) han evaluado el impacto de algunas características del paisaje sobre los ensamblajes de mamíferos terrestres medianos y grandes en bosques tropicales fragmentados, pero este estudio se realizó en un bosque altamente estacional en Guatemala, y sólo evalúan los cambios en la ocurrencia de algunas especies sin controlar el efecto de la permeabilidad de la matriz (i.e. evaluar el impacto de la composición de la matriz en la distribución de especies). Bajo este contexto, la presente tesis evalúa la respuesta de los mamíferos terrestres medianos y grandes a los cambios en la configuración espacial de los parches de bosques, así como de los paisajes que los rodean.

2. OBJETIVOS

El objetivo principal de este estudio es evaluar el efecto de los atributos espaciales del parche y del paisaje sobre el número de especies de mamíferos terrestres medianos y grandes en paisajes fragmentados de la Selva Lacandona, Chiapas.

Objetivos particulares

1. Conocer los atributos espaciales del parche (e.g., tamaño, forma y aislamiento) y del paisaje (e.g., número de parches de bosque, cobertura forestal total, permeabilidad de la matriz, distancia de aislamiento promedio entre parches y densidad de borde) que afectan en mayor medida el número de especies de mamíferos.
2. Identificar los atributos espaciales del parche y del paisaje que afectan en mayor medida la distribución (presencia/ausencia) de cada especie en la región y probar si estos atributos difieren entre especies.

3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

- Como sugiere Fahrig (2003) para paisajes tropicales, se espera que la fragmentación tenga un impacto negativo sobre la diversidad de mamíferos terrestres de la región, y que el impacto de la fragmentación sea mayor que el impacto de la cobertura forestal remanente en el paisaje. Esto porque la fragmentación *per se* resulta en parches más pequeños y una mayor densidad de borde, y se ha demostrado que estos cambios espaciales pueden afectar negativamente la diversidad de especies en paisajes tropicales modificados (e.g. Laurance et al., 2002; Arroyo-Rodríguez y Días, 2009; Thornton et al., 2011a).
- Con base en la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967) y teoría metapoblacional (Hanski, 1999) se espera que: (1) a escala de paisaje, la diversidad de especies de mamíferos se relacione positivamente con la cobertura forestal y la conectividad; y (2) a escala de parche, la diversidad de especies se relacione positivamente con el tamaño del parche y negativamente con el aislamiento del parche.
- Debido a que matrices más permeables pueden incrementar la conectividad del paisaje y proveer recursos complementarios y/o suplementarios (Dunning et al. 1992), se espera que la permeabilidad de la matriz esté positivamente relacionada con el número de especies.
- Sin embargo, dado que existen diferencias entre especies en sus requerimientos de hábitat y capacidad de dispersión a través de la matriz, se espera que los atributos espaciales del paisaje que afectan la distribución (presencia/ausencia) de cada una de las especies en la región sean diferentes.

4. MÉTODOS

4.1. Área de estudio

La porción mexicana de la Selva Lacandona se localiza al noreste del estado de Chiapas (16°05'58'' N, 90°52'36'' E) y está delimitada por la frontera con Guatemala en el Sur y Este, y por los altos de Chiapas en el Norte y Oeste. El clima es cálido y húmedo con una precipitación promedio anual de 2,226 mm y una temperatura promedio mensual de 24 a 26 °C. La Selva Lacandona cubría originalmente 1,800,000 hectáreas de bosque tropical, de los cuales aproximadamente 30% aún se mantienen en la región (Bezaury-Creel y Gutiérrez Carbonell, 2009).

Este estudio se realizó en dos áreas separadas por el río Lacantún: la región de Marqués de Comillas alterada por actividades humanas (RMC, lado este del río; 203,999 ha) y la región de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA, lado oeste del río; 331,200 ha) (Fig. 1). Aunque existe una marcada variación altitudinal en ambos lados de la reserva (100-1,500 m s.n.m.), el estudio se restringió a tierras bajas (100-200 m s.n.m.) formadas por material aluvial acarreado en el pleistoceno medio (INE, 2000). El clima también tiende a ser similar en ambas zonas, evitando así posibles factores de confusión relacionados con el clima y la altitud.

Siguiendo un número creciente de estudios de fragmentación (ver por ejemplo, Bender y Fahrig, 2005; Umetsu y Pardini, 2007; Thornton et al. 2011a), la presente investigación se basa en la aproximación “parche-paisaje” (*sensu* McGarigal y Cushman, 2002), mediante la cual el muestreo se enfoca en los parches de hábitat, pero además de evaluar el efecto de los atributos espaciales del parche, se incluyen también atributos espaciales de los paisajes que rodean a estos parches. Este último conjunto de variables son

medidas dentro de áreas con radio fijo (buffers) alrededor de cada parche (que llamaremos “paisajes”, de aquí en adelante). De esta forma, estudios de esta naturaleza permiten evaluar si las especies son más sensibles a cambios espaciales en los parches o en el paisaje que los rodea (Mcgarigal y Cushman, 2002).

En particular, con el permiso de los respectivos dueños de la tierra, dentro de RMC se seleccionaron 24 parches de bosque primario separados al menos 2 km entre sí. Los parches variaron en tamaño entre 3 y 80 ha (Cuadro 1; Fig. 1). Debido a que la respuesta de las especies a las características del paisaje depende del tamaño del mismo (i.e., la “escala del efecto” es variable entre especies; ver Brennan et al., 2002; Jackson y Fahrig, 2012), una aproximación común en estudios de comunidades es realizar la caracterización espacial del paisaje a diferentes escalas (i.e. dentro de buffers con diferente radio; e.g. Brennan et al., 2002). Jackson y Fahrig (2012) demuestran que el radio del buffer debe ser entre 0.3 y 0.5 veces la distancia máxima de dispersión de la especie. Este radio representa el tamaño del paisaje al cual la respuesta de las especies a los cambios en la estructura espacial del paisaje es más evidente (i.e. el radio de influencia del paisaje sobre cada especie). Dado que la distancia máxima de dispersión de la mayoría de las especies de mamíferos terrestres de la región varía entre 1,000 y 4,000 m (Sutherland et al., 2000; Bowman et al., 2002; Thornton et al., 2011b), se consideraron dos buffers: un buffer de 100 ha (i.e. 564 m de radio) y otro de 500 ha (i.e. 1,261 m de radio). Con base en Jackson y Fahrig (2012), los paisajes de 100 ha deberían ser particularmente adecuados para evaluar la respuesta de las especies con distancias máximas de dispersión de entre 1,100 y 1,900 m, mientras que paisajes de 500 ha serán particularmente adecuados para evaluar la respuesta de las especies con distancias máximas de dispersión de entre 2,500 y 4,200 m (en ambos casos se muestran datos redondeados a centenas). Utilizando estos radios todos los paisajes se

mantuvieron al menos a 1,000 de distancia entre sí, aumentando así la independencia entre paisajes.

