



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**RESPUESTA DE LOS ROEDORES A LA PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT:
UN ENFOQUE PAISAJÍSTICO EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MIRIAM SAN JOSÉ Y ALCALDE

Tutor principal: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Miembros del Comité Tutor: Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila
Instituto de Biología, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN. AGOSTO 2013



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de mayo del 2013, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestra en Ciencias Biológicas de la alumna **Miriam San José y Alcalde** con número de cuenta **407006579** con la tesis titulada: **"Respuesta de los roedores a la pérdida y fragmentación del hábitat: un enfoque paisajístico en la Selva Lacandona, Chiapas"** bajo la dirección del Dr. Víctor Arroyo Rodríguez.

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dr. Juan Servando Núñez Farfán
Secretario:	Dr. Enrique Martínez Meyer
Suplente:	Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold
Suplente:	Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 21 de junio del 2013.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por todo el apoyo logístico. A la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) de la UNAM (proyectos IB200812 e IA203111) por financiar esta investigación. Al CONACYT, por la beca recibida para realizar mis estudios de maestría.

A Víctor Arroyo Rodríguez por asesorarme y apoyarme, además de convertirse en un gran amigo.

A Víctor Sánchez Cordero y Enrique Martínez Meyer, por sus invaluable aportaciones a este proyecto.

A Carlos Dobler por la digitización de las imágenes satelitales. A la Dra. Livia León-Paniagua por su ayuda con la identificación de especies. Al Dr. Rodolfo Dirzo por sus valiosos comentarios a este escrito. Al laboratorio de mastozoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por el préstamo de trampas Sherman. A Ernesto Vega por su asesoría en estadística. A IDEA WILD por la donación de trampas.

Agradecimientos personales

A mi madre, Begoña, por su apoyo incondicional y animarme en los momentos en los que más lo necesité. A mi tío, Juan Luis, por brindarme su ayuda a lo largo de mi carrera y preocuparse por mi educación.

A la familia Jamangapé: Audon, Adolfo, Gilberto, Fermin, Martha, Lourdes. A Nelva Meraz y Luis Zacarias Vázquez. A Adriana Garmendia, Alejandro Hernández Ruedas, Mireia Casi Sola, María, Valeria Towns, Karina Elietsche, Rafa, Ulises, Lupita, Sergio Nigenda, Arturo González, Javito, Raúl, Efrén, Rubén, Don Piceno, Coy y a las Panteras de Chajul. A las personas de los ejidos Loma Bonita, Chajul, El Pirú, Ixcán, Galacia, Reforma y Flor de Marqués por brindarme permiso para trabajar en sus tierras.

A todos mis amigos y personas que me brindaron su apoyo y entusiasmo para lograr este proyecto.

ÍNDICE

Lista de figuras y cuadros	5
Resumen	6
Abstract	7
Introducción	
Cambio de uso de suelo y su efecto sobre la estructura del paisaje	8
Respuesta de la diversidad de especies tropicales a los cambios espaciales en el hábitat	10
Mamíferos pequeños en paisajes fragmentados	14
Cambio de uso de suelo en la selva Lacandona y su impacto sobre la comunidad de roedores	16
Objetivos	18
Hipótesis	19
Métodos	
Área de estudio	21
Sitios de estudio	21
Métricas espaciales del paisaje	23
Métricas del fragmento	24
Muestreo de roedores	26
Análisis estadístico	27
Resultados	30
Discusión	
Los roedores en las regiones tropicales	36
Respuesta de la comunidad de roedores a las variables espaciales	38
Diferencias entre especies en su respuesta a los cambios en la configuración espacial del hábitat	40

Implicaciones para la conservación	41
Literatura citada	45
Apéndice	54

Lista de figuras y cuadros

- Figura 1.** Área y sitios de estudio en la selva Lacandona, Chiapas. Los círculos concéntricos muestran la ubicación de los nueve fragmentos focales y tres sitios control así como la delimitación de los paisajes de 100 ha alrededor de éstos. **23**
- Figura 2.** Ubicación espacial de las trampas Sherman en cada sitio. Los círculos denotan la ubicación de las parcelas en las que se tomaron los datos del área basal de la vegetación. **25**
- Figura 3.** Especies de roedores terrestres capturadas en nueve fragmentos (Región de Marqués de Comillas) y tres sitios control (Reserva de la Biósfera Montes Azules) en la selva Lacandona, México. **31**
- Figura 4.** Similitud en composición de especies entre 9 fragmentos de bosque y 3 sitios dentro del bosque continuo en la selva Lacandona, México. Método de agrupamiento UPGMA e índice de similitud de Jaccard. **33**
- Figura 5.** Impacto de atributos espaciales del fragmento y del paisaje sobre la composición y abundancia de roedores en 9 fragmentos de bosque y 3 sitios dentro del bosque continuo, en 2011 y 2012, en la selva Lacandona, México. **35**
- Cuadro 1.** Número de individuos y especies de roedores capturados en cada sitio durante 2011 y 2012 en tres sitios control y 9 fragmentos en la selva Lacandona, Chiapas, México. **28**
- Cuadro 2.** Resumen de los atributos del fragmento y del paisaje que se relacionaron con la densidad de especies y el número de roedores en la selva Lacandona, México. **32**
- Cuadro A1.** Coeficientes de correlación de Pearson y factores de inflación de varianza (VIF; en paréntesis) para cada variable espacial en doce paisajes en la selva Lacandona, México. **53**
- Cuadro A2.** Atributos espaciales del hábitat y su influencia en la densidad de especies y el número de roedores en 2011 y 2012, en la selva Lacandona, Chiapas. **54**

RESUMEN

El cambio de uso de suelo ha alterado la composición y configuración espacial de los paisajes tropicales alrededor del mundo. Sin embargo, el impacto que tienen estos cambios sobre la biodiversidad es poco conocido. Las especies que habitan paisajes fragmentados no sólo se enfrentan a la pérdida de hábitat y su partición en un número variable de fragmentos, sino también a la pérdida de conectividad, el incremento en la densidad de bordes forestales y la pérdida de la cobertura arbórea en la matriz. Además, los fragmentos remanentes pueden variar en tamaño, forma y aislamiento. Cada uno de estos cambios implica amenazas diferentes, las cuales deben ser mitigadas con estrategias de manejo específicas. Por tanto, es necesario entender el impacto relativo que cada uno de estos atributos espaciales tiene sobre la biodiversidad para desarrollar estrategias de conservación y manejo más efectivas. En este estudio se evalúan los impactos relativos de cinco atributos espaciales del paisaje (porcentaje de cobertura forestal, grado de fragmentación, conectividad, densidad de borde y cobertura arbórea en la matriz), y cuatro atributos del fragmento (tamaño, forma, aislamiento y área basal de los árboles) sobre la riqueza, abundancia y composición de roedores en la selva Lacandona, Chiapas. Entre abril y agosto de 2011 y 2012 se muestrearon 12 sitios (9 fragmentos y 3 sitios control dentro del bosque continuo) y se caracterizaron tanto los atributos del fragmento, como del paisaje que rodeaba a cada fragmento. En promedio capturé 85 individuos por año de 6 especies diferentes. Las especies más abundantes fueron *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys* sp., *Peromyscus mexicanus* y *Sigmodon toltecus*. Ninguno de los atributos espaciales del paisaje ni del fragmento tuvo un efecto significativo sobre el número de especies o el número de individuos en ambos años. Esto puede ser debido a que aún existen fragmentos de bosque de más de 1,500 ha, una elevada conectividad y una gran heterogeneidad en la matriz. Alternativamente, podría ser que este grupo de mamíferos es, en general, poco sensible a los impactos antropogénicos. Sin embargo, a nivel específico, *S. toltecus* estuvo asociado en ambos años a sitios más aislados, *O. phyllotis* a sitios con mayor cobertura forestal y *H. desmarestianus* a sitios más grandes y con mayor área basal. Esto indica que las especies difieren en su respuesta a los cambios espaciales en el paisaje. Aunque estos resultados indican que el cambio de uso de suelo en esta región no ha derivado en alteraciones significativas a nivel de la comunidad de roedores, las dinámicas poblacionales de algunas especies particulares podrían estar alteradas. Son necesarios estudios de monitoreo a largo plazo para determinar si las poblaciones de algunas especies particulares pueden estar disminuyendo como resultado de la alteración de la configuración espacial del paisaje y/o de los cambios espaciales en los fragmentos.

ABSTRACT

Land-use changes have altered the spatial composition and configuration of tropical landscapes worldwide. However, the effect of these changes on biodiversity is largely unknown. Species inhabiting fragmented landscapes not only cope with the loss of habitat and its partition into a variable number of fragments, but also with the loss of connectivity, the increment of habitat edges and the loss of tree cover within the matrix. Furthermore, the remaining fragments can vary in size, shape and isolation. Each of these changes involves different threats, which must be mitigated with specific management strategies. Therefore, understanding the relative impact that each of these spatial attributes has on biodiversity is needed to develop adequate conservation and management strategies. In this study I evaluated the relative effects of five landscape spatial attributes (percentage of forest cover, degree of fragmentation, connectivity, edge density, and tree cover in the matrix), and four fragment attributes (size, shape, isolation, and tree basal area) on the richness, abundance and composition of rodents in the Lacandona rainforest, Chiapas. Between April and August 2011 and 2012, I sampled small rodents in 12 sites (9 fragments and 3 control sites within a continuous forest) and characterized the attributes of both the fragment and the landscape surrounding each fragment. On average, 85 individuals from 6 species were captured per year. The most abundant species were *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys* sp., *Peromyscus mexicanus* and *Sigmodon toltecus*. None of the landscape and patch attributes showed a significant association with the number of species or with the number of individuals in both years. This can be related to the fact that the region still maintains very large rainforest fragments (> 1,500 ha), and a very high connectivity and heterogeneous matrix. Alternatively, these results could indicate that, in general, this group of mammals is very resistant/resilient to anthropogenic habitat changes. However, at the specific level, *S. toltecus* in both years was associated with more isolated sites, *O. phyllotis* to sites with more forest cover and *H. desmarestianus* to larger sites with greater tree basal area, indicating that the species differed in their response to habitat spatial changes. Although these results indicate that the change in land use in this region has not resulted in significant changes at the community level, the population dynamics of some particular species could be altered. Long-term studies are needed to determine whether populations of some particular species may be declining as a result of the alteration of the spatial configuration of the landscape and/or of the spatial characteristics of the fragments.

INTRODUCCIÓN

Cambio de uso de suelo y su efecto sobre la estructura del paisaje

El crecimiento poblacional y el aumento en la demanda de bienes y servicios han acelerado la deforestación de los bosques en todo el mundo, alcanzando una pérdida neta anual de alrededor de 5.2 millones de hectáreas en los últimos 10 años (FAO 2012). Hasta inicios del siglo XX, las tasas de deforestación más altas ocurrían en bosques templados de Asia, Europa y Norteamérica. La expansión de la producción agrícola representó la mayor causa de deforestación, aunado al desarrollo económico y el uso no sustentable de los bosques para materia prima y combustible. Este patrón cambió durante el siglo XX, y para mediados del siglo, la deforestación prácticamente se detuvo en los bosques templados del mundo. Al desacelerarse la deforestación en las zonas templadas, se fue incrementando rápidamente en los bosques tropicales, en los cuales permanece alta hasta la fecha, debido principalmente a las actividades económicas primarias (*e.g.*, agricultura, ganadería; Gibbs et al. 2010, FAO 2012, Aide et al. 2013). Algunos de los países con las mayores tasas de deforestación anual a nivel mundial entre 2000 y 2005 incluyen Paraguay (5.8% del total de área forestal nacional), Malasia (5.3%), Argentina (4.5%), Tailandia (3.9%), Brasil (3.6%) y México (1.5%) (Harris et al. 2012).

