



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

"Estructura de la comunidad de pequeños  
mamíferos en diversos hábitats en la Selva  
Lacandona, Chiapas, México".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A:

HELIOT ZARZA VILLANUEVA

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO A. MEDELLÍN



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO. 2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**U.N.A.M. CAMPUS**

*A mis padres, Ma. Teresa y Jesús, a Miriani, a mi familia,  
quienes han estado siempre a mi lado, en las buenas y en las malas  
con gratitud, admiración y amor.*

## Agradecimientos

A mis padres por no perder la fe en mí, por sus consejos y cuidados, motivándome siempre a realizar mis sueños... gracias por todo su amor. A Bety y Salvador, abuelitos, tíos y primos a toda mi familia mil gracias.

Al Dr. Rodrigo Medellín por enseñarme a ver la ecología de mamíferos y la biología de la conservación desde otros enfoques y por brindarme la oportunidad de realizar esta tesis, sin poner ni un pero. Gracias por todo su apoyo, sus consejos, sus gritos... indudablemente todo ello fue formativo y principalmente gracias por ser más que mi director de tesis es un gran amigo.

Agradezco a mis revisores de tesis, Catalina Chávez, Ángel Duran, Patricia Ramírez, Rodrigo Medellín y Jorge Ortega, por su tiempo y paciencia en la revisión del presente trabajo y por sus críticas, que sin duda alguna sirvieron para enriquecerlo.

A los amigos que estuvieron involucradas en el trabajo de campo: Memo, TW, Miriam y en especial a Edmundo que me acompañó más de una vez, aguantando los mosquitos y la lluvia. Y como olvidar a Don Chilo con sus lentes oscuros entrando a la selva, su ayuda y consejos en el campo fueron cruciales para el óptimo desarrollo de éste estudio. Gracias por la confianza que me brindó él y su familia y en especial a Manuel.

Quiero agradecer a la Estación de Biología Chajul por las facilidades prestadas durante la elaboración de éste estudio. A Rafael y Mario Lombera, Ricardo Frías, Don Armando, Santiago Sinaca, Chan K'in y Manuel por hacer de cada visita, una estancia inolvidable. A Doña Chica por estar siempre al pendiente y por cocinar tan rico. Y mil gracias a Rafael y Mario, por brindarme su confianza y amistad, por desvelarse o madrugar dependiendo de la ocasión, para estar siempre listos para llevarme a los sitios de trabajo.

Un sincero agradecimiento a mis amigos y compañeros del Instituto de Ecología, por brindarme su amistad y apoyo a lo largo ya de un buen camino: Saúl Aguilar, Jorge Álvarez, Miguel Amín, Dalia Amor, Rafael Ávila, Danae Azuara, Gerardo Carreón, Iván Castro, Gerardo Ceballos,

Cuauhtémoc Chávez, Federico Chinchilla, Fernando Colchero, Juan Cruzado, Raúl Cueva, Yolanda Domínguez, Clementina Equihua, José J. Flores, Claudia Galicia, Blanca Gamboa, Osiris Gaona, Martha Garduño, Héctor Gómez, Beatriz Hernández, Edmundo Huerta, Rurik List, Concepción López, Xavier López (IW), César Loza, Erika Marcé, Matías Martínez, Rodrigo Medellín, Ángeles Mendoza, Alejandro Nisino, Georgina O'Farrill (Xoxo), Gisselle Oliva, Jorge Ortega, Jesús Pacheco, Ada Ruiz, Georgina Santos, Mery Santos, Ana Soler, Gerardo Suzán, Guillermo Téllez, Emilio Tobón, David Valenzuela, Luis B. Vázquez, Benjamín Vicyra.

Deseo hacer un reconocimiento a todos mis profesores quienes me enseñaron y mostraron el maravilloso mundo de la Biología y en especial a Catalina Chávez, Ángel Duran, Ignacio Peñalosa, Francisco López, Josefina Vázquez y Roberto Velasco, por su tenacidad, motivación y su gran cariño hacia la Academia.

A mis amigos de Iztacala del grupo "91", con quienes crecí, aprendí, sufrí y llore, con quienes compartí uno de los momentos más grandes de mi vida... la Universidad. Gracias por todo: Patricia Aguilera, Rafael Ávila, Alejandra Blanco, Miriam Ferrer, Alberto Gómez-Tagle (Bongo), Natalia Manzano, Gabriela Mendoza, Artemio Mendoza, Isabel Mercado, Cynthia Ordaz, Rebeca Parra, Yuri Peña, César Rodríguez, Tere Sandoval, Carmen Urzúa y Alonso Vilches.

Un especial agradecimiento a mis grandes amigos Paty, Roció, Rebeca, César y Rafa por su confianza y por estar a mi lado en los momentos más difíciles.

A Osiris Gaona por esa belleza de persona, por esa sensibilidad, por conocer el verdadero valor de la amistad y por brindarme todo su cariño, mil gracias y nunca cambies.

A Jorge Ortega y Cuauhtémoc Chávez por ayudarme en la estadística, pero principalmente por estar siempre dispuestos a sacarme de algún aprieto, sus observaciones y críticas fueron valiosas para la culminación de éste trabajo.

Agradezco a la Familia Aldasoro Maya por todo su apoyo y motivación, por ese cariño, por el convivir diario, por permitirme ser parte de la familia y salir en las fotos, gracias por todo.

A Miriam con todo mi amor, por ser fuente de inspiración, gracias por tu apoyo y paciencia, por equilibrar nuestra relación y por estar siempre ahí, a mi lado creciendo juntos. Esto es por los dos Amor... Te Amo!!!

A las Instituciones que hicieron posible éste trabajo: Fundación McArthur, Idea Wild e Instituto de Ecología, UNAM... gracias por su apoyo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, mi *Abna mater*, por haberme dado tanto, por toda la libertad de expresión, mi más profundo agradecimiento y deuda con ella y con este país que se llama México.

# Contenido

IZT.

Índice	I
Índice de Cuadros y Figuras	III
Resumen	V
1. Introducción	1
1.1 Importancia de los bosques tropicales	1
1.2 Situación de los bosques tropicales en México	2
1.3 La Selva Lacandona: Importancia y problemática	3
2. Antecedentes	4
2.1 Impacto de la fragmentación en los bosques tropicales	4
2.2 Definición de comunidad	5
2.3 Estructura del hábitat: ¿Cómo influye en la estructura de la comunidad?	5
2.4 Estructura del hábitat y fragmentación <i>vs</i> diversidad de especies	6
2.5 Influencia del hábitat en pequeños mamíferos	7
2.5.1 Mamíferos terrestres	7
2.5.2 Murciélagos	9
2.6 Pequeños mamíferos como indicadores biológicos de perturbación	10
3. Objetivos e Hipótesis	12
4. Área de estudio	14
4.1 Localización	14
4.2 Clima	16
4.3 Hidrología	16
4.4 Geología	18
4.5 Topografía	18
4.6 Suelos	18
4.7 Vegetación	19
4.8 Fauna	19
4.9 Antecedentes históricos	20
5. Material y Métodos	22
5.1 Sitios de estudio	22
5.2 Diseño de trampeo	26
5.2.1 Muestreo de roedores y didélfidos	26
5.2.2 Muestreo de murciélagos	27
5.3 Análisis de vegetación	28
5.4 Análisis estadístico	29



6. Resultados	34
6.1 Pequeños mamíferos terrestres	34
6.1.1 Base de datos	34
6.1.2 Diversidad y composición de especies	38
6.1.3 Dinámica de comunidades	40
6.1.4 Biomasa y peso corporal	46
6.1.5 Proporción de sexos	49
6.1.6 Estructura de edades	49
6.1.7 Supervivencia	51
6.1.8 Reclutamiento	54
6.1.9 Movimientos	57
6.2 Murciélagos	59
6.2.1 Base de datos	59
6.2.2 Diversidad y composición de especies	59
6.2.3 Dinámica de comunidades	64
6.2.4 Biomasa	74
6.2.5 Proporción de sexos	74
6.2.6 Reproducción	74
6.2.7 Movimientos	77
6.3 Vegetación	79
6.3.1 Modelo log-lineal	81
7. Discusión	85
7.1 Roedores y didélfidos	85
7.1.1 Composición y riqueza de especies	85
7.1.2 Densidades de pequeños mamíferos	86
7.1.3 Biomasa	94
7.1.4 Supervivencia	94
7.1.5 Movimientos	95
7.2 Murciélagos	97
7.2.1 Composición, riqueza y abundancia de especies	97
7.2.2 Biomasa	100
7.2.3 Reproducción	101
7.2.4 Movimientos	101
7.3 Estructura del hábitat vs comunidad de pequeños mamíferos	102
8. Conclusiones	104
9. Literatura Citada	106
Apéndice 1	121
Apéndice 2	123
Apéndice 3	124