Para caracterizar la configuración espacial de los paisajes se utilizaron cinco imágenes satelitales SPOT recientes (marzo 2011) y el software de sistema de información geográfica GRASS (GRASS, 2001). Se utilizó una clasificación supervisada con el sistema de información geográfica SPRING (Camara et al., 1996) considerando seis coberturas de suelo: bosque primario, bosque secundario, cultivos arbóreos (i.e. plantaciones de palma y hule), cultivos arbustivos (i.e. plantaciones de maíz, frijol), pastizales y asentamientos humanos. En general, la precisión de la clasificación fue adecuada (77%). Adicionalmente, se seleccionaron cuatro áreas buffer (100 ha cada una) en la RBMA, cada uno de los cuales estaban separados por al menos 4 km entre ellos y ubicados a una distancia mínima de 1 km del borde con el río Lacantún para evitar posibles efectos de borde (Laurance et al., 2002). Estas áreas fueron consideradas como áreas control (i.e. 100% bosque primario) (Cuadro 1; Fig. 1).

Cuadro 1. Atributos espaciales evaluados en la región de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, México para buffers de 100 y 500 ha.

Atributos del paisaje	100-ha buffer		500-ha buffer	
	Media \pm SD	rango	Media \pm SD	rango
Cobertura forestal (%) ^a	51 \pm 29	2-100	47 \pm 27	3-100
Fragmentación ^b	3 \pm 2	1-8	4 \pm 2	1-8
Densidad de borde (m/ha)	73.0 \pm 28.0	14.0-122.0	48.6 \pm 31.8	9.5-198.2
DAPP (m) ^c	340 \pm 379	0-982	943 \pm 819	139-2558
Permeabilidad de la matriz ^d	62 \pm 23	10-100	63 \pm 20	38-100

^aBosque original (en porcentaje).

^bNúmero de parches de bosque original.

^cDistancia de aislamiento promedio entre parches: estimado como la distancia promedio entre el parche focal y todos los parches de bosque presentes en el paisaje.

^dEntre más alto el índice más alta la permeabilidad de matriz (i.e. con mayor proporción de bosque secundarios y cultivos arbóreos).

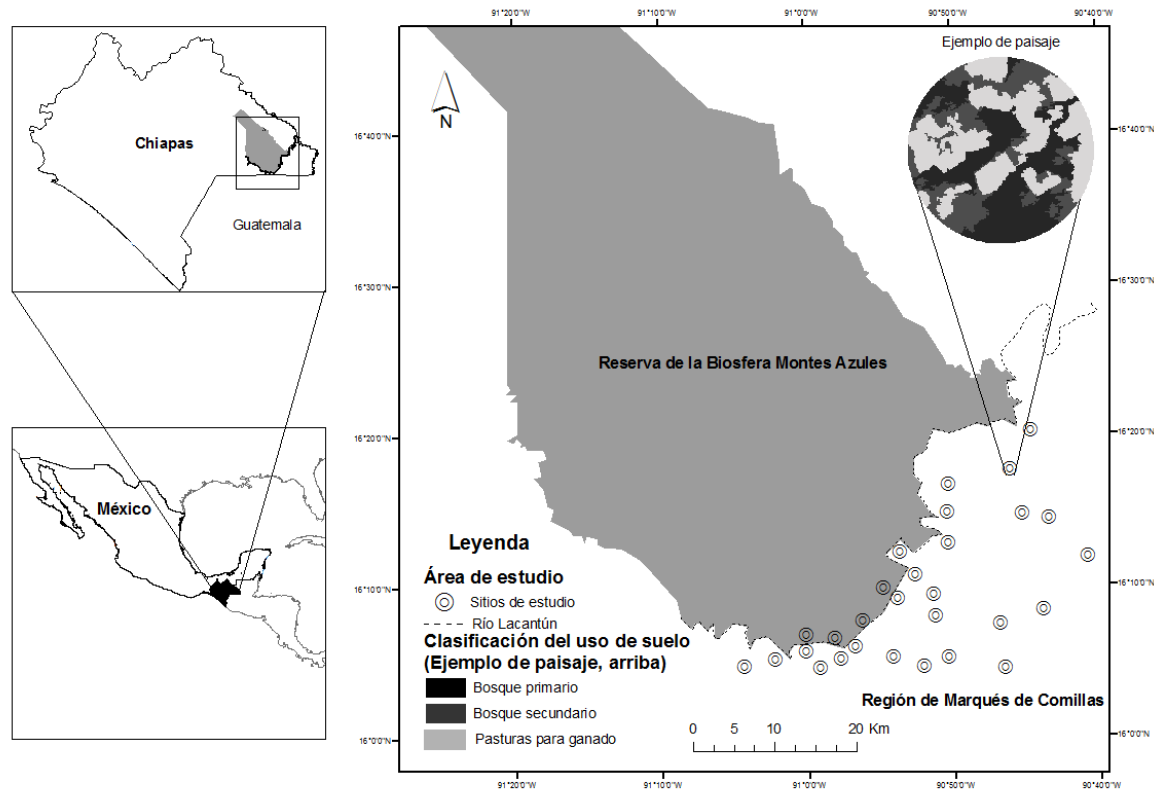


Figura 1. Localización del área de estudio en la Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la locación de los 24 paisajes fragmentados en la región de Marqués de Comillas y cuatro áreas control dentro de la Reserva de Biosfera Montes Azules, Chiapas. El patrón espacial de los paisajes fue descrito considerando dos buffers (i.e. círculos concéntricos) de 100 y 500 ha. En la parte superior derecha se muestra la composición y configuración espacial de uno de los paisajes.

4.2. Métricas del parche y paisaje

Se calculó el tamaño, aislamiento y forma de cada uno de los parches focales. El aislamiento fue estimado como la distancia mínima entre el parche focal y el parche más cercano dentro del paisaje. La forma del parche fue calculada usando el índice de forma propuesto por Forman y Godron (1986): $IF = P/\sqrt{A\pi}$, donde P y A son el perímetro del parche y el área medidos en metros, respectivamente. Entre más grande es el valor de IF ,

más grande es la complejidad de la forma (círculo perfecto, $IF = 1.0$). Dentro de cada paisaje (tanto de 100 ha como de 500 ha) se estimó el porcentaje de cobertura forestal, el grado de fragmentación (i.e. número de parches de bosque primario), densidad de borde (i.e. suma total del borde de cada uno de los parches de bosque primario en el paisaje, expresado en metros por hectárea), distancia de aislamiento promedio entre parches (i.e. distancia Euclidiana promedio entre el parche focal y todos los parches de bosque primario en el paisaje) y permeabilidad de la matriz. Para estimar la permeabilidad de la matriz, generamos un índice que relaciona el porcentaje de cada una de las cinco coberturas del suelo con respecto a su permeabilidad relativa. Debido a que la presencia de las especies disminuye a lo largo del gradiente de vegetación (revisado por Gardner et al., 2009), la permeabilidad relativa fue jerarquizada basada en la estructura de la vegetación de cada tipo de cobertura de suelo en una escala del uno al cinco: 1 (asentamientos humanos, baja permeabilidad), 2 (pastos para ganado), 3 (cultivos arbustivos), 4 (cultivos arbóreos) y 5 (bosques secundarios, máxima permeabilidad). Usando esta jerarquización, el índice de permeabilidad fue calculado de la siguiente manera: $IP = [(1 \times \% \text{ asentamientos humanos}) + (2 \times \% \text{ pastura para ganado}) + (3 \times \% \text{ cultivos arbustivos}) + (4 \times \% \text{ cultivos arbóreos}) + (5 \times \% \text{ bosques secundarios})]/5$.