Estos cambios de uso de la tierra resultan en alteraciones importantes de la composición (*i.e.*, cambios en los tipos de coberturas) y configuración o arreglo espacial de los paisajes. A nivel de composición, los bosques tropicales están siendo mayormente convertidos en pastizales o monocultivos como la soya, la caña de azúcar y la palma de aceite (Gibbs et al. 2010, FAO 2011). Esto ha sido particularmente evidente en algunos países como Brasil y Malasia, donde los cambios

de uso de suelo han sido extensivos (grandes latifundios) y los fragmentos de bosque han quedado embebidos en matrices de paisaje muy homogéneas (Perfecto y Vandermeer 2008). Sin embargo, el cambio de uso de suelo en Mesoamérica ha estado dominado por cambios a menor escala, en parcelas de unas pocas decenas de hectáreas (Aide et al. 2013). Aunque la ganadería es la actividad productiva dominante en esta región Neotropical, la matriz no sólo incluye pastizales, sino también otros tipos de coberturas, como palma de aceite, caña de azúcar, maíz, frijol y diferentes cítricos (Perfecto et al. 2009). Así, los fragmentos en Mesoamérica suelen estar embebidos en matrices de heterogeneidad variable.

Estos cambios en composición suelen ir acompañados de una alteración en la configuración espacial del paisaje. Cambios espaciales como el incremento en el número de fragmentos de bosque (fragmentación), pérdida de cobertura forestal, incremento en la densidad de bordes forestales y pérdida de conectividad están fuertemente inter-relacionados y son comunes en paisajes agrícolas (Fahrig 1999). Por ejemplo, la fragmentación del hábitat es un proceso a escala de paisaje mediante el cual un hábitat continuo es subdividido en remanentes de hábitat más pequeños (Fahrig 2003). Esto implica la pérdida de hábitat y su partición en un número variable de fragmentos remanentes. A medida que aumenta el número de fragmentos, se incrementa la cantidad de borde en el paisaje (Fahrig 2003). La pérdida de hábitat también lleva a una pérdida en la conectividad del paisaje, ya que aumenta la distancia entre fragmentos y su aislamiento (Fahrig 2003). Además de los cambios en la configuración espacial del paisaje, los fragmentos remanentes en paisajes fragmentados pueden tener diferentes características espaciales, incluyendo tamaño, forma y grado de aislamiento variables. Asimismo, pueden variar en la composición y estructura de su vegetación, ofreciendo diferente disponibilidad de recursos a las especies (*e.g.*, Arroyo-

Rodríguez y Mandujano 2006a, 2006b). Cada uno de estos cambios a nivel de paisaje y de fragmento puede representar amenazas diferentes para la biodiversidad.

Respuesta de la diversidad de especies tropicales a los cambios espaciales en el hábitat

Los bosques tropicales húmedos ocupan sólo el 10% de la superficie terrestre pero alojan entre el 50 y 80% de todas las especies de organismos existentes en la Tierra (Ehrlich y Wilson 1991). Estas regiones son particularmente importantes, tanto por la gran diversidad de organismos que resguardan, como por la gran diversidad de bienes y servicios que ofrecen a los humanos (*e.g.*, regulación climática; Nasi et al. 2002). Sin embargo, las fuertes presiones que sufren estos ecosistemas actualmente están forzando a las especies a vivir cada vez más aisladas en fragmentos de hábitat remanentes.

La mayoría de los estudios de fragmentación no miden de manera independiente el efecto de la fragmentación y la pérdida de hábitat, por lo que sus efectos son comúnmente confundidos en la literatura (Fahrig 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2009). Además, los estudios que han logrado medir de manera independiente ambos procesos son estudios teóricos y/o de modelación, y los escasos estudios de campo se han llevado a cabo principalmente en bosques templados (revisado por Fahrig 2003). Por lo tanto, entender los efectos independientes que tienen ambos procesos sobre la biodiversidad es sumamente importante para elaborar estrategias de conservación y manejo adecuadas (*e.g.*, diseño de reservas; Diamond y May 1976, Wilcox y Murphy 1985).

Se considera que a medida que se pierde la cantidad de hábitat en el paisaje, el número de especies y su probabilidad de persistencia dentro del paisaje pueden disminuir (Wilcox y Murphy 1985, Tilman et al. 1994). En fragmentos grandes podemos encontrar poblaciones de mayor

tamaño, las cuales pueden tener una menor probabilidad de extinción (Fischer y Lindenmayer 2007). Por otro lado, en fragmentos de mayor tamaño los animales son más difíciles de localizar, por lo cual, la cacería puede tener un menor impacto en éstos (Peres 2001). Éstas son sólo algunas de las evidencias que nos indican que la pérdida de hábitat puede representar una gran amenaza para la biodiversidad.

El incremento en el número de fragmentos (*i.e.*, fragmentación *per se*) parece tener efectos tanto positivos como negativos (Fahrig 2003). Entre los efectos positivos, la fragmentación puede reducir el flujo de enfermedades entre poblaciones, así como la propagación de fuegos y otros disturbios, reduciendo así la probabilidad de extinción por eventos estocásticos (Simberloff y Cox 1987, Kruess y Tschardtke 1994). Además, a medida que aumenta el número de fragmentos, la probabilidad de persistencia de metapoblaciones puede aumentar (Hanski 1999). Sin embargo, la fragmentación puede facilitar el acceso de cazadores a los sitios (Peres 2001), incrementar el contacto de la fauna nativa con animales domésticos (incrementando la depredación, competencia y transmisión de enfermedades), y aumentar la colisión y atropellamiento de animales cuando la fragmentación es debida a carreteras (van der Ree et al. 2011). Además, los animales y plantas que viven en fragmentos son más vulnerables a especies exóticas invasoras (Turner 1996, Minor et al. 2009). De hecho, Thornton et al. (2011) demuestran que la mayoría de las especies de mamíferos terrestres medianos y grandes en una selva estacional de Guatemala son negativamente afectadas por la fragmentación.

La pérdida de conectividad en paisajes fragmentados también tiene efectos tanto positivos como negativos sobre la diversidad de especies. Los aspectos positivos son los mismos que los mencionados para la fragmentación (ver arriba). Sin embargo, los efectos negativos son más comúnmente citados en la literatura; éstos incluyen: la reducción en el flujo de individuos (y

genes) entre fragmentos, lo que puede limitar la probabilidad de persistencia de las especies por alteraciones en las dinámicas metapoblacionales (Hanski 1999), así como la pérdida de la variación genética/fenotípica necesaria para responder a cambios en el ambiente (Leung et al. 1993). De esta manera, las dinámicas de las poblaciones espacialmente estructuradas, como las dinámicas de fuente-sumidero (Pulliam 1988) y el efecto rescate (Brown y Kodric-Brown 1977) son interrumpidas por la pérdida de conectividad. Por último, la pérdida de conectividad también limita la disponibilidad de recursos para los individuos, impidiendo la complementación y suplementación del paisaje, procesos fundamentales para la supervivencia de muchas especies de animales en paisajes fragmentados (Dunning et al. 1992; Asensio et al. 2009).

El aumento en la cantidad de borde en paisajes con mayor grado de fragmentación (Fahrig 2003) también puede tener efectos positivos y negativos sobre las especies. Dentro de los efectos positivos se encuentra el incremento en la diversidad de especies que se presenta cerca de los bordes. Esto debido a la confluencia de dos o más tipos de hábitat que pueden añadir una mayor complejidad en la vegetación, lo que puede incrementar la disponibilidad de alimento y de refugios para los animales (Yahner 1988). Además, cerca de los bordes aumenta la producción primaria, ya que estas zonas están dominadas por vegetación secundaria de rápido crecimiento y con baja inversión en defensas. Por lo tanto, los animales herbívoros pueden verse beneficiados por la dominancia de este tipo de vegetación (Parry et al. 2007, Tejeda-Cruz et al. 2009). Además, fragmentos muy irregulares y, por lo tanto, con mayor densidad de borde, pueden ser más fácilmente localizables por individuos en dispersión, lo que puede incrementar la probabilidad de colonización de fragmentos con formas más complejas (Ewers y Didham 2006).

Sin embargo, cerca de los bordes pueden producirse cambios bruscos en las condiciones abióticas (*e.g.*, incremento en la incidencia de viento, en la radiación solar y en la temperatura, y

una reducción de la humedad) y bióticas (*e.g.*, aumento de la mortalidad de árboles, invasión de especies exóticas, cambios en la estructura de la vegetación, y un aumento en las tasas de depredación), amenazando la supervivencia de muchas especies de plantas y animales (Murcia 1995, Laurance et al. 2002). Por ejemplo, algunos procesos ecológicos pueden intensificarse en los bordes, como el parasitismo, la depredación y la granivoría (Murcia 1995, Donoso et al. 2003). Estos cambios son particularmente importantes en los trópicos húmedos (Laurance et al. 2002, Klingbeil y Willig 2009), ya que aquí las especies presentan una menor historia de exposición a la fragmentación y hay mayores diferencias microclimáticas anuales entre el borde y el interior de los ecosistemas de bosques tropicales (Lindell et al. 2007).

El impacto de los atributos del paisaje mencionados arriba depende en gran medida del tipo de matriz que rodea a los fragmentos (Ewers y Didham 2006). Dependiendo de los tipos de vegetación que se presenten en la matriz, la permeabilidad de la misma (*i.e.*, conectividad) puede variar, alterando la capacidad de las especies para moverse entre fragmentos (Taylor et al. 1993, Ricketts 2001, Passamani y Ribeiro 2009). De hecho, las especies pueden utilizar recursos localizados en diferentes tipos de coberturas de la matriz, de forma que los paisajes deben verse como mosaicos heterogéneos con diferentes calidades de hábitat (Fahrig et al. 2011). La matriz también puede funcionar como un hábitat alternativo para especies nativas (Medellin y Equihua 1998, Pardini 2004), o como una fuente de especies exóticas que pueden invadir los fragmentos (Goodman y Rakotondravony 2000). Así, algunos autores han sugerido que la habilidad para ocupar la matriz es uno de los factores ecológicos más importantes que determinan la susceptibilidad a la extinción de las especies que están presentes en paisajes fragmentados (Laurance 1994).

Además de las diferencias en la estructura espacial del paisaje, los fragmentos remanentes en paisajes fragmentados pueden tener tamaños, formas y grado de aislamiento variables que pueden afectar la probabilidad de colonización y extinción de las especies. Los fragmentos más grandes y menos aislados, por ejemplo, tienen mayor probabilidad de ser colonizados por animales que se estén dispersando por la matriz (Hanski 1999). Asimismo, fragmentos más irregulares tienen una mayor proporción de hábitat tipo borde, por lo que están más expuestos a los efectos de borde mencionado arriba. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, fragmentos más irregulares pueden tener una mayor probabilidad de ser colonizados por individuos que se están desplazando por la matriz (Ewers y Didham 2006). Finalmente, los fragmentos pueden variar en la composición y estructura de su vegetación, ofreciendo diferente cantidad de recursos a las especies. Por ejemplo, la pérdida de biomasa de la vegetación puede disminuir la disponibilidad de recursos (*e.g.*, disponibilidad de alimento, refugio). Asimismo, la pérdida de algunos árboles grandes puede disminuir la cantidad de frutos y semillas disponibles para los animales (Chapman et al. 1992, Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006b)

Mamíferos pequeños en paisajes fragmentados

Los mamíferos pequeños, particularmente los roedores, están involucrados en procesos ecológicos muy importantes, como son la dispersión y depredación de semillas (Brewer y Rejmanek 1999, Andresen 2000, Dirzo et al. 2007). Además, son un recurso indispensable para muchos depredadores (*e.g.*, mamíferos carnívoros, aves rapaces, serpientes; Wright et al. 1994). Por otro lado, en algunos casos los roedores pueden convertirse en plaga, siendo una causa potencial de pérdidas económicas y daño en los ecosistemas naturales (Lidicker 2007). Por lo tanto, entender el

impacto que tienen diferentes atributos del fragmento y del paisaje sobre estos animales es crítico para la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de la integridad de los ecosistemas.