## Índice de Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Distancia entre sitios de muestreo	24
Cuadro 2. Características geográficas de los sitios de muestreo	24
Cuadro 3. Éxito de muestreo para roedores y didélfidos	35
Cuadro 4. Número de capturas e índice de recaptura en roedores y didélfidos	36
Cuadro 5. Número de especies y diversidad de roedores y didélfidos	41
Cuadro 6. Datos de captura para pequeños mamíferos terrestres por hábitat	43
Cuadro 7. Movimientos a corto y a largo plazo en roedores y didélfidos	58
Cuadro 8. Esfuerzo de captura en murciélagos	60
Cuadro 9. Riqueza y abundancia de murciélagos	63
Cuadro 10. Número de especies y diversidad de murciélagos	65
Cuadro 11. Clasificación de los murciélagos por su abundancia	66
Cuadro 12. Matriz de grupos tróficos y tamaño corporal	71
Cuadro 13. Biomasa de murciélagos por gremios tróficos	75
Cuadro 14. Especies de murciélagos en estado reproductivo	76
Cuadro 15. Movimientos y permanencia de murciélagos	78
Cuadro 16. Variables de vegetación analizadas	80
Figura 1. Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Montes Azules	15
Figura 2. Diagrama ombrotérmico para Chajul	17
Figura 3. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo	25
Figura 4. Composición y abundancia de pequeños mamíferos terrestres	39
Figura 5. Variación temporal de las densidades de roedores	45
Figura 6. Variación temporal de las densidades de didélfidos	47
Figura 7. Biomasa de roedores	48
Figura 8. Biomasa de didélfidos	50
Figura 9. Permanencia de roedores	52
Figura 10. Permanencia de didélfidos	53
Figura 11. Reclutamiento: proporción y número de roedores	55
Figura 12. Reclutamiento: proporción y número de didélfidos	56
Figura 13. Curva acumulativa de especies de murciélagos	61
Figura 14. Abundancia de murciélagos	67
Figura 15. Histograma de abundancia relativa de murciélagos	70
Figura 16. Influencia de la estructura del hábitat sobre la riqueza de filostóminos	84

*En el siglo pasado, y en especial en los últimos treinta años, nuestros progresos intelectuales y materiales fueron demasiado rápidos como para que cosechemos todo el beneficio que nos pueden aportar. Nuestro dominio de las fuerzas de la naturaleza ha provocado un acelerado crecimiento de la población y una basta acumulación de la riqueza; pero esto ha acarreado un grado de pobreza y delito y ha fomentado el desarrollo de tanto sentimientos sórdidos... bien puede cuestionarse si el nivel mental y moral de nuestra población no ha descendido en promedio y si el mal no ha preponderado sobre el bien.*

ALFRED R. WALLACE  
Archipiélago Malayo (1869)

## Resumen

Los bosques tropicales del sureste mexicano experimentan altas tasas de deforestación resultado de las múltiples actividades humanas. Estas actividades probablemente afectan atributos de la comunidad como la diversidad y la abundancia de las especies, las cuales están correlacionadas con la complejidad del hábitat, siendo una de las principales características de los bosques tropicales. El objetivo de este estudio es analizar la influencia de la complejidad del hábitat sobre la estructura, diversidad y uso de hábitat en pequeños mamíferos (roedores, quirópteros y didélfidos), en cuatro distintos hábitats (bosque tropical perennifolio, bosque abierto, acahual y potrero) a lo largo de un gradiente de perturbación. Se emplearon Trampas tipo Sherman, Tomahawk y redes de niebla (Mist-net) para muestrear la comunidad de pequeños mamíferos. Los animales capturados fueron marcados y liberados en el mismo sitio. Se capturaron cuatro especies de didélfidos, ocho especies de roedores y 27 especies de murciélagos como parte de la comunidad. No se encontraron diferencias en la diversidad y riqueza de especies entre hábitats, sin embargo, el hábitat conservado (bosque tropical perennifolio) presentó los mayores valores para estas variables. *Didelphis marsupialis* fue la especie más abundante en el bosque tropical perennifolio mientras que *D. virginiana* lo fue en el Bosque Abierto. La mayor abundancia de roedores se registró en áreas perturbadas comparado con las no perturbadas, las especies dominantes fueron *Sigmodon hispidus* y *Oryzomys conesi*. Los murciélagos presentaron abundancias similares en tres hábitats, registrando la menor abundancia en el bosque abierto. Los murciélagos frugívoros (Stenodermatinae) fueron igualmente abundantes en ambientes perturbados como en no perturbados, en cambio, la riqueza de filostóminos (Phyllostominae) decrece con la perturbación. Este estudio sugiere que la complejidad del hábitat tiene una profunda influencia sobre la composición, diversidad y estructura de pequeños mamíferos. La dominancia relativa de los murciélagos frugívoros resalta su importante papel en los procesos de dispersión y sucesión en los bosques tropicales. Los dos roedores dominantes pueden llegar a convertirse en plagas en ambientes perturbados. Se observó un efecto negativo en la densidad de pequeños mamíferos debido a la prolongada e intensa sequía ocasionada por el Fenómeno de El Niño 1997-1998. Se enfatiza la importancia que tienen los estudios a largo plazo para una descripción completa de la dinámica poblacional de las especies con su ambiente, lo cual puede ser el punto de partida para futuros estudios.

# 1

## Introducción

### 1.1 Importancia de los bosques tropicales

Entre los ecosistemas terrestres, los bosques tropicales son el ecosistema más antiguo y complejo del planeta (Connell, 1978; Lewin, 1986). Son sistemas biológicamente diversos y dinámicos y aunque sólo ocupan el 7% de la superficie de la Tierra, mantienen a más de la mitad de la biodiversidad del planeta (Myers, 1984).

Los bosques tropicales desempeñan un papel vital en el mantenimiento de nuestro planeta (Laurance, 1999a), ya que proveen innumerables servicios ambientales, culturales y económicos a diferentes escalas. Dentro de los ambientales podemos mencionar que mantienen la estabilidad de los sistemas hidrológicos (ríos y cuencas); por ejemplo las inundaciones de 1998 en Centroamérica, las cuales causaron graves daños y pérdidas millonarias, son el resultado de la creciente deforestación aledaña al curso de los ríos (Padgett, 1998). Son vitales reguladores climáticos: En la cuenca del Amazonas, más de la mitad de la precipitación proviene de la evapotranspiración de las plantas, la pérdida de esta cubierta vegetal reduciría los niveles de humedad y con ello se modificarían los patrones de precipitación regional, favoreciendo el aumento de temperaturas y de sequías, elementos que pueden propiciar incendios forestales (IPCC, 1996). Son reguladores del gas atmosférico, los bosques tropicales funcionan como grandes resumideros de bióxido de carbono atmosférico, reduciendo el efecto de invernadero (Phillips et al., 1998). Funcionan como termoreguladores al absorber la radiación solar, sin la

cobertura vegetal se aumenta el albedo regional, es decir el porcentaje de luz incidente que es reflejada por una superficie determinada. Este fenómeno potencialmente puede alterar los patrones de precipitación en los trópicos y en las zonas templadas (Hastenrath, 1997). Evitan la erosión del suelo y contribuyen a su formación (Maass y García-Oliva, 1990). Proporcionan un rico mosaico de micro y macrohábitats para la biodiversidad silvestre. Son reservorios de una gran riqueza genética (Laurance y Bierregaard, 1997). Entre los servicios culturales, los bosques tropicales constituyen enormes reservas de herencia cultural ya que proporcionan un hábitat vital a numerosas comunidades indígenas que dependen enteramente de la interacción hombre-selva (Alcorn, 1993; Medellín, 1991; Myers, 1988b). Entre los servicios económicos, podemos mencionar que los bosques tropicales son una fuente importante de materia prima que ha sido usada por la industria desde la extracción de madera hasta la fabricación de productos farmacéuticos. A escala local proporcionan fuentes de alimento, materiales de construcción, elementos para usos medicinales y mágicos (Laurance, 1999b; Myers, 1988b). Todos estos servicios están siendo amenazados y algunos de ellos ya muestran efectos del daño ocasionado por la acelerada deforestación y fragmentación de los bosques tropicales. Por esta razón, la desaparición de estos ecosistemas puede considerarse como una de las mayores pérdidas ambientales del siglo (Myers, 1988a).