4.3. Muestreo de mamíferos

De abril a agosto 2011 se realizaron foto-trampeos, recorridos en busca de rastros, huellas, excretas y conteos por avistamiento directo dentro de cada uno de los 28 sitios. Se usaron estos tres métodos de muestreo porque juntos proveen información complementaria (ver Silveira et al., 2003) que permite un estimado del número de las especies en cada sitio más rápido y acertado. Dentro de cada parche focal se activó una cámara trampa (Cuddeback

Capture®) en zonas con signos de uso por mamíferos. Cada cámara fue dejada en esa posición por 30 días con un lapso de tiempo de 30 segundos/fotografía. Cada 30 días entre mayo y julio se descargaron las fotografías y se revisó la memoria, batería y rendimiento de la cámara. Después de los 30 días se movió la posición de la cámara a una zona diferente (0.06 – 1.10 km), totalizando así tres muestreos por parche.

Paralelamente, dos personas simultáneamente muestrearon el parche entre las 6:00 a.m. y 4:00 p.m., caminando a una velocidad no mayor de 1 km/hr. Durante esos muestreos cualquier signo de presencia de mamíferos incluyendo huellas, excretas o contactos visuales fueron registrados. Con el fin de cubrir la mayor área posible dentro de cada parche, el largo de los recorridos fue proporcional al tamaño del parche (1 km para el parche más pequeño hasta ~7 km para el parche más grande). Las guías de campo Aranda (2000) y Reid (2009) fueron utilizadas para la identificación de las especies en los diferentes métodos de muestreo.

4.3. Análisis de datos

Con el fin de evaluar la exactitud del inventario de especies, primero se estimó el número de especies esperadas para cada uno de los parches usando dos estimadores no paramétricos de riqueza específica (Chao-1 y Chao-2) después de 100 aleatorizaciones usando el programa EstimateS (Colwell, 2006). Después, se calculó el porcentaje de especies registradas dentro del área de estudio (número de especies observadas/promedio del estimador $\times 100$).

Para identificar los atributos del parche y paisaje que tienen un efecto mayor sobre el número de especies, se utilizaron análisis de regresión múltiple con modelos lineales

generalizados (Crawley, 1993). Se fijó un error de tipo Poisson y una función liga tipo log como se sugiere para variables dependientes de tipo “conteo” (i.e. número de especies) y los resultados fueron corregidos por la sobre-dispersión de los datos, como es sugerido para este tipo de análisis (Crawley, 1993). Para evitar colinealidad entre las variables predictoras y los modelos multivariados, se revisó la relación entre todas las variables predictivas con correlaciones de Pearson y el factor de inflación de la varianza (Neter et al., 1990). Los factores de inflación de varianza (FIV) fueron calculados para cada predictor como el inverso del coeficiente de no determinación para la regresión de cada predictor contra todos los demás [$FIV = 1/(1-R^2)$]. Generalmente, un $FIV > 4$ indica “posible” colinealidad entre factores (Chatterjee et al., 2000), y un $FIV > 10$ indica “severa” colinealidad (Neter et al., 1990). Dado que los resultados indican que existe colinealidad entre algunas métricas del parche y del paisaje (Anexo A1), se realizaron tres análisis independientes: uno para evaluar el impacto de los atributos del parche (tamaño, forma y aislamiento), otro para las métricas del paisaje de 100 ha y otro para las métricas del paisaje de 500 ha. Debido a que el número de parches (i.e., fragmentación) estuvo altamente correlacionado con la distancia de aislamiento promedio entre parches, considerando ambos buffers (100 ha: $r = 0.89$, $p < 0.0001$; y 500 ha: $r = 0.93$, $p < 0.0001$), se excluyó el último factor de todas las regresiones múltiples. Así, cuando se evaluó el efecto de los atributos del paisaje se incluyeron la cobertura forestal (i.e. cantidad de hábitat), el grado de fragmentación, la densidad total de borde y la permeabilidad de la matriz como factores independientes. Esto nos permitió evaluar el impacto relativo de la fragmentación *per se* (i.e. la ruptura del hábitat independientemente de la pérdida del hábitat; sensu Fahrig, 2003). En todos los análisis se incluyó el esfuerzo de muestreo (i.e. número de kilómetros recorridos dentro de cada sitio) como covariable para controlar posibles sesgos relacionados con un muestro proporcional al tamaño del parche (ver Schoereder et al., 2004). En cada análisis se usó el Criterio de

Información Akaike para seleccionar el modelo más parsimonioso, es decir, la combinación de variables independientes que mejor explican el número de especies (Burnham y Anderson, 2002; Motulsky y Christopoulos, 2003).

Estos análisis estadísticos fueron utilizados también para identificar los principales atributos del parche y del paisaje que tenían una mayor influencia sobre la probabilidad de ocurrencia de cada una de las especies registradas; sin embargo, en este caso se usaron análisis logísticos de regresión múltiple, fijando un error de tipo binomial (para variables de respuesta binaria) y una función liga tipo logit, corrigiendo también la sobre dispersión de los datos (Crawley, 1993). Para prevenir resultados espurios causados por la baja densidad poblacional y así minimizar el riesgo de cometer un error estadístico tipo II, se excluyeron a las especies que se encontraron en menos del 10% de los parches.

5. RESULTADOS

Se registraron un total de 21 especies de mamíferos pertenecientes a 13 familias (Cuadro 2). Nueve especies (43%) se encontraron en ambos bosques: fragmentado y continuo, dos especies (10%) fueron registrados sólo dentro del bosque continuo y 10 especies (48%) fueron exclusivos del bosque fragmentado (Cuadro 2). La mayoría de las especies (18 especies, 86%) fueron registradas en 2,520 cámara trampas/noche, 16 especies (76%) fueron registradas durante 224 km de recorridos y sólo seis especies (29%) fueron registradas a través de avistamientos (Cuadro 2). Las especies con mayor número de registros por cámara fue el tepezcuintle (*Cuniculus paca*, 59 fotografías), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*, 27) y el armadillo de nueve bandas (*Dasybus novemcinctus*, 20). En total, estas tres especies representaron el 60% de todos los registros de las cámaras trampa. Basados en los estimadores no paramétricos Chao 1 y Chao 2, el promedio (\pm SD) acumulado del número de especies esperadas para los sitios fue de 20.6 ± 2.5 especies y 21.4 ± 2.6 especies, respectivamente. Por tanto, el inventario de mamíferos medianos y grandes fue acertado, con casi el 100% de las especies registradas en los sitios.