Los mamíferos pequeños pueden ser un grupo particularmente sensible a la alteración de los bosques, pero sus respuestas pueden ser muy variables dependiendo del grado de especialización en el uso del hábitat (Bentley et al. 2000, Pardini et al. 2010) y otros atributos biológicos de las especies como su tamaño corporal, longevidad, fecundidad, y afinidad arborícola (Goodman 1987, Viveiros de Castro y Fernández 2004). Varios estudios con mamíferos pequeños no voladores han mostrado una clara reducción en la abundancia de especies y/o en la riqueza específica en fragmentos de bosque tropical (Fonseca y Robinson 1990, Goodman y Rakotondravony 2000, Pardini et al. 2010). Por otro lado, especies especializadas en su dieta o con requerimientos espaciales grandes pueden estar ausentes en fragmentos pequeños (Cox et al. 2003). De hecho, el tamaño del fragmento, y por lo tanto, la cantidad de hábitat, puede estar relacionado positivamente con la riqueza (Bolger et al. 1997, Pardini et al. 2005) y la composición de especies de mamíferos pequeños (Vieira et al. 2009). Sin embargo, la respuesta de las especies a los cambios en el tamaño del fragmento dependen en gran medida del contexto del paisaje, y más particularmente, de la cantidad de hábitat remanente (Pardini et al. 2010).

Con respecto a la fragmentación, ningún estudio hasta la fecha ha evaluado su efecto *per se* (*i.e.*, controlando el efecto del resto de variables espaciales) sobre la comunidad de roedores. Puesto que la fragmentación aumenta la densidad de borde, se espera que la fragmentación tenga efectos tanto positivos como negativos, ya que se ha visto que las respuestas de diferentes especies a los bordes pueden ser variables (Lidicker 1999, Harrington et al. 2001, Ries et al. 2004, Mendes-Oliveira 2012). De este modo, existen especies que evitan los bordes (Reid 2009) y especies que son más abundantes cerca de ellos (Harrington et al. 2001).

Finalmente, la composición de especies también puede cambiar con el aislamiento del fragmento ya que existen diferencias entre especies en su habilidad para cruzar la matriz que rodea los fragmentos (Gentile y Cerqueira 1995, Pires et al. 2002). Así, su capacidad para moverse a través de la matriz y alimentarse en ella es un rasgo clave que determina la probabilidad de ocupación de un fragmento en paisajes de bosques fragmentados (Gascon et al. 1999, Laurance et al. 2002, Viveiros de Castro y Fernandez 2004, Santos-Filho et al. 2012).

Ninguno de los estudios antes citados ha separado los efectos de la fragmentación y la pérdida de hábitat a escala de paisaje (*i.e.*, tomando como unidad de estudio el paisaje) sobre los roedores, por lo cual, su efecto no es claro en este grupo de organismos. Asimismo, nadie ha estudiado el impacto relativo de los atributos del fragmento (*e.g.*, tamaño, forma y aislamiento) y del paisaje (*e.g.*, cantidad de hábitat, fragmentación, conectividad, densidad de borde y cobertura arbórea de la matriz) sobre la diversidad de roedores. Por otro lado, los datos que existen se han obtenido principalmente en bosques tropicales brasileños, sin haber estudios de este tipo a escala del paisaje para México. Esto es particularmente importante ya que la permanencia de estos organismos en los ecosistemas está determinada por las condiciones y recursos que les ofrezca el paisaje.

Cambio de uso de suelo en la selva Lacandona y su impacto sobre la comunidad de roedores

En México, las selvas tropicales comprendían una extensión equivalente al 6% de la superficie total del país, y han estado sujetas en los últimos 60 años a un rápido proceso de destrucción y fragmentación como resultado de las actividades humanas y el mal manejo de la tierra (Flores-Villela y Gerez 1994). La selva Lacandona, en el estado de Chiapas, es el mayor remanente de selva tropical húmeda en México (Dirzo 1994), y presenta tasas de deforestación anual muy altas

(entre 1.6 y 2.1%; Mendoza y Dirzo 1999). La selva Lacandona y, en particular, la región de Marqués de Comillas, han experimentado las mayores tasas de deforestación dentro del Corredor Biológico Mesoamericano (Mora 2008), debido principalmente a la expansión de la ganadería, la apertura de terrenos agrícolas (principalmente maíz, palma de aceite y hule), y en menor escala, la explotación forestal comercial masiva (Noble y Dirzo 1997).

La selva Lacandona es la región mexicana con mayor riqueza mastofaunística (25% del total reportado para el país; Medellín 1994), con 10 especies de roedores pequeños (pertenecientes a 7 géneros; Medellín, 1994). En esta selva, pocos estudios publicados han evaluado la respuesta de roedores a los cambios en la composición y/o configuración espacial del paisaje. El único trabajo publicado sobre roedores en esta zona, fue realizado hace aproximadamente 20 años (Medellin y Equihua 1998), y reporta que la riqueza de roedores es similar entre parcelas de cultivos abandonadas y el bosque maduro. Por tanto, para llevar a cabo estrategias de manejo adecuadas para conservar este importante grupo de organismos es necesario realizar estudios que evalúen los efectos separados de todos estos procesos, tanto a escala de paisaje como de fragmento. Más aún, para organismos pequeños con ámbitos hogareños pequeños, los atributos del fragmento pueden tener un mayor efecto que el del paisaje, por lo que es importante considerar ambas escalas.

OBJETIVO GENERAL

Conocer la respuesta de la comunidad de roedores pequeños a los cambios en la estructura espacial del paisaje en la selva Lacandona, Chiapas.

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1) Identificar los atributos espaciales del paisaje (cantidad de hábitat, número de fragmentos, distancia media entre fragmentos, densidad de borde y cobertura arbórea de la matriz) y del fragmento (área basal de los árboles, tamaño, forma y aislamiento del fragmento) con mayor influencia sobre la densidad de especies, número de individuos y la composición de roedores pequeños.
- 2) Identificar diferencias entre especies en su respuesta a los cambios en la estructura espacial del hábitat.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

- 1) La cantidad de bosque maduro favorece la persistencia de las especies en los fragmentos. Por lo tanto, fragmentos de mayor tamaño y/o ubicados en paisajes con mayor cantidad de cobertura forestal (*i.e.*, mayor cantidad de bosque maduro) tendrán un mayor número de especies y mayor cantidad de individuos.
- 2) El incremento en el aislamiento de los fragmentos puede limitar la capacidad de movimiento de las especies y su probabilidad de colonización de los fragmentos. Por lo tanto, se espera que los fragmentos más aislados presenten menos especies y menor cantidad de individuos.
- 3) El tipo de matriz que rodea a los fragmentos tiene un impacto directo sobre diversos procesos ecológicos a escala de paisaje (*e.g.*, complementación y suplementación del paisaje, efecto de vecindario, dinámicas de fuente-sumidero, efecto rescate; Dunning et al. 1992, Taylor et al. 1993). Se espera que matrices más arboladas presenten condiciones de sombra y cobertura del dosel más similares al bosque maduro que las matrices menos arboladas. Esto tiene importancia en la movilidad de especies que prefieren no cruzar los bordes (Reid 2009), por lo que este factor tendrá un efecto positivo sobre el número de especies y la abundancia de individuos.
- 4) La fragmentación y la forma de los fragmentos se encuentran íntimamente relacionadas con la densidad de borde, ya que a medida que aumenta la fragmentación y los fragmentos se hacen más irregulares, la densidad de borde aumenta (Fahrig 2003). Puesto que el borde puede tener efectos tanto positivos como negativos sobre la biodiversidad (Yahner 1988, Murcia 1995), la respuesta de los roedores a los cambios en fragmentación, en la forma de los fragmentos y en la densidad de borde dependerá de sus características biológicas y

ecológicas (*e.g.*, dieta, reproducción, tamaño del área de actividad, capacidad de dispersión). Así, la respuesta de los roedores a estos cambios diferirá entre especies. Por ejemplo, se espera que las especies tolerantes a los bordes (*e.g.*, con dietas más generalistas) aumenten sus abundancias en paisajes más fragmentados, con más densidad de borde y/o en fragmentos más irregulares; mientras que las especies que evitan los bordes, se relacionen negativamente con estos atributos. Por tanto, la respuesta a nivel de la comunidad dependerá de la capacidad de adaptación que tenga la mayoría de los miembros de la comunidad de roedores.

MÉTODOS

Área de estudio

La selva Lacandona se encuentra ubicada en la parte sureste del estado de Chiapas, México; limita al sur y al este con Guatemala y al norte y oeste con las zonas montañosas de Chiapas (16°05'58'' N, 90°52'36'' O; 80 – 500 m s.n.m.). Esta región es una parte importante de la selva Maya -la mayor extensión de bosque tropical en Mesoamérica- y es considerada actualmente uno de los principales focos de deforestación en el Neotrópico (Mora 2008). El clima es caliente y húmedo con lluvias abundantes en verano. La temperatura promedio mensual varía entre 24 y 26 °C, y la precipitación media anual va de 2500 a 3500 mm, con la mayor concentración de lluvias entre junio y noviembre. La altura del dosel es de alrededor de 30 m, con algunos árboles emergentes de hasta 60 m (*e.g.*, *Ceiba pentandra*). Las especies de árboles dominantes incluyen *Dialium guianense*, *Licania platypus*, *Guarea glabra*, *Brosimum alicastrum*, *Pouteria* spp., *Nectandra* spp., *Bursera simaruba*, *Vatairea lundellii*, *Schizolobium parahybum*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Pseudobombax ellipticum*, *Talauma mexicana* and *Aspidosperma cruentum* (Martínez et al. 1994).

Sitios de estudio

El trabajo de campo se realizó en dos zonas separadas por el río Lacantún: la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (ZNR, lado oeste del río), la cual comprende 331,200 ha de bosque en buen estado de conservación, y la región de Marqués de Comillas (RMC, lado este), que comprende 203,999 ha de fragmentos de bosque, pastizales, cultivos y asentamientos humanos (Fig. 1). Se seleccionaron tres sitios control dentro de la ZNR, separados por más de 4 km entre sí y al menos a 1 km de distancia del río Lacantún (Fig. 1). En RMC se seleccionaron 9 fragmentos con tamaños de entre 3 y 80 ha. No se muestrearon fragmentos de bosque que estuvieran dañados

por fuego o tala selectiva para controlar el efecto que estos factores pueden tener sobre las comunidades de roedores.

Siguiendo el diseño propuesto por Brennan et al. (2002), se caracterizó la configuración espacial de los paisajes alrededor de cada fragmento focal utilizando un buffer de 100 ha (564 m de radio desde el centro geográfico de cada fragmento), con imágenes de satélite recientes (SPOT, marzo 2011) y el programa GIS GRASS (GRASS 2001). Asimismo, se utilizó una clasificación supervisada con GIS SPRING (Camara et al. 1996), considerando seis tipos de coberturas: bosque maduro, bosque secundario, cultivos altos (*e.g.*, plantaciones de palma y hule), cultivos bajos (*e.g.*, plantaciones de maíz, chile y frijol), pastizales y asentamientos humanos. En total, la exactitud de la clasificación fue aceptable (77%). El muestreo de roedores en los sitios control se enfocó en el centro de un área circular (paisaje) de 100 ha, alejado del borde con el río Lacantún por al menos 2 km. Estos sitios representaron paisajes continuos con 100% de cobertura forestal.