## 1.2 Situación de los Bosques tropicales en México

En México, desde hace más de dos décadas, se identificaron los bosques tropicales como los ecosistemas más amenazados (Vovides y Gómez-Pompa, 1977). A mediados de los 80's se tenía una tasa anual de deforestación de 1.95% (1.9% para bosques caducifolios y 2% para bosques perennifolios). La expansión de los potreros inducidos para la ganadería ha sido la principal causa de deforestación en los bosques tropicales, seguido de los incendios, la agricultura y la explotación maderera de especies preciosas como la caoba (*Swietenia macrophylla*) y el cedro (*Cedrela odorata*, Maser et al., 1997). Se estima que los bosques tropicales perennifolios han sido reducidos a solo un 5 y 10% de su área original (Maser et al., 1997; Pennington y Sarukhán, 1998). El resto del área histórica ha sufrido un cambio de uso a pastizales, campos agrícolas y acahuals (Flores Villela y Gerez, 1994).

### 1.3 La Selva Lacandona: Importancia y problemática

El mayor remanente de bosque tropical en México se localiza en la Selva Lacandona, junto con Guatemala y Belice constituyen una de las más grandes áreas de este bioma en el Neotrópico (Herrera-MacBryde y Medellín, 1997). La Selva Lacandona se caracteriza por su alta diversidad de especies, ya que mantiene el 25% de la biodiversidad total de México, en un área menor al 1 % de la superficie del país (Medellín, 1996). Se estima que ahí existen aproximadamente 4,314 especies de plantas vasculares, lo que representa el 19 % de la diversidad de México (Martínez et al., 1994). Se tiene registradas 340 especies de aves (migratorias y residentes) o que corresponde al 30 % de las especies mexicanas (González-García, 1993). Se han registrado 800 especies de mariposas diurnas, cerca del 36 % del total para el país (De la Maza y De la Maza, 1991). Los mamíferos de la región incluyen 117 especies, lo que constituye el 27 % de las especies terrestres en México (Amín, 1996; López-Vidal y Martínez-Coronel, 1995; López et al., 1998; Medellín, 1994). Entre otros puntos importantes, es una de las pocas áreas de Mesoamérica con poblaciones viables de especies con problemas de conservación (e.g. jaguar, tapir, monos arañas y saraguatos; Vera-Rivera, 1990) y para algunas especies su única población en México se encuentra en esta región (e.g. *Metachirus nudicaudatus*, *Cabassous centralis*, *Tonatia bidens*; Medellín, 1994). La posibilidad de encontrar nuevas especies endémicas, particularmente plantas e insectos, es casi segura (Medellín, 1994). Por ejemplo, recientemente se descubrió una nueva familia, género y especie de Angiosperma, Lacandoniaceae: *Lacandonia schismatica* (Martínez y Ramos, 1989). Todas estas características le confieren a la Selva Lacandona el reconocimiento de "Hot spot" o área prioritaria de conservación (Mendoza y Dirzo, 1999; Myers, 1990).

Por estas razones es alarmante que la Selva Lacandona en los últimos 30 años ha venido experimentando severos cambios en el uso del suelo. Entre el periodo de 1974 a 1991, se han perdido 163,000 ha (23%) de bosque primario en la Lacandona, a una tasa promedio anual de deforestación de 2.1% de 1974 a 1984, posteriormente esta tasa disminuyó a 1.6% de 1984 a 1991 (Mendoza y Dirzo, 1999). Actualmente, existe un mosaico de áreas fragmentadas donde la conversión a pastizales para la ganadería es el uso dominante, seguido por parches de vegetación secundaria en proceso de regeneración resultado del abandono de los campos de cultivo, comúnmente estos sitios son llamados acahuales (Mendoza y Dirzo, 1999).

# 2

## Antecedentes

Uno de los objetivos de la ecología de poblaciones y comunidades es determinar qué factores afectan la distribución y abundancia de las especies, ambos parámetros son influenciados por eventos geológicos e históricos, procesos evolutivos, ambientales y por la estructura del hábitat (Begon et al., 1990; Krebs, 1985). Cualquier cambio o modificación del hábitat, ya sea por fragmentación o pérdida de éste, ejerce efectos en la diversidad de las comunidades animales. Para entender estos efectos es necesario conocer cuáles son los mecanismos ecológicos mediante los cuales los organismos responden a la fragmentación o pérdida de su hábitat. Éste conocimiento es básico para la toma de decisiones sobre conservación y manejo de vida silvestre (Gascon et al., 1999; Laurance, 1999b; Malcolm, 1997).

### 2.1 Impacto de la fragmentación en los bosques tropicales

Entre los elementos que han propiciado la pérdida o fragmentación de los bosques tropicales se puede mencionar: a) La presión de la población humana cada vez más demandante por espacio y por satisfacer sus necesidades básicas; b) Políticas ambientales pobres: leyes obsoletas o erróneos programas ambientales (Manzanos, 2000); c) Liberación del comercio. Se permite la explotación de los recursos naturales sin prever los problemas de contaminación y destrucción de hábitat que dicha explotación puede ocasionar; y por último d) La sobreexplotación forestal, ganadera y agrícola que conduce a la pérdida de grandes extensiones de bosque tropical (Laurance, 1999b; Medellín, 1991). El proceso de fragmentación actúa en todos los niveles de organización biológica y sus efectos pueden ir desde cambios en la pérdida de diversidad genética de una



población al quedar aislada hasta grandes cambios en los patrones de forrajeo, distribución de especies y ecosistemas (Noss y Csuti, 1997). El tiempo y las maneras con que las especies responderán a la fragmentación dependerá de la capacidad y requerimientos propios de cada especie para adaptarse al nuevo hábitat. Expresándose en los siguientes tipos de respuesta: *i*) Disminución de especies raras o sensibles al aislamiento por las barreras de dispersión creadas por la nueva matriz de hábitat (e.g. anfibios, reptiles y pequeños mamíferos; Medellín et al., 2000; Williams y Marsh, 1998); *ii*) Disminución de especies sensibles al tamaño del área debido a que tienen requerimientos de áreas extensas y los fragmentos pequeños no son adecuados para su supervivencia (e.g. jaguar; Quigley y Crawshaw, 1992); y *iii*) Sobreabundancia de especies nativas generalistas y oportunistas resultado de los ambientes alterados por la acción del hombre (e.g. rata alodonera, coyote; Garrott et al., 1993).

## **2.2 Definición de comunidad**

Una comunidad biológica se ha definido como el conjunto de dos o más poblaciones de distintas especies que coexisten dentro de una red de interacciones de factores físicos y biológicos en un espacio y tiempo determinado (Diamond y Case, 1986; Meffe y Carroll, 1997; Vaughan, 1988). Entre los factores físicos que regulan las comunidades, están la temperatura, humedad, patrones climáticos y de precipitación; con respecto a los biológicos se encuentran las interacciones entre las especies de una comunidad, los cambios temporales de las comunidades y la composición y abundancia de las especies (Krebs, 1985).

## **2.3 Estructura del hábitat: ¿Cómo influye en la estructura de la comunidad?**

La estructura del hábitat (fisonomía) es determinada por dos elementos de organización espacial: la heterogeneidad y la complejidad. El término de heterogeneidad es utilizado para describir la variación horizontal del conjunto de plantas del hábitat, mientras que la complejidad describe el desarrollo vertical de ese conjunto a partir de sus estratos (August, 1983).