5.1. Métricas del parche y del paisaje que afectan el número de especies

En general, el porcentaje de cada tipo de cobertura de suelo dentro de cada paisaje difirió entre los paisajes de 100 y 500 ha, y fue altamente variable dentro de cada escala espacial (Cuadro 1). Esta variabilidad resultó en diferentes respuestas de los ensambles de mamíferos a los cambios en el patrón espacial del paisaje (Cuadro 3). A escala de parche, el número de especies incrementó con el tamaño del parche ($\chi^2 = 7.91$, d.f. = 1, $p = 0.004$) y

con la complejidad de la forma ($\chi^2 = 7.79$, d.f. = 1, $p = 0.005$). Cuando se consideraron los paisajes de 100 ha, el número de especies aumentó con la permeabilidad de la matriz ($\chi^2 = 6.19$, d.f. = 1, $p = 0.01$). Finalmente, considerando paisajes de 500 ha, el número de especies disminuyó en paisajes con mayor fragmentación, pero esta relación fue marginalmente significativa ($\chi^2 = 3.6$, d.f. = 1, $p = 0.05$; Cuadro 3).

5.2. Métricas del parche y del paisaje que afectan la ocurrencia de cada una de las especies

Las especies registradas en al menos el 10% de los sitios (10 de 21 especies) mostraron una respuesta diferente a los cambios espaciales en el parche y en el paisaje (Anexo A2, en anexo). Únicamente en seis de estas 10 especies la ocupación del parche estuvo significativamente relacionada con al menos una de las métricas espaciales: el armadillo de cola desnuda (*Cabassous centralis*), el armadillo de nueve bandas (*D. novemcinctus*), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el pecarí de collar (*P. tajacu*), el mapache (*Procyon lotor*) y el tapir (*Tapirus bairdii*). En general, estas especies fueron afectadas principalmente por métricas del paisaje, particularmente cuando se consideraron buffers de 500 ha (Anexo A2). El tapir fue la única especie afectada tanto por métricas del parche, como del paisaje. En particular, parches con una forma más irregular tuvieron más probabilidad de estar ocupados por el tapir ($\chi^2 = 4.48$, d.f. = 1, $p = 0.034$). Sin embargo, a escala de paisaje (buffers de 500 ha), la probabilidad de ocurrencia de esta especie aumentó en parches rodeados de una mayor cantidad de hábitat ($\chi^2 = 5.86$, d.f. = 1, $p = 0.015$). De hecho, a esta misma escala (500 ha) esta variable (cantidad de hábitat) se relacionó positivamente con la probabilidad de ocurrencia de *P. lotor*, pero negativamente con la

ocurrencia de *O. virginianus* y *P. tajacu*, indicando que estas dos últimas especies ocupan más frecuentemente fragmentos rodeados por poca cobertura forestal (i.e. con una mayor proporción de zonas abiertas). La fragmentación (i.e. número de fragmentos) sólo tuvo efectos negativos sobre el ocelote (*Leopardus pardalis*) ($\chi^2 = 3.83$, d.f. = 1, $p = 0.05$), pero únicamente considerando el paisaje de mayor tamaño (500 ha) (Anexo A2).

Cuadro 2. Especies de mamíferos medianos y grandes registrados foto-trampeo, rastros (huellas, excretas) y avistamientos directos en 28 sitios (24 parches y cuatro áreas control) en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Familia	Especie	Sitio ^a	Rastros	Avistamientos	Fotografía
Didelphidae	<i>Philander opossum</i>	BF			X
Dasypodidae	<i>Cabassous centralis</i>	BF	X		X
	<i>Dasypus novemcinctus</i>	Ambos	X	X	X
Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i>	BF	X		X
Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Ambos	X		X
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	BF			X
Canidae	<i>Urocyon</i>	BF	X	X	
	<i>cinereoargenteus</i>				
Felidae	<i>Herpailurus</i>	BF	X		
	<i>yagouarundi</i>				
	<i>Leopardus pardalis</i>	Ambos	X		X
	<i>Leopardus wiedii</i>	BF	X		X
	<i>Panthera onca</i>	BC	X		X
	<i>Puma concolor</i>	Ambos			X
Mephitidae	<i>Conepatus semistriatus</i>	BF			X
Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	BF		X	X
Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	Ambos	X	X	X
	<i>Procyon lotor</i>	BF	X		X
Cervidae	<i>Mazama americana</i>	Ambos	X	X	X
	<i>Odocoileus virginianus</i>	Ambos	X		X
Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Ambos	X	X	X
	<i>Tayassu pecari</i>	BC	X		
Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	Ambos	X		X

^a BC = especies registradas en las áreas control (bosque continuo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules); BF = especies registradas en los paisajes de bosques fragmentados (región de Marqués de Comillas).

Cuadro 3. Resultados de los modelos lineales generalizados efectuados para probar el efecto de las métricas del parche y del paisaje sobre los ensambles de mamíferos terrestres medianos y grandes de la selva Lacandona, Chiapas, México. ^a

Escala espacial	Factor	Estimado	χ^2	<i>p</i>
Parche	Tamaño	0.001	6.33	0.01
	Forma	0.067	6.23	0.01
Paisajes 100-ha	Permeabilidad de la matriz	0.009	4.87	0.02
	Densidad de borde	0.000	0.25	0.61
Paisajes 500-ha	Fragmentación	-0.062	3.02	0.08

^a Se evaluaron independientemente los efectos de tres métricas del parche (tamaño, forma y aislamiento) y cinco métricas del paisaje (cobertura forestal total, fragmentación, densidad de borde, distancia de aislamiento promedio entre parches y permeabilidad de la matriz). En este último caso se consideraron dos escalas espaciales diferentes: buffers de 100 ha y de 500 ha. Sólo se incluyó el modelo mínimo adecuado, i.e. la combinación de variables independientes que, basadas en el Criterio de Información Akaike, explicaron mejor el número de especies en cada escala espacial.

6. DISCUSIÓN

En conjunto, estos resultados demuestran que la distribución de los ensambles de mamíferos terrestres medianos y grandes en la Selva Lacandona, México puede estar impactada por procesos que operan tanto a escalas locales (parche) como paisajística.

6.1. Atributos a escala de parche que afectan los ensambles de mamíferos

A escala local, el tamaño y la forma de los parches parecen ser los factores principales que influyen positivamente en el número de especies dentro de los sitios. La importancia del tamaño de parche no es sorprendente, ya que es consistente con la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), así como con varios estudios que demuestran que el tamaño del parche es el factor que mejor explica la ocupación de parches por varias especies de mamíferos (Michalski y Peres, 2005; Arroyo-Rodríguez et al., 2008). Parches más grandes pueden mantener poblaciones más grandes (e.g. Estrada y Coates-Estrada, 1996; Verbeylen et al., 2003) y, por lo tanto, la probabilidad de extinción que resulta de la estocasticidad demográfica y ambiental puede ser menor (Hanski, 1999; Fischer y Lindenmayer, 2007). El mantenimiento de un número mayor de especies en parches grandes también puede ser favorecido por una mayor heterogeneidad en el hábitat y una mayor disponibilidad de recursos en estos remanentes de bosques (Zuidema et al., 1996; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Báldi, 2008; Zanette et al., 2010), así como por la menor presión de cacería (e.g. Peres, 2001) y menor degradación del bosque debido a presiones de tala selectiva menores (Chapman y Peres, 2001; Bawa, 2008).