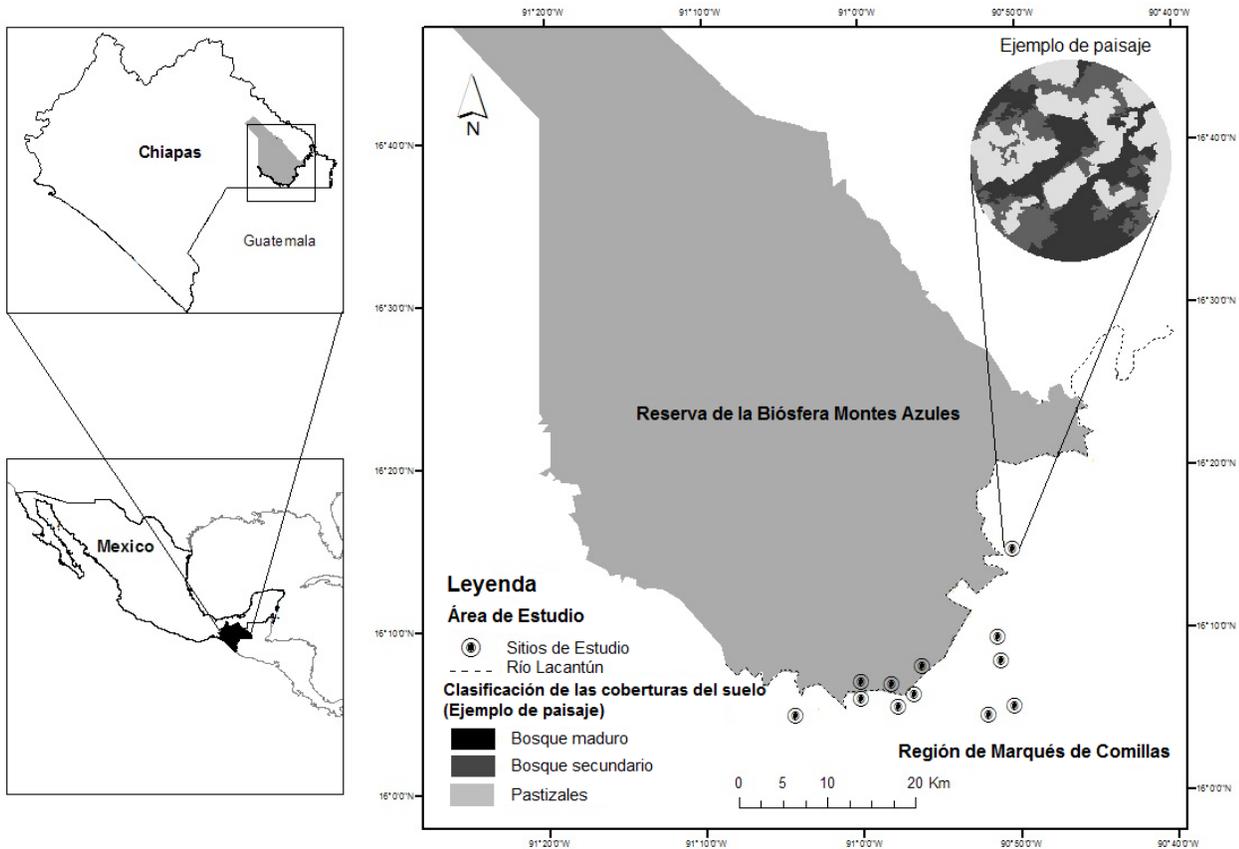


Figura 1. Área y sitios de estudio en la selva Lacandona, Chiapas. Los círculos concéntricos muestran la ubicación de los nueve fragmentos focales y tres sitios control así como la delimitación de los paisajes de 100 ha alrededor de éstos. También se muestra en la esquina superior derecha un ejemplo de paisaje con diferentes coberturas en distintos tonos de grises. Modificado de Garmendia (2013).

Métricas espaciales del paisaje

Dentro de cada paisaje de 100 ha se calcularon cinco métricas espaciales: porcentaje de cobertura forestal remanente (PCF; *i.e.*, porcentaje del paisaje cubierto por bosque maduro), número de fragmentos de bosque maduro (*i.e.*, grado de fragmentación), densidad de borde (DB; densidad de borde bosque maduro-matriz por unidad de área, expresado como m/ha), distancia media entre fragmentos (DMF; *i.e.*, la distancia media del fragmento focal a todos los fragmentos en el paisaje)

e índice de cobertura arbórea en la matriz (CAM). Para estimar el índice CAM primero se calculó el porcentaje de la matriz compuesto por diferentes tipos de coberturas [asentamientos humanos, potreros, cultivos bajos, cultivos altos, y bosque secundario]. Cada uno de estos porcentajes se multiplicó por un valor de cobertura arbórea, dando el valor más bajo a la matriz compuesta por asentamientos humanos (1), seguido del potrero (2), cultivos bajos (3), cultivos altos (4) y bosques secundarios (5). Estos valores son un indicador de la heterogeneidad del hábitat y de la disponibilidad de refugios y alimento (en orden creciente), dentro de cada cobertura en la matriz. Finalmente, se sumaron todos los valores obtenidos para todos los tipos de coberturas existentes en la matriz de cada paisaje y este valor se dividió entre 5, obteniendo así un valor promedio del grado de cobertura arbórea de la matriz en cada paisaje:

$$\text{CAM} = [(1 \times \% \text{ asentamientos humanos}) + (2 \times \% \text{ pastizales}) + (3 \times \% \text{ cultivos bajos}) + (4 \times \% \text{ cultivos altos}) + (5 \times \% \text{ bosques secundarios})]/5$$

Así, la matriz con menor cobertura será aquella compuesta totalmente por asentamientos humanos ($\text{CAM} = (100\% \times 1)/5 = 20$), mientras que la matriz con mayor cobertura será aquella compuesta totalmente por bosques secundarios ($\text{PM} = (100\% \times 5)/5 = 100$).

Métricas del fragmento

Además de las métricas del paisaje, se calcularon cinco métricas a escala del fragmento: tamaño, forma, aislamiento y área basal total de árboles. La forma del fragmento se calculó usando el índice de forma propuesto por Forman y Godron (1986): $F = P/\sqrt{A\pi}$, donde P es el perímetro del fragmento y A es el área medida en metros. Este índice tiene un valor de 1 para fragmentos de forma circular, y aumenta su valor a medida que aumenta la complejidad de la forma. Para medir el aislamiento se obtuvo la distancia euclidiana al fragmento vecino más próximo (borde-borde).

Para obtener el área basal de los árboles se hicieron muestreos de vegetación en cada sitio en 5 parcelas circulares de 8 m de radio (una parcela en cada arista de la rejilla de trampas y otra en el centro; Fig. 2). Dentro de estas parcelas se contaron y midieron los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) >2.5 cm, y se estimó el área basal total. Esto porque numerosos estudios han demostrado que la densidad de árboles grandes y el área basal total son buenos indicadores del grado de perturbación del fragmento (*e.g.*, Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a), y porque se sabe que en bosques tropicales el área basal es un estimador preciso de la disponibilidad de frutos (Chapman et al. 1992).

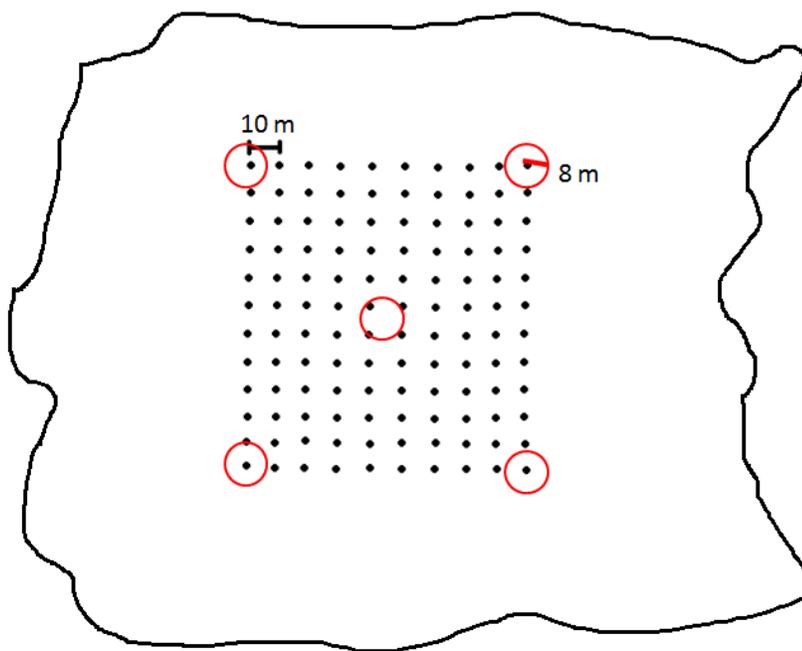


Figura 2. Ubicación espacial de las trampas Sherman en cada sitio. Los círculos denotan la ubicación de las parcelas en las que se tomaron los datos del área basal de la vegetación.

Muestreo de roedores

En cada fragmento y sitio de bosque continuo se colocaron 120 trampas Sherman en una rejilla rectangular de 10 X 12 trampas con una separación de 10 m entre trampas (Fig. 2). La rejilla se ubicó en el centro del fragmento para evitar efectos de confusión debidos efectos de borde. También se evitó poner trampas en claros dentro de los fragmentos para controlar el efecto de este factor. La forma de la rejilla varió en función de la forma del fragmento (*i.e.*, en fragmentos alargados la rejilla fue mucho más larga que ancha). Las trampas fueron revisadas durante 8 días consecutivos (96 días de muestreo en total, esfuerzo total por paisaje = 960 trampas-noche). Para seleccionar el tipo de cebo se realizó un pre-muestreo de 8 días en la región, donde se probaron 3 tipos de cebos (*i.e.*, crema de cacahuete, avena y vainilla; avena y vainilla; y semillas de girasol y vainilla). Durante este experimento se comprobó que los cebos sin crema de cacahuete atrajeron menor cantidad de hormigas y más roedores, por lo que finalmente se optó por colocar una mezcla de avena, semillas de girasol y vainilla.

Las trampas se colocaron entre los meses de abril y agosto de 2011 y 2012, abarcando la temporada de secas (abril-mayo) y de lluvias (junio-agosto). Para evitar sesgos debidos a las diferencias entre estaciones en la fenología de los árboles y disponibilidad de recursos, se alternaron aleatoriamente los sitios muestreados. Las trampas fueron colocadas en el suelo, por lo que en este estudio no se consideraron las especies arborícolas. Los individuos capturados fueron marcados temporalmente con una mancha de violeta de genciana en el vientre y liberados. Esto con el fin de identificar organismos recapturados y obtener una medida precisa de la abundancia de cada especie en cada año (*i.e.*, sin contar nuevamente a los individuos recapturados).

Análisis estadísticos

Para evaluar la completitud del muestreo dentro de cada sitio (*i.e.*, el porcentaje de especies muestreadas del total presente en cada sitio), realizamos el análisis de cobertura de muestreo propuesto por Chao y Shen (2010) con el programa iNEXT (Hsieh et al. 2013):

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

donde n es el número de individuos, f_1 es el número de singletons (*i.e.*, número de especies con un solo individuo en la muestra), y f_2 es el número de doubletons (*i.e.*, número de especies con dos individuos en la muestra). Con base en este índice, encontramos que durante el 2011 la completitud del muestreo en el fragmento F2 fue muy baja (< 50%) y en otros cuatro sitios no fue posible calcularla debido a la falta de individuos (fragmentos F3 y F4) o a la presencia únicamente de singletons (F1 y F5; Cuadro 1). En 2012 en tres sitios la completitud del muestreo fue menor al 75% y en el fragmento F5 únicamente se registró un doubleton (Cuadro 1). Así, las características de estas muestras (*e.g.*, baja riqueza, elevado número de singletons, ver sitios F1, F3, F4 y F5; Cuadro 1) no nos permitieron estimar la riqueza de especies presentes en cada sitio. Por lo tanto, debido a las variaciones en la completitud de las muestras, se decidió trabajar con la densidad de especies (*i.e.*, número de especies por esfuerzo de muestreo) ya que los valores observados no pueden considerarse valores de riqueza de especies en todos los sitios.