Se ha determinado que la estructura del hábitat influye en el microclima, la abundancia de recursos, la disponibilidad y distribución espacial del refugio, características necesarias para que muchas especies de vertebrados puedan completar sus ciclos de vida (Galindo-Leal y Krebs, 1997; Law y Dickman, 1998; Mendoza, 1997). Por otra parte, se ha visto que influye en los patrones de

distribución y abundancia de los individuos y de las especies (Ceballos, 1989; Chávez, 1993; Isabirye-Basuta y Kasenene, 1987; Lomnicki, 1980; Manson et al., 1999).

La relación entre la estructura del hábitat y la estructura de la comunidad ha sido uno de los puntos de mayor interés dentro de la ecología (Williams y Marsh, 1998). Los primeros trabajos en relacionar ambos criterios fueron elaborados por MacArthur y MacArthur (1961) y MacArthur et al. (1966), quienes determinaron la relación entre la diversidad de especies de aves y la complejidad de la vegetación, notando que el número de aves en un hábitat varía directamente proporcional al número de capas de la vegetación (hierbas, arbustos y árboles). Relaciones similares, entre la diversidad de especies y la complejidad del hábitat, han sido encontradas en otros grupos, se ha sugerido que este incremento (e.g. alta diversidad) es debido probablemente a que se dispone de un mayor número de nichos potenciales en el espacio que permiten el establecimiento y a su vez la coexistencia de un mayor número de especies (August, 1983; Gentry, 1982; Malcolm, 1997; Ricklefs y Miller, 1999; Stallings, 1988). Tradicionalmente se ha definido el nicho ecológico como un espacio n-dimensional que ocupa una especie en la comunidad y que describe el intervalo de las necesidades y requerimientos para que esa especie pueda persistir (Hutchinson, 1959).

## **2.4 Estructura del hábitat y fragmentación vs diversidad de especies**

Los ecosistemas son sistemas dinámicos y constantemente están siendo modificados por eventos naturales, sin embargo cuando se modifican por la acción humana, el impacto ocasionado puede llegar a ser irreversible al ecosistema. Dependiendo del grado de perturbación o fragmentación generado en el hábitat, se modificará la estructura vegetal original, y con ello la heterogeneidad y complejidad del hábitat, y por consiguiente la diversidad de vertebrados e invertebrados también cambiará (August, 1983; Lawton et al., 1998).

Se ha sugerido que la perturbación puede influir en la riqueza de especies. Con altos grados de perturbación la riqueza de especies disminuirá debido a la falta de hábitat, en cambio, ambientes con baja perturbación favorecen la exclusión competitiva por parte de competidores superiores, observando que la mayor riqueza de especies se registra en los niveles intermedios de perturbación (Connell, 1978). Aunque no hay trabajos que apoyen este patrón para los

mamíferos tropicales, algunos estudios han analizado como se modifica la riqueza y abundancia de especies (e.g. pequeños mamíferos, aves, reptiles), cuando se incrementa la fragmentación de su hábitat (Estrada et al., 1993; Gascon et al., 1999; Laurance, 1994; Lawton et al., 1998; Lynam, 1997; Warburton, 1997) o con la transformación de los bosques nativos en ecosistemas manejados o secundarios (Fonseca y Kierulff, 1989; Johns, 1992; Ochoa, 2000).

En estos nuevos hábitats se modifica primeramente la fisonomía del paisaje y en segundo lugar se interrumpe el flujo o movimientos de algunas especies dentro del ecosistema. Estos hábitats estarían actuando como filtros selectivos, donde el tamaño del poro esta determinado por el tipo de vegetación y grado de perturbación. Por ejemplo, un bosque maduro presenta poros grandes, lo cual facilita el desplazamiento e intercambio de un gran número de especies, en comparación con los pastizales los cuales tienen poros pequeños que impiden tales movimientos (Malcolm, 1991). Por todo esto, se esperaría un incremento en la riqueza de especies conforme se aumente el tamaño del poro. Sin embargo, las especies con alta plasticidad podrán moverse a lo largo de este gradiente, porque sus necesidades o requerimientos no son grandes en comparación con las especies dependientes, las cuales necesitan para su permanencia condiciones especiales del hábitat (Gascon et al., 1999).

## **2.5 Influencia del hábitat en pequeños mamíferos**

### **2.5.1 Mamíferos terrestres**

La estructura de la vegetación, entendiéndola como el tamaño, forma, composición taxonómica y distribución de ésta en un área, determina los patrones de ocupación de los organismos dentro del hábitat (Morrison et al., 1998). Pero ¿Qué tanto influye la estructura o el tipo de hábitat en la dinámica poblacional y en la comunidad misma de pequeños mamíferos?. Algunos estudios han analizado esta interacción, tanto en ambientes templados (Anthony et al., 1981; Cervantes, 1987; Chávez, 1993; Dueser y Porter, 1986; Stenseth, 1980; Vázquez et al., 2000), como en tropicales (Adler et al., 1999; August, 1983; Ceballos, 1989; Lacher et al., 1989; Lambert y Adler, 2000; Medellín, 1992; Medellín y Equihua, 1998; Mendoza, 1997; O'Connell, 1989; Schulze et al., 2000; Stallings, 1988; Utrera et al., 2000).

Se ha observado que la complejidad del hábitat determina la diversidad y abundancia de pequeños mamíferos (Williams y Marsh, 1998). Medellín y Equihua (1998) hallaron una correlación positiva entre la complejidad y la diversidad de pequeños mamíferos en la Selva Lacandona y además observaron una disminución en la abundancia de especies dependientes de bosque en el acahual. Este patrón se ve modificado en bosques con tala selectiva, registrando una mayor riqueza y diversidad en éstos ambientes que en los no manejados (Isabirye-Basuta y Kasenene, 1987). Por otra parte ambientes con baja complejidad como los potreros, pastizales y hábitats altamente perturbados soportan una riqueza y diversidad baja de pequeños mamíferos, comúnmente dominada por una o dos especies del género *Sigmodon* u otros sigmodontinos (Adler et al., 1999; Stallings, 1988; Utrera et al., 2000).

A un nivel más fino, se ha observado que la diversidad y abundancia de las especies esta correlacionada con algunos parámetros estructurales del hábitat como la cobertura del dosel, diversidad de la altura foliar, altura del pasto y densidad de herbáceas (Brown y Lieberman, 1973; Kaufman y Kaufman, 1989; Thompson, 1982). Rosenzweig y Winakur (1969) encontraron una correlacionaron positivamente entre la diversidad de especies de heterómidos con la complejidad del hábitat, basándose en la densidad vegetal y diversidad de la altura foliar. Isabirye-Basuta y Kasenene (1987) hicieron hincapié en que la cobertura vegetal al nivel del suelo es uno de los principales factores que explican la diferencia en la riqueza y diversidad de roedores en dos tipos de bosque de Uganda. Cervantes (1987) reportó que los niveles de cobertura herbácea influyen sobre la composición de especies y biomasa de roedores en pastizales del centro de México. Mellink (1995) observó que la densidad de herbáceas es el componente principal en la diversidad de una población de roedores del Altiplano Potosino, México. Adler y colaboradores (1999) registraron que las especies de roedores estaban distribuidas diferencialmente en un gradiente de vegetación establecido desde el pastizal hasta el bosque y por la densidad de arbustos. También, registraron una mayor diversidad de especies en el bosque con densidades intermedias de arbustos. Utrera y colaboradores (2000) encontraron diferencias en la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos, dependiente del tipo de vegetación, uso del suelo y especie a cultivar, obteniendo la mayor riqueza y diversidad en sitios dedicados a la agricultura de subsistencia y la menor riqueza y diversidad en áreas próximas a poblados en el oeste de los Llanos de Venezuela. Por lo anterior se observa que los hábitats modificados por la acción del hombre pueden afectar la

diversidad, abundancia y distribución espacial de una especie dentro de su hábitat o área de influencia (Delany, 1981).