La forma del parche fue el segundo factor más importante para los ensamblajes de mamíferos. Aunque este factor ha recibido menos atención en la literatura científica, algunos estudios han argumentado que puede tener efectos tanto positivos como negativos sobre la biodiversidad (revisado por Ewers y Didham, 2006). Los efectos negativos están relacionados con el incremento de la relación perímetro/área y el impacto negativo potencial que este proceso puede tener sobre numerosos procesos bióticos y abióticos cerca de los bordes del bosque (comúnmente llamados “efectos de borde”; Murcia, 1995; Laurance et al., 2002). Sin embargo, en parches grandes con alta proporción de áreas interiores relativamente inalteradas, los efectos negativos de la forma del parche pueden ser menores comparados con los efectos positivos. Por ejemplo, tanto la heterogeneidad del hábitat como la productividad primaria asociada a los bordes de los parches pueden resultar en un incremento de la disponibilidad de los recursos para muchas especies (Martínez-Morales, 2005). Además, parches con formas más irregulares pueden tener mayor probabilidad de ser ocupados azarosamente por los individuos que se encuentren dispersándose en el paisaje, incrementando así la tasa de colonización dentro de los parches (Collinge y Palmer, 2002; Ewers y Didham, 2006). Finalmente, la irregularidad de la forma en la región está en general asociada a la presencia/abundancia de ríos y arroyos, ya que la población local mantiene deliberadamente vegetación riparia. Así, es más probable que los fragmentos más irregulares contengan una mayor cantidad de ríos y arroyos. Por esta razón, este tipo de parches puede atraer un número mayor de especies de mamíferos. En general, estos procesos pueden explicar la relación positiva entre la forma del parche y el número de especies presentes dentro de los mismos.

6.2. Atributos del paisaje que afectan los ensamblajes de mamíferos

Considerando los paisajes más pequeños (100 ha), el número de especies fue mayor en paisajes con matrices más permeables. Este resultado denota la importancia de incluir este factor en evaluaciones de biodiversidad (Fahrig et al., 2011), debido a que puede impactar directamente la capacidad de los individuos de moverse entre parches, y afectar dinámicas ecológicas fundamentales para el mantenimiento de la biodiversidad en paisajes fragmentados (e.g. suplementación y complementación del paisaje; Antongiovanni y Metzger, 2005; Asensio et al., 2011; Dunning et al., 1992). La suplementación y complementación del paisaje se refieren a la habilidad de algunos animales para persistir en parches aparentemente inapropiados siempre y cuando sean capaces de usar recursos suplementarios o complementarios localizados fuera de su(s) parche(s) de residencia (Dunning et al., 1992). En este sentido, el número de especies de mamíferos terrestres medianos y grandes puede ser mayor en paisajes con matrices más permeables (i.e. debido a una mayor disponibilidad de recursos en matrices con mayor proporción de cultivos arbóreos y bosques secundarios). El presente estudio, y otros (Daily et al., 2003; Asensio et al., 2011; Estrada et al., 2012), demuestran la importancia de la configuración de la matriz para el mantenimiento de las especies dentro de parches pequeños. De hecho, este estudio demuestra que la permeabilidad de la matriz es particularmente relevante para el venado cola blanca, el pecarí de collar y el tapir, un resultado que es consistente con Tejeda-Cruz et al. (2009) y Parry et al. (2007), quienes sugieren la preferencia de estas tres especies por bosques secundarios para forrajear.

Al aumentar la escala espacial y considerar la estructura de los paisajes de 500 ha, se encontró que entre mayor fue el grado de fragmentación en el paisaje, el número de especies dentro de los parches tendió a ser menor. Thornton et al. (2011a) también encontraron que varias especies de mamíferos terrestres en un bosque tropical de Guatemala son afectados negativamente por la fragmentación. Debido a que la

fragmentación *per se* incrementa la cantidad total de borde y reduce el tamaño de los parches, Fahrig (2003) argumenta que la fragmentación *per se* puede tener un efecto negativo particularmente importante en los bosques tropicales. En nuestro estudio, la fragmentación estuvo fuertemente correlacionada con la distancia de aislamiento promedio entre parches, y por lo tanto, la relación negativa entre la fragmentación y el número de especies puede además estar relacionada con la pérdida de conectividad en el paisaje. La baja conectividad limita el movimiento de especies entre los parches, y por ende, la tasa de colonización será menor. Si la dispersión de los animales es interrumpida, algunas dinámicas ecológicas a escala del paisaje que son vitales para el mantenimiento de las especies en paisajes fragmentados pueden ser también interrumpidas (e.g. dinámicas metapoblacionales, efectos rescate y dinámicas de fuente-sumidero; Dunning et al., 1992; Taylor et al., 1993; Leibold et al., 2004). En este contexto, Naranjo y Bodmer (2007) atribuyen el mantenimiento de los ungulados en la Selva Lacandona a una dinámica fuente-sumidero entre la RBMA (fuente) y las áreas de alrededor (sumideros); un proceso que podría estar ocurriendo con otras especies de vertebrados en la región.

A pesar de que el porcentaje de cobertura forestal en el paisaje no estuvo relacionada con la riqueza de especies, a nivel específico, se encontró que, al igual de Thornton et al. (2011a), este factor puede tener efectos tanto positivos como negativos sobre la probabilidad de ocupación de parches. Por ejemplo, dos especies de ungulados en este estudio (pecarí de collar y venado cola blanca) respondieron negativamente al aumento de cobertura forestal en el paisaje; un patrón potencialmente relacionado con su preferencia por campos de cultivos, donde pueden encontrar muchos recursos alimenticios (Keuroghlian y Eaton, 2008; Tejeda-Cruz et al., 2009). En cambio, la ocurrencia del mapache y el tapir estuvo positivamente relacionada con la cobertura forestal, sugiriendo que ambas especies son particularmente vulnerables a la pérdida de hábitat. Es bien sabido

que especies con gran ámbito hogareño, como es el caso del tapir, son particularmente vulnerables a la pérdida de hábitat (Daily et al., 2003; Naranjo, 2009). Aunque algunos estudios reportan que el mapache es una especie capaz de habitar en hábitats degradados por la urbanización (Prange et al., 2004), este estudio demuestra que a escala de paisaje puede verse negativamente influenciado por la pérdida de hábitat. Esto puede deberse a su estilo de vida (parcialmente arbóreo) y su dependencia por cuerpos de agua (Lotze et al., 1979; Gallina et al., 1996), los cuales son escasos (o ausentes) dentro de la matriz.

7. LIMITACIONES DEL ESTUDIO

En este estudio se pudieron identificar las métricas del parche y del paisaje que tienen un mayor impacto sobre la comunidad de mamíferos terrestres en la Selva Lacandona. Sin embargo, es importante señalar algunas limitaciones del trabajo para proporcionar algunas recomendaciones para estudios futuros. Primero, este estudio sólo realizó muestreos durante el 2011. Dado que el cambio de uso de suelo en la región es un proceso reciente (40 años), es posible que existan deudas de extinción (i.e. algunas especies ya pueden estar encaminadas a la extinción por tener tamaños poblacionales pequeños) (Tilman et al., 1994; Ewers y Didham, 2006; Metzger et al., 2009). Por tanto, es necesario llevar a cabo un monitoreo a largo plazo de las poblaciones para detectar este tipo de procesos.