Cuadro 1. Número de individuos (Ab) y especies (S) de roedores capturados en cada sitio durante 2011 y 2012 en tres sitios control (BC) y 9 fragmentos (F) en la selva Lacandona, Chiapas, México. Los fragmentos se encuentran ordenados de menor a mayor de acuerdo con su tamaño. Se indican también el número de singletons (f_1) y doubletons (f_2), así como la cobertura del muestreo (\hat{C}) en cada caso.

Sitio	2011					2012				
	Ab	S	f_1	f_2	\hat{C} %	Ab	S	f_1	f_2	\hat{C} %
BC1	7	3	1	0	86	7	3	2	0	71
BC2	10	3	1	0	90	4	2	1	0	75
BC3	19	4	1	1	95	7	2	0	0	100
F1	2	2	2	0	-	15	3	2	0	87
F2	5	4	3	1	49	8	2	0	0	100
F3	0	0			-	3	1	0	0	100
F4	0	0			-	5	2	0	1	100
F5	2	2	2	0	-	2	1	0	1	-
F6	11	3	0	1	100	3	1	0	0	100
F7	16	3	0	1	100	10	3	2	0	80
F8	10	3	0	1	100	12	4	1	1	93
F9	5	3	1	2	90	7	3	2	0	71

(-) en estos sitios no se pudo calcular la cobertura del muestreo debido a que sólo se muestrearon singletons o doubletons.

Para identificar los atributos del fragmento y del paisaje con mayor influencia sobre la densidad de especies y número de individuos (objetivo 1), utilizamos análisis de regresión múltiple con modelos lineales generalizados (GLM, Crawley 2002) usando R (R Development Core Team 2012). Se fijó un error tipo Poisson y la función liga log, como es sugerido para variables dependientes de tipo conteo; y se corrigió la sobredispersión de los datos (Crawley 2002). Para evitar problemas de colinealidad entre variables independientes, primero se revisaron las relaciones entre las variables espaciales con correlaciones de Pearson y con el factor de inflación de la varianza (VIF; Neter et al. 1990). Valores de VIF > 10 indican colinealidad “severa” (Neter et al. 1990). Así, los factores con VIF > 10 fueron retirados de los modelos múltiples. Estos fueron el índice CAM, la DMF y la DB (Cuadro A1). Esta metodología es considerada adecuada cuando las

variables omitidas en los modelos son consideradas en la interpretación final de los resultados (Dormann et al. 2012). Siguiendo las recomendaciones de Smith et al. (2009), para identificar el efecto relativo de los atributos del fragmento o del paisaje que afectan en mayor medida la comunidad de mamíferos se evaluó el modelo completo (*i.e.*, el modelo que incluye todas las métricas del fragmento y del paisaje que no fueron colineales). Para reducir la probabilidad de cometer el error estadístico tipo I, se aplicó la corrección de Bonferroni para pruebas múltiples (*i.e.*, dado que se hicieron 5 análisis, el valor de significancia para este estudio fue de $P < 0.01$).

Para evaluar la similitud en composición de especies (presencia/ausencia) entre los 12 sitios de estudio, se utilizó un dendrograma de similitud construido con el índice de similitud de Jaccard y el método de agrupamiento UPGMA. Para evaluar el efecto de los atributos del fragmento y del paisaje sobre la composición de especies y su abundancia relativa (objetivo 2) se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) usando el paquete estadístico “vegan” en R (Oksanen et al. 2012). Seleccionamos esta prueba ya que es un análisis robusto con variables múltiples correlacionadas (Palmer 1993). Para evitar la colinealidad entre las 10 variables espaciales que se incluyeron en el modelo, se eliminaron aquellas que presentaron los valores de $VIF > 10$ (*i.e.*, distancia media entre fragmentos, cobertura arbórea de la matriz y densidad de borde). Para ejecutar el CCA con todos los sitios en 2011, los ceros en los sitios donde no hubo capturas (sitios F3 y F4) fueron convertidos a 0.000001. Esto para incluir todos los sitios en el modelo, ya que el cero fue una falta de individuos, no de muestreo. Finalmente, se realizó una prueba de permutación para evaluar el modelo y la relación entre las variables espaciales y los dos ejes principales del CCA.

RESULTADOS

Con un esfuerzo total de muestreo de 23,040 noches-trampa, se capturaron seis especies de roedores. En promedio se muestrearon 85 ± 2 individuos terrestres por año (87 individuos en 2011 y 83 individuos en 2012; éxito de captura promedio por año = 0.7%). La especie con el mayor número de individuos en ambos años fue *Heteromys desmarestianus* (36.8% y 30.1% de los individuos capturados en 2011 y 2012, respectivamente), seguido de *Oryzomys* sp. (12.6% y 39.8%), *Peromyscus mexicanus* (19.5% y 12%) y *Sigmodon toltecus* (20.7% y 16.9%). *Ototylomys phyllotis* (6.9% y 1.2%) y *Tylomys nudicaudus* (capturado sólo en 2011, con 3.4% del total de individuos) fueron las especies con el menor número de individuos (Fig. 3). *Sigmodon toltecus* fue capturado únicamente en los fragmentos. Las dos especies arborícolas no fueron incluidas en los siguientes análisis debido a que el método de muestreo fue diseñado para capturar especies terrestres.



Figura 3. Especies de roedores terrestres capturadas en nueve fragmentos (Región de Marqués de Comillas) y tres sitios control (Reserva de la Biósfera Montes Azules) en la selva Lacandona, México.

Ninguna de las variables espaciales tuvo un efecto significativo sobre el número de especies en 2011 (Cuadro 2 y Cuadro A2 en apéndice). En 2012, los fragmentos más grandes ($t = 3.99$, g.l. = 1, $P = 0.01$), más irregulares ($t = 2.69$, g.l. = 1, $P = 0.04$), más aislados ($t = 2.72$, g.l. = 1, $P = 0.04$) y con menor porcentaje de cobertura forestal en el paisaje ($t = -3.11$, g.l. = 1, $P = 0.03$) presentaron mayor riqueza de especies, sin embargo, estos valores no fueron significativos al considerar la corrección de Bonferroni ($P < 0.01$; ver Métodos). Cuando se consideró el número acumulado de especies de los dos años tampoco se encontraron relaciones significativas (Cuadros 2 y A2).

Al igual que la riqueza de especies, el número de individuos en 2011 no estuvo relacionado significativamente con ninguna de las variables espaciales consideradas. El número de individuos

capturado en 2012 se relacionó positivamente con el tamaño ($t = 2.75$, g.l. = 1, $P = 0.04$) y el aislamiento ($t = 2.96$, g.l. = 1, $P = 0.03$) del fragmento, y a escala de paisaje, se relacionó negativamente con la cobertura forestal ($t = -3.18$, g.l. = 1, $P = 0.03$). Sin embargo, de nuevo, aplicando la corrección de Bonferroni ninguna de estas relaciones son significativas.

Cuadro 2. Resumen de los atributos del fragmento y del paisaje que se relacionaron con la densidad de especies y el número de roedores en la selva Lacandona, México.¹

Variable de respuesta ²	Fragmento				Paisaje 100-ha	
	AB	T	F	A	Fr	PCF
S_{2011}	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
S_{2012}	n.s.	(+)	(+)	(+)	n.s.	(-)
S_{TOTAL}	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Ab_{2011}	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Ab_{2012}	n.s.	(+)	n.s.	(+)	n.s.	(-)

¹AB, área basal de los árboles; T, tamaño de fragmento; F, índice de forma; A, aislamiento de fragmento; Fr, grado de fragmentación (*i.e.* número de fragmentos); PCF, porcentaje de cobertura forestal remanente (cantidad de hábitat). Los símbolos (+) y (-) indican las variables con tendencia a una relación (positiva o negativa) significativa ($P < 0.05$) en los análisis de regresión múltiple; n.s. = no significativo ($P > 0.05$). Los resultados detallados se muestran en el apéndice (Cuadro A2).

²Variables de respuesta: S = densidad de especies en 2011, 2012 y las acumuladas en los dos años (total), Ab = número total de individuos capturados en cada año.

Considerando la similitud de especies en términos de presencia o ausencia, en general todos los sitios compartieron 25% de las especies. Sin embargo, los bosques continuos (C) y los fragmentos más grandes (F8 y F9) se agruparon con el 65% de las especies compartidas (Fig. 4).

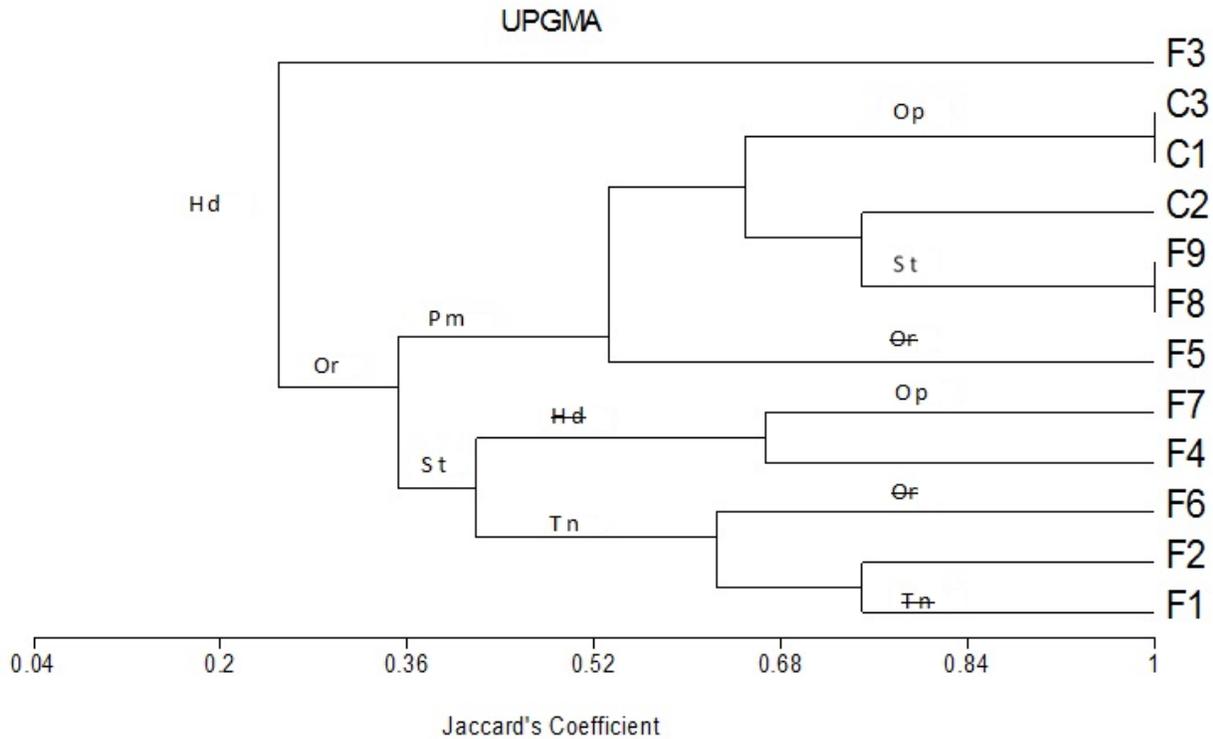


Figura 4. Similitud en composición de especies entre 9 fragmentos (F) de bosque y 3 sitios dentro del bosque continuo (C) en la selva Lacandona, México. Método de agrupamiento UPGMA e índice de similitud de Jaccard. Los fragmentos están numerados en orden creciente con base en su tamaño, siendo el F1 el más pequeño. Los nombres de las especies tachados significan que la especie no está en esos sitios. Especies: Hd, *Heteromys desmarestianus*; Or, *Oryzomys* sp; Pm, *Peromyscus mexicanus*; Op, *Ototylomys phyllotis*; Tn, *Tylomys nudicaudus*; St, *Sigmodon toltecus*

Evaluando la relación entre los atributos espaciales y la composición y abundancia de las especies en cada año por separado, se encontró que en 2011 el primer eje estuvo significativamente relacionado con el aislamiento ($r = -0.91$, $P = 0.04$) y en menor medida con el tamaño del fragmento ($r = 0.67$, $P = 0.07$) y el área basal ($r = 0.6$, $P = 0.09$). Asimismo, los dos primeros ejes explicaron el 80.5% de la varianza (60.3% y 20.1% cada eje; Fig 5a), y el modelo fue significativo ($P = 0.04$).