## 2.5.2. Murciélagos

En los quirópteros, al igual que en los roedores, la estructura del hábitat está determinando la dinámica y estructura de la comunidad de murciélagos, posiblemente no es la acción de un solo factor como la complejidad o la alta diversidad vegetal la que determina la riqueza y diversidad en una comunidad de murciélagos, sino más bien es la interacción de varios factores (Amín, 1996). Entre los factores a considerar está la disponibilidad de alimento y de refugio, los cuales han sido correlacionados positivamente con la diversidad y abundancia de murciélagos (Tamsitt, 1967). Por otra parte, la fragmentación del hábitat es un factor importante que determina la composición y abundancia de especies de murciélagos que forrajean áreas perturbadas (Galindo-González, 1998). Se ha observado una disminución en la riqueza de especies y un incremento en la abundancia de especies generalistas como *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* y *Glossophaga soricina* mayor al 300% en ambientes perturbados en comparación con los conservados (Brosset et al., 1996).

Para conocer la dinámica y estructura de una comunidad, es necesario estudiar el grado de interacción biológica entre las especies (Roughgarden y Diamond, 1986), un ejemplo de ello es la diferenciación de los nichos, especies simpátricas o cercanamente relacionadas entre sí difieren en ciertos parámetros de sus nichos ecológicos para evitar la competencia y permitir así su coexistencia (McNab, 1971). Comúnmente se ha utilizado para describir las comunidades de murciélagos tropicales una matriz bidimensional, este método relaciona el tamaño (longitud del antebrazo) y la dieta de los organismos (Amín, 1996; Fleming et al., 1972; López, 1998; McNab, 1971; Medellín, 1993; Willig, 1986).

Uno de los primeros en utilizar este método fue McNab (1971), quien analizó la estructura de algunas comunidades de murciélagos insulares y planteó que especies comunes de murciélagos pueden ser diferenciadas por su tamaño y gremio trófico. Obtuvo una matriz bidimensional o de nichos, en la cual cada celda estaba ocupada por solo una o dos especies. Posteriormente, Fleming y colaboradores (1972) analizaron comunidades de murciélagos continentales y notaron que varias

celdas estaban ocupadas por más de dos especies, especialmente por pequeños insectívoros y frugívoros al parecer raros. Ambos trabajos concluyeron que el traslape de especies se debió a la falta de conocimiento biológico de las especies y especialmente de las raras (Fleming et al., 1972; McNab, 1971). Willig (1986) cuestionó la utilización de este método, porque no explica claramente el porqué numerosas celdas están ocupadas por varias especies, mientras que la mayoría están vacías. Además observó que las especies de celdas adyacentes pueden ser más similares entre ellas que con especies de la misma celda. Medellín (1993) propuso que las limitaciones plásticas y fisiológicas de los murciélagos, junto con la existencia de puntos críticos de solapamiento de especies pueden explicar la coexistencia de las especies de murciélagos. Amín (1996), consideró que las especies que coexisten están subdividiendo sus requerimientos de nicho más allá de lo que la matriz de nicho puede detectar, por lo que se deben considerar otros factores de influencia (e. g. hábitos de forrajeo, conducta, nicho espacial y temporal).

## **2.6 Pequeños mamíferos como indicadores biológicos de perturbación**

Los indicadores biológicos son una importante herramienta para la evaluación de un hábitat, se clasifican dependiendo de su respuesta hacia los diferentes tipos de perturbación (Amín y Medellín, en prensa). En este trabajo me enfocaré en las especies indicadoras de perturbación del hábitat provocado por las actividades humanas.

Se ha observado que los murciélagos tropicales responden a las fluctuaciones ambientales a través del cambio en su abundancia, diversidad y estructura de la comunidad (Bonaccorso, 1979). En base a esto, se ha propuesto a los murciélagos como indicadores biológicos para determinar el grado de perturbación ambiental en los bosques tropicales (Amín y Medellín, en prensa). Algunos estudios han analizado las comunidades de murciélagos en el sureste mexicano y en el Fetén guatemalteco, registrando una mayor diversidad y abundancia de especies de la subfamilia Phyllostominae en hábitats no perturbados (Fenton et al., 1992; Medellín et al., 2000; Schulze et al., 2000). Los estudios anteriores no compararon ambientes altamente perturbados como pueden ser los potreros que son susceptibles a presentar una baja diversidad. Sin embargo, un estudio realizado en pastizales inducidos en Los Tuxtlas, Veracruz, registró la mitad de las especies reportadas para la región y una alta abundancia de especies de la subfamilia Stenodermatinae (Galindo-González, 1999).

Además de considerar la diversidad y abundancia de las especies como elementos indicadores de perturbación, la identidad de la especie más abundante también puede servir como indicador de perturbación: los murciélagos del género *Artibeus* spp., son más abundantes en los bosques tropicales porque están asociados a árboles altos como los amates (*Ficus* spp.), jobos (*Spondias* spp.), etcétera. En condiciones de ligera perturbación, el género dominante es *Carollia* spp., mientras que en hábitats altamente perturbados, los murciélagos del género *Sturnira* spp., son los abundantes (Medellín et al., 2000). La dieta de la segunda especie esta constituida por > 60% de *Piper* sp. y la última especie es un generalista (*Piper* spp., *Cecropia* sp. y *Solanum* sp.). Ambos géneros están asociados con plantas pioneras (Gaona, 1997). La propuesta anterior es apoyada por los resultados de Fenton et al. (1992) y Galindo-González (1999).

Al igual que los murciélagos, los roedores responden de manera diferente dependiendo del grado de perturbación. El impacto de las actividades agrícolas puede ser evaluado desde un grado de perturbación intermedia hasta alta, dependiendo del área, técnica y tipo de cultivo. En todos los casos la estructura básica de la comunidad de roedores es modificada, a algunas especies parece no importarles la perturbación o por el contrario se ven beneficiadas por esta (Mellink, 1985; Utrera et al., 2000). En general, los monocultivos son los más susceptibles a incrementar la abundancia de una especie hasta el punto de llegar a convertirse en una plaga (e.g. *Sigmodon arizonae*) en comparación con los cultivos rotatorios (Mellink, 1985). La sobreabundancia de una especie trae como consecuencia que sus poblaciones se vuelvan inestables y presenten fluctuaciones de abundancia a gran escala (Adler et al., 1999).

Estudiar tanto los ambientes perturbados y fragmentados como los que están en proceso de regeneración nos ayudara a entender el impacto que tienen las actividades humanas sobre la estructura de las comunidades de pequeños mamíferos. El presente trabajo, intenta contribuir al conocimiento sobre el papel que juega la estructura del hábitat en la comunidad de pequeños mamíferos en un gradiente de perturbación en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Para este objetivo se planteó la siguiente pregunta ¿Cómo se modifica la estructura de las comunidades de pequeños mamíferos en ambientes con diferentes grados de perturbación?

# 3

## Objetivos e Hipótesis

### **OBJETIVO GENERAL**

Conocer las diferencias en la diversidad y estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en un bosque tropical perennifolio y en hábitats modificados en la Selva Lacandona, Chiapas.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Caracterizar la composición y la diversidad de la comunidad de pequeños mamíferos (didélfidos, roedores y murciélagos) en diferentes hábitats (bosque tropical perennifolio, bosque abierto, acahual y potrero) en la Selva Lacandona.
- Caracterizar la estructura trófica de la comunidad de murciélagos en diferentes hábitats (bosque tropical perennifolio, bosque abierto, acahual y potrero) en la Selva Lacandona.
- Describir los patrones demográficos y la variación espacio-temporal de las especies más abundantes en los diferentes hábitats.
- Conocer de manera preliminar, la preferencia de microhábitat por especie y los parámetros estructurales de la vegetación.
- Evaluar la importancia de algunos grupos de murciélagos y roedores como indicadores de perturbación entre los diferentes hábitats.



## HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. **Ho.** Si la diversidad y riqueza de especies de roedores, didélfidos y murciélagos no están correlacionadas con la complejidad del hábitat ni con los niveles de perturbación, entonces:
  - Esperaría no encontrar una relación entre la diversidad y riqueza de especies entre los diferentes hábitat estudiados, desde el más complejo y menos perturbado hasta el menos complejo y altamente perturbado.**Ha.** Si la diversidad y riqueza de especies están correlacionadas con ambientes estructuralmente más complejos y con niveles de perturbación bajos o intermedios, entonces:
  - Esperaría encontrar una mayor diversidad y riqueza de éstos taxa en el bosque tropical perennifolio que en el potrero.
  