En segundo lugar, este estudio no analizó el efecto de la cacería sobre las poblaciones de mamíferos. Este factor puede tener un efecto significativo sobre las comunidades de vertebrados (principalmente mamíferos) (Hill et al., 1997; Escamilla et al., 2000; Peres, 2000; Michalsky y Peres, 2005). Por tanto, estudios futuros deben considerar incluir este factor como covariable en los modelos estadísticos para controlar su efecto sobre las comunidades de mamíferos.

Finalmente, aunque este estudio evaluó el efecto de las características del paisaje sobre la comunidad de mamíferos terrestres presente dentro de los parches, no se muestrearon los mamíferos presentes en diferentes tipos de cobertura (e.g. en bosques secundarios, campos agrícolas, asentamientos humanos, etc.). Estudios futuros deben muestrear los mamíferos en diferentes tipos de coberturas para tener un mejor entendimiento de la importancia de la composición del paisaje sobre los mamíferos de la región (Antongiovanni y Metzger, 2005; Umetsu y Pardini, 2007; Watling et al., 2011).

8. CONCLUSIONES PRELIMINARES

Debido a las limitaciones señaladas arriba, las conclusiones del presente estudio deben considerarse preliminares. En general, los resultados obtenidos permiten sugerir que:

1. La respuesta de los ensambles de mamíferos terrestres medianos y grandes a cambios en el uso de suelo en la Selva Lacandona puede ser dependiente de la escala espacial de análisis, resaltando así la importancia de estudios multi-escala.
2. La reducción en el tamaño del parche y el incremento de áreas deforestadas pueden limitar el número de especies dentro de los parches.
3. A una escala mayor, el aumento en el grado de fragmentación del bosque y la pérdida de conectividad pueden limitar el número de especies dentro de los parches.
4. El mantenimiento de parches con gran tamaño y de formas complejas puede ser una estrategia de manejo fundamental para incrementar la conectividad paisajística, favoreciendo así el movimiento de las especies entre los parches.
5. Estudios futuros deben monitorear las tendencias poblacionales de las especies a largo plazo para tener un mejor entendimiento del impacto del cambio de uso de suelo sobre estas especies.

LITERATURA CITADA

- Allaby, M., 2006. Tropical forests. Chelsea House, Nueva York.
- Andr n, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71, 355–366.
- Antongiovanni, M., Metzger, J., 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biol. Conserv.* 122, 441–451.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mam feros medianos y grandes de M xico. Instituto de Ecolog a A.C.-CONABIO, M xico.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Mart nez, E., G mez, L., Loa, E. 2000. Lacandona. En: Regiones Terrestres Prioritarias de M xico. CONABIO. M xico, pp. 537–540.
- Arroyo-Rodr guez, V., Dias, P.A.D., 2009. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *Am. J. Primatol.* 71, 1–16.
- Arroyo-Rodr guez, V., Mandujano, S., 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *Int. J. Primatol.* 27, 1079–1096
- Arroyo-Rodr guez, V., Mandujano, S., Ben tez-Malvido, J., 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in fragmented landscapes at Los Tuxtlas, M xico. *Am. J. Primatol.* 70, 69–77.

- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conserv. Biol.* 23, 729–739.
- Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J., Cristóbal-Azkarate, J., 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica* 41, 768–773.
- Báldi, A., 2008. Habitat heterogeneity overrides the species–area relationship. *J. Biogeogr.* 35, 675–681.
- Bawa, K.S., Seidler R., 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conserv. Biol.* 12, 46–55.
- Bender, D.J., Fahrig, L., 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86, 1023–1033.
- Bezaury-Creel, J., Guitiérrez Carbonell, D., 2009. Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México. En: *Capital Natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México, pp. 385–431.
- Bowman, J., Jaeger, J., Fahrig, L., 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83, 2049–2055.
- Brennan, J.M., Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L. 2002. Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales. En: Liu, J., Taylor, W.W., (Eds.) *Integrating landscape ecology into natural resource management*. Cambridge University Press. UK, pp. 68–92.

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretical approach. Springer, Nueva York.
- Camara, G., Souza, R.C.M., Freitas, U.M., Garrido, J., 1996. Spring: integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modelling. *Computers & Graphics* 20, 395–403.
- Cardillo, M., Bromham, L., 2001. Body size and risk of extinction in Australian mammals. *Conserv. Biol.* 15, 1435–1440.
- Carroll, C., Noss, R.F., Paquet, P.C., 2001. Carnivores as focal species for conservation planning in the Rocky Mountain Region. *Ecol. Appl.* 11, 961–980.
- Castellón, T.D., Sieving, K.E. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conserv. Biol.* 20, 135–145.
- Chapman, C.A., Peres, C.A., 2001. Primate conservation in the new millennium: The role of scientists. *Evol. Anthr.* 10, 16–33.
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., Price, B., 2000. Regression analysis by example. Wiley, Nueva York.
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, Michiel., Philpott, S.M., 2011. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41, 142–153.
- Chiarello, A.G., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol. Conserv.* 89, 71–82.

- Chisholm, R.A., Taylor, R., 2010. Body size and extinction risk in Australian mammals: An information-theoretic approach. *Austral Ecol.* 35, 616–623.
- Colwell, R.K., 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Disponible en: www.purl.oclc.org/estimates.
- Cox, M.P., Dickman, C.R., Hunter, J., 2003. Effects of rainforest fragmentation on non-flying mammals of the Eastern Dorrigo Plateau, Australia. *Biol. Conserv.* 115, 175–189.
- Crawley, M., 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Crooks, K.R., Burdett, C.L., Theobald, D.M., Rondinini, C., Boitani, L., 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366, 2642–2651.
- Daily, G.C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G., Sánchez-Azofeifa, A., 2003. Countryside biogeography of Neotropical mammals: Conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conserv. Biol.* 17, 1814–1826.
- DeClerck, F.A.J., Chazdon, R., Holl, K.D., Milder, J.C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., Ramos, Z., 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biol. Conserv.* 143, 2301–2313.
- de Chazal, J., Rounsevell, M., 2009. Land-use and climate change within assessments of biodiversity change: A review. *Global Environ. Change* 19, 306–315.
- Dirzo, R., Miranda, A., 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest to structure, function, and diversity-A sequel to John Terborgh. *Conserv. Biol.* 4, 444–447.

- Dirzo, R., Garcia, M.C., 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conserv. Biol.* 6, 84-90.
- Dirzo, R. 1994. *Diversidad de la flora mexicana*. Agrupación Sierra Madre, México.
- Dirzo, R., Raven, P.H., 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Env. Resour.* 28, 137–167.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Ellis, E.C., Ramankutty, N., 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Front. Ecol. Environ.* 6, 439–447.
- Escamilla, A. SanVicente, M., Sosa, M., Galindo-Leal, C., 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conserv. Biol.* 14, 1592-1601.
- Estrada, A., Raboy, B.E., Oliveira, L.C., 2012. Agroecosystems and primate conservation in the tropics: A review. *Am. J. Primatol.* 16, 1–16.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81, 117–142.
- Ethier, K., Fahrig, L., 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecol.* 26, 865–876.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515.