En 2012, el primer eje se asoció con el aislamiento ($r = -0.83$, $P = 0.06$), mientras que el porcentaje de cobertura forestal se asoció mayormente al eje 2 ($r = -0.76$, $P = 0.08$). Entre los dos primeros ejes explicaron el 79.1% de la varianza (50.2% y 28.9% cada eje), sin embargo, el modelo no fue significativo ($P = 0.12$; Fig 5b). En ambos años, *Sigmodon toltecus* estuvo asociado a sitios aislados, *Ototylomys phyllotis* a sitios con mayor cobertura forestal y *Heteromys desmarestianus* a sitios más grandes y con mayor área basal de los árboles.

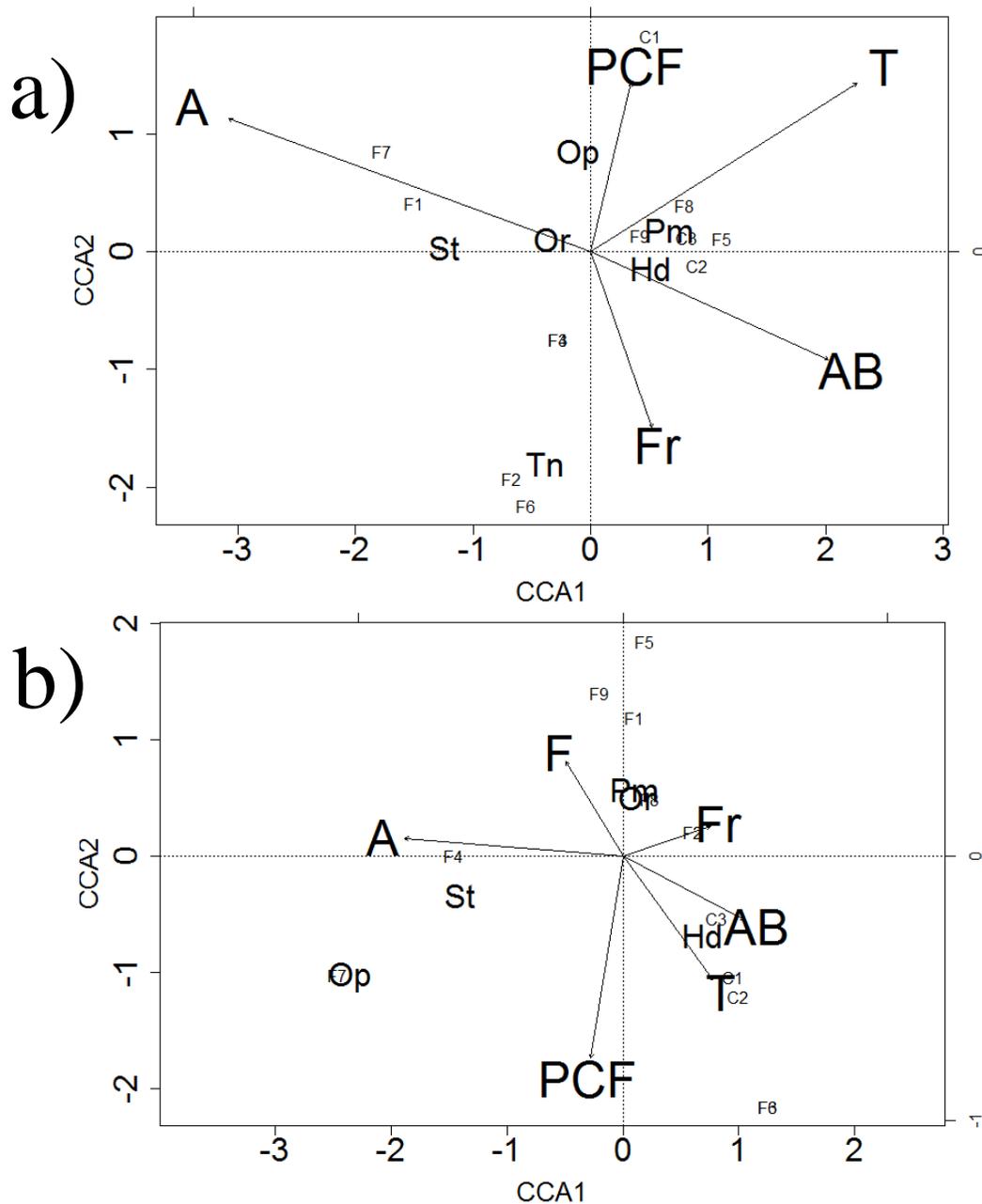


Figura 5. Impacto de atributos espaciales del fragmento y del paisaje sobre la composición y abundancia de roedores en 9 fragmentos de bosque (F) y 3 sitios dentro del bosque continuo (C) en la selva Lacandona, México. Se muestran por separado los resultados para el año 2011 (a) y 2012 (b). Atributos espaciales: AB, área basal de los árboles; T, tamaño de fragmento; F, índice de forma; A, aislamiento de fragmento; Fr, grado de fragmentación (*i.e.* número de fragmentos); PCF, porcentaje de cobertura forestal remanente (cantidad de hábitat). Los fragmentos están numerados en orden creciente con base en su tamaño, siendo el F1 el más pequeño. Especies de roedores: Hd, *Heteromys desmarestianus*; Or, *Oryzomys* sp; Pm, *Peromyscus mexicanus*; Op, *Ototylomys phyllotis*; Tn, *Tylomys nudicaudus*; St, *Sigmodon toltecus*

DISCUSIÓN

Los principales resultados de este estudio indican que: 1) el número de roedores en los sitios de estudio es relativamente bajo, 2) la densidad de especies y el número de individuos no respondieron de manera consistente (en ambos años) a los cambios en la estructura espacial de los fragmentos y los paisajes, y 3) las especies responden de manera diferente a los cambios en la estructura espacial del hábitat dependiendo de sus características ecológicas (*e.g.*, dieta y preferencia de hábitat). A continuación se discute en detalle cada uno de estos hallazgos.

Los roedores en las regiones tropicales

El número de individuos capturados en ambos años (85 ± 2 individuos en 11,520 noches-trampa, en cada año; éxito de captura = 0.7%) fue uno o dos órdenes de magnitud más bajo que lo reportado por otros autores en otros bosques tropicales húmedos. Por ejemplo, Pardini (2004) capturó 1,725 individuos en 46,656 noches-trampa (éxito de captura = 3.6%) en fragmentos ubicados en un paisaje altamente deforestado de Mata Atlántica, Brasil. En otro estudio de la misma región, Pardini et al. (2005) capturaron 915 individuos en 4,576 noches-trampa (éxito 19.9%). Estas diferencias pueden deberse a que además de las trampas Sherman, estos autores usaron también trampas de caída (pitfall), las cuales incrementan la cantidad de individuos capturados (Pardini 2004, Pardini et al. 2005). De manera interesante, Wright et al. (2000), en Panamá, capturaron 152 individuos en 11,185 noches-trampa (éxito 1.3%) utilizando únicamente trampas Sherman. Por tanto, el método de muestreo parece ser un factor fundamental en el éxito de captura para estos organismos.

En la región de estudio, Medellín y Equihua (1998) tuvieron también un éxito de captura bajo para todos los mamíferos en general (4.6%), sin embargo lo ubican dentro de lo reportado para otros bosques tropicales (2.5% – 6.3% éxito de captura en bosques tropicales, *revisado por* Medellín y Equihua 1998). Medellín (1992) indica que las densidades de roedores en las áreas Neotropicales es típicamente bajo, más aún donde la fauna de mamíferos de mayor talla se encuentra intacta. Esto es algo típico de sitios tropicales donde las poblaciones de roedores son más afectadas por interacciones bióticas que en los bosques templados, donde los filtros ambientales juegan un papel más importante (Dobzhansky 1950, Schemske 2008). En la selva Lacandona, la fauna de mamíferos aún se encuentra bien representada, lo cual podría explicar la poca abundancia de roedores.

En los Tuxtlas, Sánchez-Cordero y Fleming (1993) encontraron altas densidades poblacionales de *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus* en fragmentos de selva. En la selva Lacandona, aunque ambas especies son las más abundantes, sus abundancias no alcanzan dicha magnitud (Selva Lacandona: hasta 7.6 ind/ha; Los Tuxtlas hasta 50 ind/ha, Sánchez-Cordero y Fleming 1993). La región de los Tuxtlas presenta un grado mayor de pérdida de hábitat: para inicios de 1986, aproximadamente el 84% de la selva original se había perdido (Dirzo y García 1992); lo cual, junto con la cacería, ha llevado a un proceso de defaunación severo ya que los mamíferos de tallas medianas y grandes han desaparecido o presentan abundancias muy bajas (Dirzo y Miranda 1990). La ausencia de estos mamíferos puede estar disminuyendo las presiones de competencia y depredación con mamíferos pequeños, y ello podría generar un incremento en las abundancias de algunos roedores (Sánchez-Cordero y Fleming 1993). La comunidad de mamíferos medianos en la selva Lacandona aún se mantiene en buen estado de conservación, incluso en los fragmentos de selva más pequeños (Garmendia 2013). Algunos de estos mamíferos (*e.g.*,

Mustelidae, Felidae y Mephitidae) pueden actuar como depredadores de roedores, lo que podría ayudar a explicar el bajo número de individuos capturados tanto en fragmentos como en bosque continuo dentro de este estudio.

Respuesta de la comunidad de roedores a las variables espaciales

Los resultados de este estudio sugieren que, en general, la comunidad de roedores no responde significativamente, ni de forma consistente (*i.e.*, en ambos años) a los cambios en los atributos espaciales del fragmento y del paisaje, tomados en cuenta, en el bosque tropical fragmentado de la selva Lacandona, México. La densidad de especies y el número de individuos variaron muy poco entre años (2011 y 2012), y sólo en 2012 se observaron algunas tendencias entre los atributos espaciales del paisaje y del fragmento y la densidad de especies y el número de individuos. De manera similar, Medellín y Equihua (1998) no encuentran patrones claros al evaluar la capacidad de los roedores pequeños para incursionar en cultivos abandonados o en bosques secundarios (acahuales) en esta misma región. Esto puede deberse al hecho de que los roedores pequeños neotropicales están adaptados para utilizar hábitats secundarios, y pueden ser muy resilientes a los cambios en la estructura del hábitat (Malcolm, 1997; Pardini et al. 2005).

Otros estudios también han reportado tendencias positivas entre el tamaño del fragmento y la abundancia y riqueza de especies de mamíferos pequeños en paisajes tropicales fragmentados de Brasil (Pardini 2004, Santos-Filho et al. 2012). En particular, Santos-Filho et al. (2012) muestran una gran variación en la riqueza y abundancia de mamíferos pequeños en fragmentos menores a 300 ha. Por otra parte, Pardini et al. (2010) demuestran que en paisajes con alta conectividad y cantidad de hábitat (>30% de cobertura forestal) los fragmentos muestran una riqueza y

abundancia de roedores pequeños similar. En el presente estudio, todos los fragmentos fueron menores a 300 ha y la región aún cuenta con el 50% de la superficie ocupada por bosques maduros y en regeneración (M. Martínez-Ramos, com. pers.). Así, estas características paisajísticas podrían estar favoreciendo la persistencia de las especies en los paisajes.