2. **Ho.** Si las especies de roedores, didélfidos y murciélagos no realizan un uso diferencial a nivel de microhábitat, entonces:
  - Las especies capturadas no mostrarán una asociación hacia algún parámetro o conjunto de parámetros estructurales del hábitat.**Ha.** Si los roedores, didélfidos y murciélagos realizan un uso diferencial a nivel del microhábitat, entonces:
  - Esperaría obtener un mayor número de capturas asociadas a un parámetro o a un conjunto de parámetros estructurales del hábitat, que expliquen la variación para ese taxón o especies.
  
3. **Ho.** Si los murciélagos de la Subfamilia Phyllostominae y el roedor *Sigmodon hispidus* no pueden ser usados como indicadores de perturbación, entonces:
  - Esperaría no registrar diferencias en la abundancia y riqueza de filostominos, ni de *Sigmodon hispidus* entre ambientes perturbados y no perturbados.**Ha.** Si los murciélagos de la Subfamilia Phyllostominae y el roedor *Sigmodon hispidus* pueden ser usados como indicadores de perturbación, entonces:
  - Esperaría registrar una mayor riqueza y abundancia de murciélagos filostominos en ambientes no perturbados y un mayor número de individuos de *Sigmodon hispidus* en ambientes perturbados.

# 4

## Área de estudio

### 4.1 Localización

La Selva Lacandona es parte del mayor remanente de bosque tropical en Norteamérica y se localiza al este del Estado de Chiapas (Herrera-MacBryde y Medellín, 1997). Originalmente ocupaba un área de 1.4 millones ha de bosque primario, actualmente sólo 500,000 ha se encuentran cubiertas por la vegetación original (Medellín, 1991). La Selva Lacandona está delimitada por la planicie del Estado de Tabasco y el Río Usumacinta en el Norte, la frontera con Guatemala por el Sur, el Río Salinas por el Este y los Altos de Chiapas por el Oeste (Figura 1, Mendoza y Dirzo, 1999).

El 12 de enero de 1978 fue decretada la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), con una extensión de 331,200 ha. Se localiza en los Municipios de Ocosingo y las Margaritas entre los paralelos 16° 06' a 16° 49' de latitud Norte y meridianos 90° 45' a 91° 30' de longitud Oeste (Diario Oficial de la Nación, 1978). Desde 1979 pertenece a la Red Internacional del Programa de la Biosfera y el Hombre (MAB)-UNESCO (SEMARNAP-CONABIO, 1995).

La Estación Biológica Chajul fue la base para este proyecto, se localiza en el extremo sur de la RBMA, en el Municipio de Ocosingo, entre 16° 07' 31.1" latitud Norte y 90° 56' 13.4" longitud Oeste a 140 msnm. El trabajo de campo se realizó en la ribera inundable del Río Lacantún, rica en suelos aluviales, que colinda con la RBMA y en el Ejido Loma Bonita. Los sitios de muestreo se caracterizaron por presentar una topografía uniforme y plana, con excepción de los ubicados en los lomeríos.

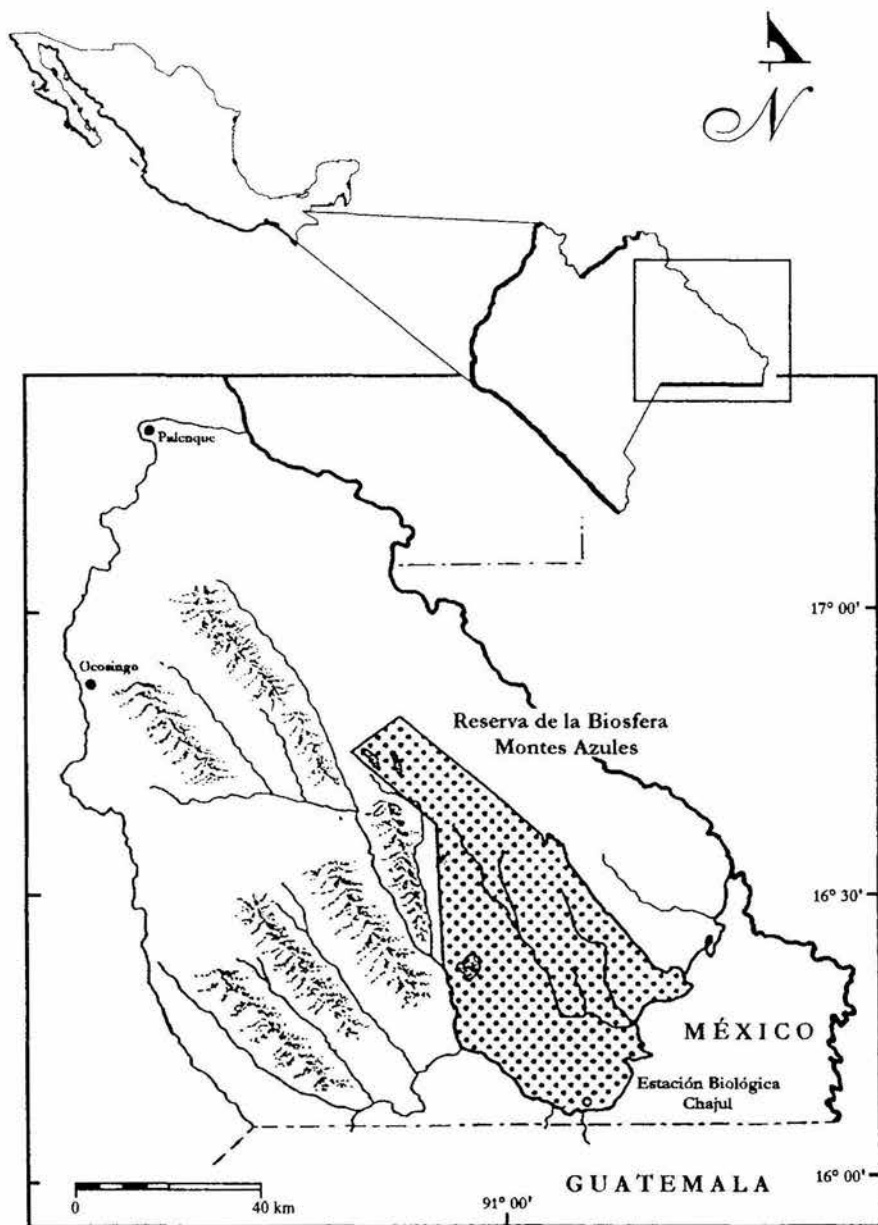


Figura 1. Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas.

## 4.2 Clima

Las condiciones climáticas de la Lacandona están determinadas por la presencia de vientos alisios del nordeste dominantes en verano y otoño, por nortes y vientos fríos durante el invierno. Las tormentas tropicales y huracanes pueden presentarse durante todo el año (Orellana, 1978).

El clima va de cálido-húmedo a templado-subhúmedo en relación con la altitud y exposición a los vientos. El clima corresponde al tipo Amw" (i)g, según la modificación de García (1973). Presenta una temperatura media anual de 25.3°C, sin cambios a lo largo del año. La temperatura más baja se da en enero (22°) durante la fase de nortes y la más alta en mayo (27°) antes de la temporada de lluvias. La precipitación fluctúa de 2500 a 3500 mm (Gómez-Pompa et al., 1994), con un promedio anual de 2963.7 mm (Figura 2). La temporada de lluvias comienza a finales de mayo hasta diciembre, durante este período cae el 91% de lluvias, siendo septiembre el mes de mayor precipitación y canícula en julio y agosto. La época de seca comprende cuatro meses inicia en enero y termina en abril, el mes más seco es marzo. Los datos climáticos del área provienen de un promedio de 10 años (1982-1991) de mediciones tomadas de la Estación Climatológica de Chajul a cargo de la comisión de Comisión Internacional de Límites y Aguas (CILA).