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101-112.
- FAO, 2011. State of the world's forests 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* 12, 22–33.
- Forero-Medina, G., Vinícius Vieira, M., Viveiros Grelle, C.E. de, Almeida, P.J., 2009. Body size and extinction risk in Brazilian carnivores. *Biota Neotropica* 9, 45–49.
- Forman, R. T. T., Godron, M., 1986. Landscape ecology. John Wiley & Sons, Nueva York, Nueva York.
- Gallina, S., Mandujando, S., González-Romero, A., 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of Central Veracruz, Mexico. *Agroforest. Syst.* 33, 13-27.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561–582.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Sodhi, N.S., Peres, C.A., 2010. A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biol. Conserv.* 143, 2293–2300.

- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Procc. Natl. Aca. Sci. USA* 107, 16732-16737.
- Gibson, L., Ming Lee, T., Pin Koh, L., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Sodhi, N.S., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378–381.
- GRASS Development Team. 2011. Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Nueva York.
- Hill, K., Padwe, J., Bejyvagi, C., Bepurangi, A., Jakugi, F., Tykuarangi, R., Tykuarangi, T., 1997. Impact of hunting on large vertebrates in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conserv. Biol.* 11, 1339-1353.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35.
- INE., 2000.. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. SEMARNAP. México
- IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Descargada el 02 Abril 2012.
- Jackson, H.B., Fahrig, F. 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecol.* 27, 929-941.

- Keuroghlian, A., Eaton, D.P., 2008. Importance of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use by *Tayassu pecari*, a wide-ranging frugivore. *J. Zool.* 275, 283–293.
- Laurance, W.F., Laurance, S.G., Hilbert, D.W., 2008. Long-term dynamics of a fragmented rainforest mammal assemblage. *Conserv. Biol.* 22, 1154–1164.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv. Biol.* 3, 605–618.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M. Hoopes, M. F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601–613.
- Lira-Torres, I., Naranjo, E.J., Güiris, M.D., Cruz, E., 2004. Ecología de *Tapirus bairdii* (Perissodactyla: Tapiridae) en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (poligono I), Chiapas, México. *Acta Zool. Mex.* 20, 1–21.
- MacArthur, R., Wilson, E., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Martínez-Morales, M.A., 2005. Landscape patterns influencing bird assemblages in a fragmented neotropical cloud forest. *Biol. Conserv.* 121, 117–126.
- Mcgarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation. *Ecol. Appl.* 12, 335–345.

- McDonough, C.M., DeLaney, M.J., Quoc, L.P., Blackmore, M.S., Loughry, W.J., 2000. Burrow characteristics and habitat associations of armadillos in Brazil and the United States of America. *Rev. Biol. Trop.* 48, 109–120.
- Medellín, R.A., 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv. Biol.* 8, 780–799.
- Medellín, R. A., Equihua, M., 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *J. Appl. Ecol.* 35, 13–23.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8, 1621–1641.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, A.M.G., Pardini, R., 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biol. Conserv.* 142, 1166–1177.
- Michalski, F., Peres, C.A., 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biol. Conserv.* 124, 383–396.
- Mora, F., 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. En: *Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal.* CONABIO-CBBMx, México, pp. 55–84.

- Motulsky, H.J., Christopoulos, A., 2003. Fitting models to biological data using linear and nonlinear regression. A practical guide to curve fitting. GraphPad Software Inc., San Diego, CA www.graphpad.com (Descargado el 20 Marzo 2012).
- Murcia, M., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10, 58–62.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Naranjo, E.J., 2002. Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. Tesis de Doctorado, Universidad de Florida.
- Naranjo, E., Bodmer, R., 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biol. Conserv.* 138, 412–420.
- Naranjo, E., 2009. Ecology and conservation of Baird's Tapir in Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 2, 140–158.
- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M.H., 1990. Applied linear statistical models. Irwin, Chicago.
- Noss, R., Csuti, B., Groom, M., 2006. Habitat fragmentation. En: Groom, M., Meffe, M., Carroll, R. (Eds.), *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 213–251.
- Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T.A, Prado, P.I., Metzger, J.P., 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS ONE* 5, e13666.

- Parry, L., Barlow, J., Peres, C.A., 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 23, 653–662.
- Peres, CA., 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conserv. Biol.* 14, 240-253.
- Peres, C.A., 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv. Biol.* 15, 1490–1505.
- Prugh, L. R., Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S., 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Procc. Natl. Aca. Sci. USA* 105, 20770-20775.
- Reid, F., 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast México. Oxford University Press, Nueva York.
- Ricketts, T.H., 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Am. Nat.* 158, 87–99.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167–171.
- Ricklefs, R. E., Schluter, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. En: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (Eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp. 350–363.
- Silveira, L., Jácomo, A.T., Diniz-Filho, J.A., 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biol. Conserv.* 114, 351–355.

- Smith, A.C., Fahrig, L., Francis, C.M., 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34, 103–113.
- Stoner, K.E., Riba-Hernández, P., Vulinec, K., Lambert, J.E., 2007. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* 39, 316–327.
- Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K., Lertzman, K.P., 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conserv. Ecol.* 4, 16.
- Swihart, R.K., Atwood, T.C., Goheen, J.R., Scheiman, D.M., Munroe, K.E., Gehring, T.M., 2003. Patch occupancy of North American mammals: is patchiness in the eye of the beholder? *J. Biogeogr.* 30, 1259–1279.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68, 571–573.
- Tejeda-Cruz, C., Naranjo, E. J., Cuarón, A.D., Perales, H., Cruz-Burguete, J.L., 2009. Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of the Lacandon forest, Southern México. *Mammalia* 73, 211–219.
- Terborgh, J., López, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D., Balbas, L., 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294, 1923–1926.
- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunkist, M.E., 2011_a. The relative influence of habitat loss and fragmentation: do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecol. Appl.* 21, 2324–2333.

- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunquist, M.E., 2011_b. Passive sampling effects and landscape location alter associations between species traits and response to fragmentation. *Ecol. Appl.* 21, 817-829.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66.
- Umetsu, F., Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats-evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecol.* 22, 517-530.
- Verbeylen, G., Bruyn, L.D., Matthysen, E., 2003. Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented red squirrel *Sciurus vulgaris* population. *Ecography* 26, 118–128.
- Villard, M.A., Trzcinski, M.K., Merriam, G., 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conserv. Biol.* 13, 774–783.
- Watling, J.I., Nowakowski, A.J., Donnelly, M.A., Orrock, J.L., 2011. Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecol. Biogeogr.* 20, 209–217.
- Wiens, J.A., Rotenberry, J.T., Horne, B.V., 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48, 132–147.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.* 3, 385–397.
- Wright, S.J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol. Evol.* 20, 553-60.

Zanette, L., Doyle, P., Tremont, S.M., 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* 81, 1654–1666.

Zuidema, P.A., J.A. Sayer, Dijkman, W., 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environ. Conserv.* 23, 290–297.

ANEXO

Anexo A1. Coeficientes de la correlación de Pearson y factores de inflación de la varianza (en paréntesis) entre las métricas del parche y del paisaje usadas para caracterizar la configuración espacial de los sitios de estudio.