Por otra parte, la gran variación en la riqueza y abundancia de roedores en cada paisaje puede deberse al hiper-dinamismo de los hábitats fragmentados, ya que estos típicamente sufren aumentos en la mortalidad (y al mismo tiempo, en el reclutamiento) de árboles cerca de los bordes y claros del bosque (Laurance 2002). Estos cambios en la vegetación derivan en numerosos cambios en las condiciones bióticas y abióticas que pueden alterar la heterogeneidad del hábitat y numerosos procesos ecológicos a diferentes escalas (Laurance 2002). Los roedores se sabe que tienen ciclos de vida muy dinámicos (*i.e.*, tiempo de vida corto y alta tasa reproductiva), y su riqueza y abundancia puede ser altamente variable en fragmentos (*e.g.*, Múrua y González 1986, Pardini 2004, Santos-Filho et al. 2012). En este estudio, por ejemplo, en el fragmento F1 en 2011 hubo pocos individuos y especies (Cuadro 1), mientras que en 2012 la abundancia de individuos, particularmente de *Oryzomys* fue muy alta. De manera similar, en los fragmentos F3 y F4 en 2011 no se capturó ningún individuo, sin embargo, en 2012 se capturaron tres individuos de *H. desmarestianus* en F3 y tres individuos de *S. toltecus* y dos de *Oryzomys* sp. en F4. Finalmente también se detectó movimiento de individuos en los parches, con lo cual la colonización y extinción en los fragmentos podrían estar cambiando constantemente.

Diferencias entre especies en su respuesta a los cambios en la configuración espacial del hábitat

Las especies de mamíferos pequeños difieren en su respuesta a los cambios en el paisaje. Éstas pueden verse favorecidas por la pérdida de cobertura de vegetación nativa y su conversión a otros tipos de cobertura que les puedan ofrecer recursos como dieta, refugio y/o sitios de anidamiento (Gascon et al. 1999, Pardini 2004). Las especies con preferencias de hábitat generalistas, o propias de los hábitats nuevos (*i.e.* matriz), pueden verse favorecidas por las nuevas condiciones creadas en la matriz antropogénica o por los bordes de hábitat (Klingbeil y Willig 2009). En este sentido, a nivel de especie, se observó que *Sigmodon toltecus* no fue capturada en el bosque continuo y, de hecho, fue más abundante en los fragmentos más aislados (Fig. 5 a y b). Esta especie puede ser particularmente abundante en pastizales y claros (Estrada et al. 1994, Medellín y Equihua 1998), pero también se encuentra en bosques húmedos, bosques secos y plantaciones de caña de azúcar, café, arroz y palma africana (Ceballos y Oliva 2005). Algunos estudios también sugieren que esta especie puede convertirse en plaga en algunos campos de cultivo (Villa y Whisson 1995, Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer 2000). De hecho, existen evidencias de que esta especie es capaz de cruzar carreteras y tiene una dieta generalista que incluye tallos, frutos, semillas, insectos y huevos de aves (Mora 2000, Reid 2009). Estos resultados indican que especies de roedores como *S. toltecus* pueden verse favorecidas por los cambios espaciales derivados de la pérdida y fragmentación del bosque tropical.

En contraste con *S. toltecus*, *Heteromys desmarestianus* fue más abundante en sitios con mayor área basal de árboles y menor grado de aislamiento. Esto podría indicar que esta especie es dependiente de zonas más conservadas y con más disponibilidad de frutos, ya que el área basal de árboles es un buen indicador del grado de perturbación del fragmento y de la disponibilidad de

frutos (Chapman et al. 1992). *Heteromys desmarestianus* es principalmente granívora (Sánchez-Cordero y Fleming 1993) y es de gran importancia para la dispersión de semillas en los bosques tropicales (Sánchez-Cordero y Fleming 1993, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998, Villa y Cervantes 2002, Reid 2009). Por tanto, la escasez de frutos y semillas en fragmentos con menor área basal podría explicar la menor abundancia de esta especie dentro de los sitios.

Implicaciones para la conservación

Este estudio demuestra que los cambios en la estructura del paisaje y del fragmento no afectan significativamente el número de especies e individuos de roedores terrestres pequeños en la selva Lacandona. Esto puede deberse a que, a nivel regional, el grado de deforestación aún no es severo (con aproximadamente 50% de cobertura de bosque maduro y en regeneración) y aun existe una elevada conectividad. Por otra parte, la heterogeneidad de la matriz, así como la gran variedad de cultivos en la región, pueden estar favoreciendo la persistencia de las especies. Existen evidencias que indican que los cultivos mixtos ofrecen más alternativas de alimento a los roedores y pueden contener una alta diversidad de especies (Cruz et al. 2010). Asimismo, paisajes con matrices más heterogéneas (*i.e.*, con mayor diversidad de coberturas) mantienen una mayor riqueza de especies que aquellos con matrices más homogéneas (Tschardt et al. 2005). Todos estos factores pueden contribuir al movimiento de individuos entre fragmentos y aumentar la disponibilidad de alimento y de refugio (Dunning et al. 1992, Pires et al. 2002, Pardini et al. 2010, Fahrig et al. 2011).

El escenario, por tanto, parece ser positivo para la conservación de este grupo de organismos, al menos a nivel de la comunidad. Sin embargo, las tasas de deforestación en la región continúan siendo muy altas, por lo que se espera que la cantidad de bosques primarios en la región siga disminuyendo, lo que podría amenazar a las comunidades de roedores. La desaparición de un

mayor número de fragmentos podría causar la extinción local de las especies más raras (que sólo se encuentran en pocos fragmentos).

Finalmente, aunque no observamos cambios drásticos a nivel de la comunidad, la persistencia de las poblaciones de algunas especies podría estar amenazada. Por ejemplo, *Heteromys desmarestianus* fue más abundante en los fragmentos con mayor área basal, y existen evidencias de que el área basal tiende a disminuir en fragmentos más pequeños (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a, 2006b). Así, esta especie parece ser más sensible a los cambios en la vegetación que pueden derivarse de los cambios de uso de suelo. Por otro lado, *Ototylomys phyllotis* estuvo positivamente asociada a paisajes con mayor cobertura forestal, lo que demuestra que es una especie particularmente vulnerable a la pérdida de cobertura forestal. Sin embargo, de manera inversa, especies como *Sigmodon toltecus* parecen verse beneficiadas por el cambio de uso de suelo, ya que estuvo positivamente asociada a paisajes con mayor aislamiento. Por tanto, estudios de monitoreo a largo plazo son necesarios para evaluar las tendencias poblacionales de especies particulares para poder predecir el cambio que sufrirá la comunidad si los patrones de deforestación continúan en el futuro.

LITERATURA CITADA

- Aide, T.M., M.L. Clark, H.R. Grau, D. López-Carr, M.A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M.J. Andrade-Núñez y M. Muñiz. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45: 262-271.
- Andresen, E. 2000. Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. Pp. 11-25, *en*: Entwistle A. y N. Dunstone (Eds). *Priorities for the conservation of mammalian diversity: has the panda had his day?* Cambridge University Press.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006a. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 4159-4179.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006b. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27: 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2009. Conceptualization and measurement of habitat fragmentation from the primates' perspective. *International Journal of Primatology* 30: 497-514.
- Asensio N., V. Arroyo-Rodríguez, J. Dunn y J. Cristóbal-Azkarate. 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica* 41: 768–773.
- Bentley, J.M., C.P. Catterall y G.C. Smith. 2000. Effects of Fragmentation of Araucarian Vine Forest on Small Mammal Communities. *Conservation Biology* 14: 1075–1087.
- Bolger, D.T., A.C. Alberts, R.M. Sauvajot, P. Potenza, C. McCalvin, D. Tran, S. Mazzoni y M.E. Soulé. 1997. Response of rodents to habitat fragmentation in coastal Southern California. *Ecological Applications* 7: 552-563.
- Brennan, J.M., Bender, D.J., Contreras, T.A. y Fahrig, L. 2002. Focal patch landscape studies for wildlife management: optimizing sampling effort across scales. Pp. 68–91, *en* Liu, J. y Taylor, W.W. (Eds). *Integrating Landscape Ecology Into Natural Resource Management*. Cambridge University Press, Cambridge, USA..

- Brewer, S.W. y M. Rejmánek. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174.
- Brown, J.H. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Camara, G., R.C.M. Souza, U.M. Freitas, J. Garrido. 1996. Spring: integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modelling. *Computers & Graphics* 20: 395-403.
- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO – Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- Chao A. y T. J. Shen. 2010. Program SPADE: species prediction and diversity estimation. Program and user's guide. CARE, Hsin-Chu, Taiwan. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html>
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, R. Wrangham, K. Hunt, D. Gebo y L. Gardner. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- Cox, M. P., C. R. Dickman y J. Hunter. 2003. Effects of rainforest fragmentation on non-flying mammals of the Eastern Dorrigo Plateau, Australia. *Biological Conservation* 115: 175-189.
- Crawley, M. J. 2002. Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus. New York: Wiley.
- Diamond, J. M. y R. M. May. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. Pp. 163-186, en: May R.M. (Ed) *Theoretical ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Dirzo, R. 1994. Diversidad de la flora de México. CEMEX y Agrupación Sierra Madre, México.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function and diversity: a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Dirzo, R. y M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R., E. Mendoza y P. Ortiz. 2007. Size – related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.

- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Donoso, D.S., A.A. Grez y J.A. Simonetti. 2003. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- Dormann, C.F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, *et al.* 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 35: 1-20.
- Dunning, J.B., B.J. Danielson y R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169–175.
- Ehrlich, P.R. y E.O. Wilson. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science* 253: 758-762.
- Ewers, R.M. y R.K. Didham 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117-142.
- Fahrig, L. 1999. When is a landscape perspective important? Pp. 145–147, *en* Wiens J. A. y M. R. Moss (Eds). *Issues in Landscape Ecology*. International Association for Landscape Ecology, Guelph, Ontario, Canada.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487–515.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F.G. Burel, T.O. Crist, R.J. Fuller, C. Sirami, G.M. Siriwardena y J.L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14: 101-112.
- FAO. 2011. Situación de los Bosques del Mundo 2011. Food and Agriculture Organization, Roma.
- FAO. 2012. Situación de los Bosques del Mundo 2012. Food and Agriculture Organization, Roma.
- Fischer, J. y D.B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280.
- Flores Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Fonseca, G.A.B. y J.G. Robinson. 1990. Forest size and structure: Competitive and Predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation* 53: 265-294.
- Forman, R.T.T., M. Godron. 1986. Landscape ecology. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Garmendia, A. 2013. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad de mamíferos terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas: Una aproximación paisajística. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard, J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical Forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gentile, R. y R. Cerqueira. 1995. Movement patterns of five species of small mammals in a Brazilian restinga. *Journal of Tropical Ecology* 11: 671-677.
- Gibbs, H.K., A.S. Ruesch, F. Achard, M.K. Clayton, P. Holmgren, N. Ramankutty y J.A. Foley. 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Science* 107: 16732-16737.
- Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. Pp. 11-34, en: Soulé, M. E. (Ed.). *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, Nueva York.
- Goodman, S.M. y D. Rakotondravony. 2000. The effects of forest fragmentation and isolation on insectivorous small mammals (Lipotyphla) on the Central High Plateau of Madagascar. *Journal of Zoology* 250: 193-200.
- GRASS Development Team. 2011. Geographic 564 Resources Analysis Support System (GRASS) Software. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Harrington, G.N., A.N.D. Freeman y F.H.J. Crome. 2001. The effects of fragmentation of an Australian tropical rain forest on populations and assemblages of small mammals. *Journal of Tropical Ecology* 17: 225-240.