## 4.3 Hidrología

La Selva Lacandona pertenece a la cuenca del Golfo, misma que se divide en dos subcuencas: la red fluvial del Río Grijalva y del Río Usumacinta, ambos contienen una tercera parte del agua dulce de México (Meave del Castillo, 1983). Estas subcuencas están constituidas por tres sistemas hidrológicos: el primero es el Río Tulija que desemboca en el Golfo; el segundo es el sistema endorréico de la Meseta Lacandona y el tercero es el sistema de red del Río Usumacinta y Lacantún (De la Maza y De la Maza, 1991).

El principal cuerpo de agua en la región es el Río Lacantún que corre de oeste a este. Otros ríos que desembocan en el Lacantún son el Río Chajul, Tzendales, Lacanjá, Jataté, Ixcán y Santo Domingo, además de un gran número de arroyos provenientes del interior de la Reserva, destacan por su caudal el Miranda, José y San Pablo.

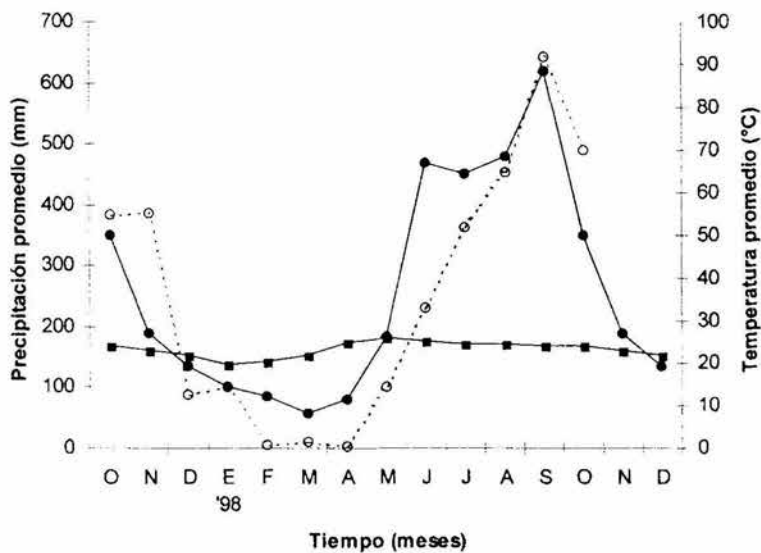


Figura 2. Diagrama ombrotérmico para Chajul. Los cuadrados y círculos llenos representan los valores de temperatura y precipitación promedio, respectivamente, de 10 años de observaciones (1982-1991). Los círculos vacíos los valores de precipitación comprendidos durante este estudio (octubre 1997-diciembre 1998).

#### 4.4 Geología

Esta región se caracteriza por tener la influencia de dos complejos: la zona de subducción del margen del Pacífico de Centroamérica y la zona de falla de Polochi-Montagua (García y Lugo, 1992). En la sierra del nordeste existen afloramientos del Cretáceo Medio y Superior (Meave del Castillo, 1983), así como del Cenozoico (De la Maza y De la Maza, 1991). Los sitios de muestreo se localizan en una planicie sedimentaria de origen tectónico, formada por rocas calizas y sedimentarias del Mesozoico y se le han superpuesto capas de origen marino del Cuaternario que han sufrido diversos grados de plegamientos y fracturas (García y Lugo, 1992; Müllerried, 1957).

#### 4.5 Topografía

La Selva Lacandona se caracteriza por presentar principalmente tres tipos de formaciones topográficas: laderas montañosas, mesetas y depresiones (García y Lugo, 1992). Presenta tres serranías que corren paralelamente en dirección NO-SE, encontrándose perpendiculares a ellas el río Lacantún y el Chixoy. La sierra que está entre el río Jataté y Lacanjá alcanza 1000 msnm; la situada entre el Lacantún y el Usumacinta mide en promedio 500 msnm. Al sudeste del río Lacantún los terrenos son del tipo planicie aluvial, con lomeríos y pequeños cerros aislados con altitudes de 100 a 300 msnm (Martínez et al., 1994). Este último tipo de topografía caracteriza el área de estudio.

#### 4.6 Suelos

Los suelos de la Selva Lacandona están clasificados como entisoles y molisoles constituidos en su mayor parte de rocas lúitas calizas de origen sedimentario (Müllerried, 1957). Para la región se han reconocido varios tipos de suelos asociados a las formas del relieve: Rendzina, es el más común en la región, presenta un horizonte aproximadamente de 50 cm de profundidad, posee una capa superficial rica en materia orgánica sobre roca caliza. Litosol, es un suelo sin desarrollo, es menor a 10 cm de profundidad y sostiene una vegetación baja. Nitosol-Eútrico es más profundo que los anteriores y su subsuelo está enriquecido con arcilla. Tanto el Litosol como el Nitosol-Eútrico se encuentra sólo en sitios aislados (García y Lugo, 1992).

## 4.7 Vegetación

El tipo de vegetación presente en la Selva Lacandona corresponde a un bosque tropical perennifolio o selva alta perennifolia. Perteneció a la unidad fitogeográfica denominada Provincia de la Costa del Golfo de México (Rzedowski, 1978). Algunas de las especies arbóreas que se consideran dominantes en el bosque tropical perennifolio son: *Brosimum alicastrum* (ramón), *Dialium guianense* (guapaque), *Ficus* spp. (amate), *Guarea glabra* (cedrillo), *Licania platypus* (pio), *Quararibea funebris* (molinillo), *Talauma mexicana* (jolmashté) y *Vatairea lundellii* (tinco). Destacan algunas especies por su importancia económica y cultural, como *Swietenia macrophylla* (caoba), *Manilkara zapota* (chico zapote), *Ceiba pentandra* (ceiba). En el estrato arbustivo: *Acalypha diversifolia*, *Miconia* spp., *Piper* spp., y *Psychotria* spp. (Pennington y Sarukhán, 1998).

Las palmas son otro elemento abundante entre los primeros 4 m del nivel del suelo, las especies más frecuentes son: *Bactris* spp. *Chamaedorea* spp. (xate), *Geonoma oxycarpa*, *Reinhardtia* spp. y *Scheelea liebmanni* (corozo). Entre las epifitas predominan los representantes de dos familias: Bromeliaceae y Orchidaceae. Algunas de las especies de bejucos y lianas dominantes son: *Paragonia pyramidata*, *Callichlamys latifolia*, *Cydista potosina* y *Tetracera volubilis* (Rzedowski, 1978).

Se tienen reportadas 3,400 especies de plantas vasculares para la Selva Lacandona que representan el 78% del estimado para la zona. En esta región se encuentra el 43.1% de la flora del Estado de Chiapas y el 18.9% del país (Martínez et al., 1994). La Selva Lacandona posiblemente actuó como refugio de especies durante el Pleistoceno, por esta causa la Lacandona constituye un rico banco de germoplasma que debe ser conservado (Toledo, 1976).

## 4.8 Fauna

La Selva Lacandona se caracteriza por su alta diversidad de especies, mantiene aproximadamente el 25% de la biodiversidad total de México, en un área menor al 1 % de la superficie del país (Medellín, 1996). El grupo de los invertebrados es poco conocido en la Selva Lacandona, se han reportado 1,135 especies de la clase Insecta (Morón, 1992), el grupo mejor conocido son las mariposas diurnas con 800 especies (De la Maza y De la Maza, 1991). La ictiofauna de la región se compone de 39 especies pertenecientes a 33 géneros y 22 familias (Lazcano-Barrero y Vogt,

1992). Los anfibios y reptiles son uno de los grupos menos conocidos en la región, se han registrado 77 especies, de las cuales 23 son anfibios y 54 son reptiles (Lazcano-Barrero et al., 1992). Se ha reportado 340 especies de aves entre migratorias y residentes (González García, 1993). Los mamíferos son uno de los grupos mejor estudiados, hasta el momento se han registrado 117 especies (Apéndice 1: Amín, 1996; López-Vidal y Martínez-Coronel, 1995; López et al., 1998; Medellín, 1994).

#### 4.9 Antecedentes históricos

Entre el año 300 y 900 D.C., la Selva Lacandona estaba habitada por los mayas del Período Clásico. A finales del siglo XV, existían en la región central de la zona maya grupos autónomos, como el zoque, mame, chol, chol-lacandon e itzá. La mayoría de ellos con límites territoriales aparentemente bien definidos, y probablemente existían confederaciones o alianzas por vínculos familiares o comerciales, pero también ocurrían numerosos enfrentamientos entre ellos, al no existir un gran centro imperial (Pons, 1997).