Métricas ^a	AP	IF	%CF ₁₀₀	NP ₁₀₀	DB ₁₀₀	DPA ₁₀₀	PM ₁₀₀	%CF ₅₀₀	NP ₅₀₀	DB ₅₀₀	DPA ₅₀₀	PM ₅₀₀
TP	-0.30n.s. (1.10)	-0.41* (1.20)	0.84*** (3.40)	-0.49** (1.32)	-0.37* (1.16)	-0.44* (1.24)	0.73*** (2.14)	0.86*** (3.84)	-0.69*** (1.91)	-0.31n.s. (1.11)	-0.62*** (1.62)	0.69*** (1.91)
AP		-0.30n.s. (1.10)	-0.29n.s. (1.09)	-0.29n.s. (1.09)	-0.32n.s. (1.11)	-0.04n.s. (1.00)	-0.07n.s. (1.00)	-0.30 n.s. (1.10)	-0.20n.s. (1.04)	-0.11n.s. (1.01)	-0.13n.s. (1.02)	0.05n.s. (1.00)
IF			-0.28n.s. (1.09)	0.31n.s. (1.11)	0.70*** (1.96)	0.17n.s. (1.03)	-0.35n.s. (1.14)	-0.44* (1.24)	0.34n.s. (1.13)	0.66*** (1.77)	0.16n.s. (1.03)	-0.66*** (1.77)
%CF ₁₀₀				-0.35n.s. (1.14)	-0.14n.s. (1.02)	-0.35n.s. (1.14)	0.59** (1.53)	0.78*** (2.55)	-0.61* (1.59)	0.04n.s. (1.00)	-0.56** (1.46)	0.55** (1.43)
NP ₁₀₀					0.10n.s. (1.01)	0.89*** (4.81)	-0.46* (1.27)	-0.25n.s. (1.07)	0.70*** (1.96)	0.32n.s. (1.11)	0.60* (1.56)	-0.51** (1.35)
DB ₁₀₀						0.30* (1.10)	-0.50** (1.33)	-0.02n.s. (1.00)	0.45* (1.25)	0.38* (1.17)	0.27n.s. (1.08)	-0.35n.s. (1.14)
DPA ₁₀₀							-0.36n.s. (1.15)	-0.21n.s. (1.05)	0.60* (1.56)	0.30n.s. (1.10)	0.53** (1.39)	-0.37n.s. (1.16)
PM ₁₀₀								0.60* (1.56)	-0.64*** (1.69)	-0.09n.s. (1.01)	-0.54** (1.41)	0.47* (1.28)
%CF ₅₀₀									-0.52* (1.37)	-0.29n.s. (1.09)	-0.51** (1.35)	0.59*** (1.53)
NP ₅₀₀										0.39* (1.18)	0.92*** (6.51)	-0.61*** (1.59)
DB ₅₀₀											0.18n.s. (1.03)	-0.50** (1.33)
DPA ₅₀₀												-0.48** (1.30)

^a Atributos a escala de parche = TP, Tamaño del parche; AP, Aislamiento del parche; IF, Índice de la forma del parche. Atributos a escala de paisaje = % CF, Porcentaje de cobertura forestal total; NP, Número de parches (fragmentación); DB, Densidad del borde; DPA, Distancia promedio de aislamiento entre parches y PM, Permeabilidad de la matriz. En subíndices 100 y 500 denotan los paisajes de 100 y 500 ha. n.s., no significativo ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Posible colinealidad entre factores se indica en negritas.

Anexo A2. Métricas del parche y paisaje que afectan la ocurrencia de 10 mamíferos medianos y grandes terrestres en la Selva Lacandona, México.^a

Especies de mamíferos	Escala espacial	Métrica	Estimado	χ^2	<i>P</i>	CIA
<i>Cabassous centralis</i>	Parche	IF	0.029	2.15	0.142	27.92
	Paisaje 100	DB	0.000	4.30	0.038	25.25
	Paisaje 500	EM	-0.102	0.69	0.403	29.45
<i>Cuniculus paca</i>	Parche	AP	0.004	0.56	0.508	39.69
	Paisaje 100	PM	0.013	0.53	0.465	39.90
	Paisaje 500	DB	-0.000	1.93	0.164	36.22
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Parche	AP	0.007	0.49	0.479	32.24
	Paisaje 100	EM	-0.447	4.20	0.040	25.69
		% CF	-0.087	3.22	0.072	
		NP	-1.436	5.96	0.014	
	PM	0.092	5.78	0.016		

	Paisaje 500	DB	-0.000	1.14	0.284	29.42
<i>Leopardus pardalis</i>	Parche	TP	0.003	2.06	0.150	36.86
	Paisaje 100	% CF	0.022	2.13	0.144	36.71
	Paisaje 500	NP	-0.717	3.83	0.050	34.96
		PM	-0.054	2.69	0.100	
<i>Mazama Americana</i>	Parche	EM	0.096	1.18	0.275	41.31
	Paisaje 100	EM	0.096	1.18	0.275	41.31
	Paisaje 500	EM	0.096	1.18	0.275	41.31
<i>Nasua narica</i>	Parche	TP	0.005	3.03	0.081	32.96
		IF	0.306	2.72	0.098	0.098
	Paisaje 100	DB	0.000	3.70	0.054	30.84
		% CF	0.043	2.98	0.083	
	Paisaje 500	DB	0.000	1.26	0.260	32.93
<i>Odocoileus</i>	Parche	AP	0.014	1.66	0.196	39.05
<i>virginianus</i>						

	Paisaje 100	%CF	-0.033	2.31	0.128	40.91
		EM	0.202	2.23	0.134	
	Paisaje 500	% CF	-0.130	5.27	0.021	33.44
		PM	0.110	2.90	0.088	
		NP	-0.518	2.11	0.146	
		DB	0.000	1.39	0.238	
<i>Pecari tajacu</i>	Parche	AP	0.027	1.63	0.200	32.05
	Paisaje 100	DB	-0.000	1.38	0.239	33.79
	Paisaje 500	PM	0.096	4.32	0.037	31.74
		%CF	-0.074	4.31	0.037	
		DB	0.000	0.76	0.381	
<i>Procyon lotor</i>	Parche	IF	0.277	2.49	0.114	36.03
	Paisaje 100	DB	0.000	0.70	0.400	38.36
	Paisaje 500	% CF	0.063	5.86	0.015	38.69
<i>Tapirus bairdii</i>	Parche	IF	-0.901	4.48	0.034	18.57

Paisaje 100	PM	0.127	3.20	0.073	17.71
	DB	-0.000	1.42	0.233	
Paisaje 500	% CF	0.063	5.86	0.015	22.05

^a Se evaluaron los efectos de tres métricas del parche (TP, Tamaño del parche; AP, Aislamiento del parche; IF, Índice de la forma del parche) y cinco métricas del paisaje (% CF, Porcentaje de cobertura forestal total; NP, Número de parches (fragmentación); DB, Densidad del borde; PM, Permeabilidad de la matriz y EM indica el esfuerzo de muestreo empleado) a dos escalas espaciales, i.e. dentro de un buffer de 100 ha y otro buffer de 500 ha. Sin embargo, sólo el modelo mínimo adecuado fue incluido, i.e. la combinación de variables independientes que basada en el Criterio de Información de Akaike (CIA) explicaba mejor la presencia de especies en cada escala espacial.