- Harris, N.L., S. Brown, S.C. Hagen, S.S. Saatchi, S. Petrova, W. Salas, M.C. Hansen, P.V. Potapov, A. Lotsch. 2012. Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science* 336: 1573-1576.
- Hsieh, T.C., K.H. Ma y A. Chao. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/inext/>.
- Klingbeil, B.T. y M.R. Willig. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46: 203-213.
- Kruess, A. y T. Tschamtker 1994. Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological Control. *Science* 264: 1581-1584.
- Laurance, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation* 69: 23-32.
- Laurance, W.F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- Laurance, W.F., T. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance, y E. Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22 year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Leung, L.K.P., C.R. Dickman y L.A. Moore. 1993. Genetic variation in fragmented populations of an Australian rainforest rodent, *Melomys cervinipes*. *Pacific Conservation Biology* 1: 58-65.
- Lidicker, W.Z. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-343.
- Lidicker, W. Z. 2007. Issues in rodent Conservation. Pp. 453-462, en: Wolff, J. y P.W. Sherman. *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. University of Chicago Press.
- Lindell, C.A., S.K. Riffell, S.A. Kaiser, A.L. Battin, M.L. Smith y T.D. Sisk. 2007. Edge responses of tropical and temperate birds. *Wilson Journal of Ornithology* 119: 205-220.

- Malcolm, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Pp. 207–221, *en* Laurance, W.F. y Bierregaard, R.O. (Eds.). *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la selva Lacandona, Chiapas. *Boletín de la sociedad Botánica Mexicana* 54: 99-177.
- Medellín, R. 1992. Community ecology and Conservation of mammals in Maya tropical rainforest and abandoned agricultural fields. Tesis de doctorado. Universidad de Florida, Gainesville, E.U.A.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8: 780-799.
- Medellín, R. y M. Equihua. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35: 13-23.
- Mendes-Oliveira, A.C., Santos, P.G.P., Carvalho-Júnior, O., Montag, L.F.A., Lima, R.C.S., Maria, S.L.S. y Rossi, R.V. Edge effects and the impact of wildfires on populations of small non-volant mammals in the forest-savanna transition zone in Southern Amazonia. *Biota Neotropica* 12: 1-7.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621-1541.
- Minor, E.S., S.M. Tessel, K.A.M. Engelhardt y T.R. Lookingbill. 2009. The role of landscape connectivity in assembling exotic plant communities: a network analysis. *Ecology* 90: 1802-1809.
- Mora, J.M. 2000. Mamíferos silvestres de Costa Rica. Editorial UNED, San José, Costa Rica.
- Mora, F. 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. Pp. 55-84, *en*: CONABIO-CBBMx. Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

- Murúa, R. y L.A. González. 1986. Regulation of numbers in two neotropical rodent species in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 193-200.
- Nasi, R., S. Wunder y J.J. Campos. 2002. Forest Ecosystem Services: can they pay our way out of deforestation? Fondo Global para el Medio Ambiente.
- Neter, J., W. Wasserman, M.H. Kutner. 1990. Applied linear statistical models. Irwin, Chicago.
- Noble, R.I. y R. Dirzo. 1997. Forests as human-dominated ecosystems. *Science* 277: 523-525.
- Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens y Helene Wagner . 2012. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-5. <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan>
- Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74:2215–2230.
- Passamani M. y D. Ribeiro. 2009. Small mammals in a fragment and adjacent matrix in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 305-309.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 13: 2567-2586.
- Pardini, R., S. Marques de Souza, R. Braga-Neto, J.P. Metzger. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124: 253-266.
- Pardini, R., A. de Arruda Bueno, T.A. Gardner, P.I. Prado y J.P. Metzger. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS ONE* 5
- Parry, L., J. Barlow, C.A. Peres. 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 23: 653-662.
- Peres, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian Forest Vertebrates. *Conservation Biology* 15: 1490-1505.

- Perfecto, I. y J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems - A new conservation paradigm. *Annals of the New York Academy of Science* 1134: 173–200.
- Perfecto, I., J.H. Vandermeer y A.L. Wright. 2009. Nature's matrix: linking agriculture, conservation and food sovereignty. Earthscan, EUA.
- Pires, A.S., P.K. Lira, F.A.S. Fernandez, G.M. Schittini y L.C. Oliveira. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 108: 229–237.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652–661.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reid, F.A. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press.
- Ricketts, T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87–99.
- Ries L., R.J. Fletcher, J. Battin y T.D. Sisk. 2004. Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 491-522.
- Sánchez-Cordero, V. y T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Pp. 596-617, en Brown, J. H. y Genoways, H. H. (Eds). *Biology of the family Heteromyidae*. Special Publications American Society of Mammalogists No. 10. Lawrence, Kansas.
- Sánchez-Cordero, V. y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 139-151.
- Sánchez-Cordero, V. y E. Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 7074-7077.
- Santos-Filho, M., C.A. Peres, D.J. da Silva, T.N. Sanaiotti. 2012. Habitat patch and matrix effects on small-mammal persistence in Amazonian forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 21: 1127-1147.

- Simberloff D. y J. Cox. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1: 63-71.
- Schemske, D.W. 2008. Biotic interactions and speciation in the tropics. Pp. 219- 239, en R. Butlin, J. Bridle y D. Schluter (Eds). *Speciation and Patterns of Diversity*. Cambridge University Press.
- Smith, A.C., N. Koper, C.M. Francis y L. Fahrig. 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24: 1271-1285.
- Taylor, P.D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Tejeda-Cruz, C., E.J. Naranjo, A.D. Cuarón, H. Perales y J.L. Cruz-Burguete. 2009. Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of the Lacandon forest, Southern Mexico. *Mammalia* 73: 211-219.
- Thornton, D.H., L.C. Branch y M.E. Sunquist. 2011. The relative influence of habitat loss and fragmentation: Do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecological Applications* 21: 2324-2333.
- Tilman, D., R.M. May, C.L. Lehman, M.A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Tscharntke, T., A.M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter, y C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity — ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Turner, I.M. 1996. Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- van der Ree, R., J.A.G. Jaeger, E.A. van der Grift y A.P. Clevenger. 2011. Effects of Roads and Traffic on Wildlife Populations and Landscape Function: Road Ecology is Moving toward Larger Scales. *Ecology and Society* 16:48

- Vieira M. V., N. Olifiers, A. C. Delciellos, V. Z. Antunes, L. R. Bernardo, C. E.V. Grelle y R. Cerqueira. 2009. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation* 142: 1191–1200.
- Villa, C.B. y D. Whisson. 1995. Los roedores plaga como un problema en cultivos de caña de azúcar. *Ciencia y Desarrollo* 21:62-69
- Villa, B. y F. Cervantes. 2002. Los mamíferos de México. Grupo Editorial Iberoamérica, México D.F.
- Viveiros de Castro, E.B. y F.A.S. Fernández. 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 119: 73-80.
- Wilcox, B.A. y D.D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125: 879-887.
- Wright, S.J., M.E. Gompper y B. Deleon. 1994. Are large predators keystone species in neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71: 279–294.
- Wright, S.J., H. Zeballos, I. Domínguez, M.M. Gallardo, M.C. Moreno y R. Ibáñez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.
- Yahner, R.H. 1988. Changes in Wildlife Communities Near Edges. *Conservation Biology* 2: 333-339.

APÉNDICE

Cuadro A1. Coeficientes de correlación de Pearson y factores de inflación de varianza (VIF; en paréntesis) para cada variable espacial en doce paisajes en la selva Lacandona, México.

	Fragmento			Paisaje				
	T	A	F	Fr	PCF	CAM	DMF	DB
Fragmento								
AB	0.47 (1.28)	-0.48 (1.31)	-0.32 (1.11)	-0.13 (1.02)	0.42 (1.21)	0.41 (1.20)	-0.53 (1.39)	-0.17 (1.03)
T		-0.38 (1.17)	-0.65 (1.74)	-0.54 (1.42)	0.84 (3.39)	0.82 (3.08)	-0.97 (16.99**)	-0.47 (1.28)
A			0.11 (1.01)	-0.20 (1.04)	-0.11 (1.01)	-0.20 (1.04)	0.53 (1.40)	-0.04 (1.00)
F				0.62 (1.62)	-0.53 (1.39)	-0.93 (7.10*)	0.67 (1.80)	0.44 (1.25)
Paisaje								
Fr					-0.53 (1.39)	-0.68 (1.86)	0.42 (1.21)	0.94 (8.59*)
PCF						0.68 (1.86)	-0.77 (2.46)	-0.46 (1.27)
CAM							-0.80 (2.78)	-0.53 (1.39)
DMF								0.38 (1.17)

Las variables espaciales fueron calculadas a escala de fragmento (AB, área basal de los árboles; T, tamaño; A, aislamiento; y F, forma), y a escala de paisaje, dentro de un buffer de 100 ha (Fr, fragmentación; PCF, porcentaje de cobertura forestal o cantidad de hábitat; CAM, cobertura arbórea de la matriz; DMF, distancia media entre fragmentos; y DB, densidad de borde). Los coeficientes de correlación de Pearson en negritas son significativos ($P \leq 0.05$). Los valores del VIF con un asterisco (*) indican “posible” colinealidad, mientras que dos asteriscos (**) indican “severa” colinealidad (VIF > 10; Neter et al. 1990).

Cuadro A2. Atributos espaciales del hábitat y su influencia en la densidad de especies y el número de roedores en 2011 y 2012, en la selva Lacandona, Chiapas. Los valores de *P* con un asterisco (*) indican que la relación fue significativa. Ninguna de las relaciones fue significativa después de aplicar la corrección de Bonferroni para pruebas múltiples (*i.e.*, $P < 0.006$). AB = área basal de los árboles, T = tamaño del fragmento, F = forma del fragmento, A = aislamiento del fragmento, Fr = número de fragmentos, PCF = porcentaje de cobertura forestal remanente.

Variable de respuesta	Parámetro	ES	t	VIF	<i>p</i>
<i>S</i> ₂₀₁₁					
Intercepto	0.042	1.128	0.038		0.971
AB	0.133	0.207	0.642	1.783	0.549
T	0.002	0.003	0.726	7.599	0.500
F	0.148	0.117	1.267	3.736	0.261
A	0.001	0.004	0.226	2.723	0.830
Fr	-0.192	0.205	-0.937	3.394	0.392
PCF	-0.003	0.014	-0.236	5.008	0.823
<i>S</i> ₂₀₁₂					
Intercepto	0.469	0.420	1.116		0.315
AB	-0.104	0.093	-1.122	1.564	0.313
T	0.004	0.001	3.994	7.237	0.010*
F	0.097	0.036	2.689	2.530	0.043*
A	0.004	0.002	2.715	2.876	0.042*
Fr	-0.042	0.064	-0.654	2.860	0.542
PCF	-0.014	0.005	-3.114	4.504	0.026*
<i>S</i> _{TOTAL}					
Intercepto	0.839	0.503	1.667		0.156
AB	0.036	0.101	0.354	1.631	0.738
T	0.002	0.001	1.741	7.181	0.142
F	0.096	0.048	2.015	2.857	0.100
A	0.001	0.002	0.370	2.343	0.726
Fr	-0.119	0.080	-1.474	2.788	0.200
PCF	-0.007	0.006	-1.232	4.736	0.273
<i>Ab</i> ₂₀₁₁					
Intercepto	-1.665	1.337	-1.245		0.268
AB	0.289	0.169	1.714	2.159	0.147
T	0.003	0.003	0.966	9.457	0.379
F	0.234	0.138	1.696	7.333	0.151
A	0.004	0.005	0.946	5.770	0.388
Fr	-0.090	0.223	-0.403	5.609	0.704
PCF	0.015	0.016	0.920	7.005	0.400
<i>Ab</i> ₂₀₁₂					
Intercepto	1.445	0.659	2.192		0.080
AB	0.034	0.148	0.226	1.875	0.830
T	0.005	0.002	2.750	6.998	0.040*
F	0.071	0.057	1.247	2.355	0.268
A	0.007	0.002	2.959	3.047	0.032*
Fr	-0.023	0.098	-0.236	2.796	0.823
PCF	-0.021	0.007	-3.181	4.290	0.025*