A la llegada de los españoles en el siglo XVI, la Selva lacandona estaba poblada por tres grupos mayenses: los choles, los lacandones de lengua chorti y un tercero relacionado con el habla tzeltal. Los españoles trasladaron a estos grupos indígenas a las tierras altas: a los choles a la zona de Tila y a los tzeltales a la región de Ocosingo, Bachajón y Chilón (Lobato, 1979). Sin embargo, los lacandones no fueron conquistados y permanecieron en la selva, que posteriormente se designaría Selva Lacandona (Pons, 1997).

La colonización de la Selva Lacandona comenzó a principios de 1950, con la incorporación de grupos Tzeltales y Choles que se encontraban en las regiones limítrofes a esta zona. Se fueron agregando grupos de inmigrantes Tzoltziles procedentes de Los Altos y del centro de Chiapas. Por 1960 se abrieron tres frentes de inmigración, desde las Margaritas, Ocosingo y Palenque. Para 1964, la mayoría de los colonos ya estaban establecidos sin permiso en las cuencas del río Santo Domingo, Jataté, Perlas y Chocoljá (De Vos, 1988). No fue sino hasta 1967, cuando el gobierno federal declara una superficie de 400 000 ha de la selva Lacandona libre para la colonización. Parte de esa superficie la formaba la zona de Marqués de Comillas. Es a principios de los 70's cuando se impulsa el desarrollo de la Selva Lacandona a través de la



colonización promovida por el Departamento de Asuntos Agrarios y Colonización. La dotación de áreas selváticas como terrenos ejidales atrajo a miles de familias, indígenas y mestizas, que migraron primero del altiplano chiapaneco y posteriormente de diversas partes de la República Mexicana (Dichtl, 1988). Para este momento las únicas fuentes de producción eran la agricultura y ganadería dentro de un área cada vez más demandante (Pérez Gil, 1991).

En 1976 se inició la exploración petrolera en Pico de Oro, en la zona de Marqués de Comillas donde se estableció un campamento de Petróleos Mexicanos (PEMEX). A corto plazo, trajo como consecuencia un alza en el costo de vida de la región y produjo un cambio en la fisonomía social, económica y ecológica de la Selva Lacandona. Las exploraciones fueron suspendidas en 1981, debido a problemas en el mercado petrolero (Dichtl, 1988). La última gran migración se inició a principios de 1980, cuando el conflicto bélico en Guatemala motivó la creación de una frontera humana, especialmente en la región de Marqués de Comillas.

Actualmente en la reserva y su zona de influencia están asentadas alrededor de 68 comunidades con un total de 26,220 habitantes y solo en la reserva hay 9,822 habitantes (INEGI, 1990).

# 5

## Métodos

### 5.1 Sitios de estudio

Los sitios de muestreo representan los cuatro tipos de vegetación dominantes en la región: bosque tropical perennifolio, bosque abierto, acahual y potrero. Cada hábitat ejemplifica diferentes niveles de perturbación:

**Bosque Tropical Perennifolio (BTP).** Este tipo de vegetación cubre la mayor parte de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), se distribuye de los 100 a los 900 msnm, en relieves abruptos con suelos someros y drenaje deficiente. La altura promedio del dosel va de 25 a 40 m, aunque se observan individuos de más de 45 m. La estratificación de los árboles en el BTP no se puede apreciar a simple vista en la comunidad. Sin embargo, se presentan tres estratos arbóreos bien definidos: el superior localizado entre los 20 o 25 y 35 o 40 m, el medio entre los 13 y 24 m y el inferior entre los 5 y 12 m. Las especies dominantes de árboles en el estrato superior son: *Terminalia amazonia* (sombrexete), *Swietenia macrophylla* (caoba), *Cedrela odorata* (cedro), *Ceiba pentandra* (ceiba), *Brosimum alicastrum* (ramón), *Manilkara zapota* (chicozapote), *Dialium guianense* (guapaque), *Schizolobium parahybum* (guanacaste). En el estrato medio se encuentra *Ficus* spp. (amate), *Guarea glabra*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Quararibea funebris*, *Trophis mexicana*. Las especies que componen el estrato inferior son: *Psychotria* spp., *Protium copal*, *Bactris* spp., *Alibertia edulis*, *Miconia* spp., *Chamaedorea tepejilote*. En el sotobosque dominan las palmas umbrófilas (Pennington y Sarukhán, 1998; SEMARNAP-CONABIO, 1995).

**Bosque Abierto (BA).** Se encuentra distribuido en los lomeríos de la RBMA. Los árboles no son muy altos, la altura promedio va de 7 a 10 m, se caracteriza por presentar un dosel abierto a semi-cerrado; con presencia de una densa capa de arbustos y pastos. Los árboles dominantes son: *Miconia trinervia*, *Matayba glaberrima*, *Terminalia amazonia*, *Byrsonima crassifolia* (nanche), *Spondias mombin*, *Bursera simaruba* (palo mulato), algunas plantas epífitas como las bromelias (*Aechmea mexicana*, *Tillandsia* spp.) y pastos como *Scleria eggersiana* (SEMARNAP-CONABIO, 1995).

**Acahual (Ac).** Los acahuales son áreas agrícolas abandonadas, resultado del sistema agrícola tradicional de roza, tumba y quema (SEMARNAP-CONABIO, 1995). Este hábitat se caracteriza por presentar una estratificación formada por una serie de comunidades vegetales secundarias de tipo herbáceo, arbustivo y arbóreo que se establece una vez abandonada el área de cultivo. Presenta dos estratos bien definidos: una abundante capa herbácea y arbustiva en los primeros 4 m sobre el nivel del suelo y un dosel discontinuo entre los 10 y 25 m con baja complejidad (Medellín y Equihua, 1998). Las especies arbóreas de crecimiento rápido son *Cecropia obtusifolia*, *Trophis mexicana* y *Ochroma pyramidale* y las arbustivas *Piper auritum*, *P. hispidum*, *Acalypha diversifolia* y *Urea eggersii*. Los acahuales son frecuentes de observar a lo largo del Río Lacantum, en forma de parches aislados abandonados hace más de 15 años (SEMARNAP-CONABIO, 1995). La superficie que ocupan en la parte sur de la RBMA no es mayor al 5 % (Medellín y Equihua, 1998).

**Potrero (P).** Este uso de suelo comprende grandes extensiones de pastizales cultivados artificialmente para la ganadería extensiva. Los pastos se mantienen indefinidamente incendiándolos durante la temporada seca y después de la quema aparecen los primeros rebrotes. La composición vegetal es muy homogénea, predominan las gramíneas con algunos árboles y arbustos aislados dentro del pastizal (SEMARNAP-CONABIO, 1995). La conversión de una selva en pastizal extensivo es una perturbación muy severa, porque la estructura de la vegetación original se pierde por completo al igual que la del suelo (Maass y García-Oliva, 1990). Es común observar grandes extensiones de tierra convertidas en potreros en los ejidos que rodean la RBMA (Mendoza y Dirzo, 1999).

Por tipo de vegetación se tuvieron dos réplicas, obteniendo un total de 8 sitios de muestreo (Figura 3). Estos sitios fueron seleccionados basándose en los siguientes criterios: i) El

parche de vegetación debía cubrir un área no menor a 3 ha; *ii*) El bosque abierto, acahual y potrero debían estar a una distancia mínima de 300 m de un borde de BTP; *iii*) Los sitios tenían que estar situados dentro de la planicie inundable del Río Lacantún, con excepción de los sitios de bosque abierto que se ubicaron en los lomeríos y los potreros que se localizan en el Ejido Loma Bonita; *iv*) Los potreros debía permanecer activos durante el desarrollo de esta investigación, y *v*) Los sitios se encontraron a una distancia no mayor de 10 km de la Estación Biológica Chajul. Las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo (Cuadro 1) se obtuvieron con un geoposicionador (MAGELLAN Trailbazer XL). El sitio más alejado se encuentra a 7.3 km en línea recta de la estación (Cuadro 2).

Cuadro 1. Distancia entre los sitios de muestreo (km).

BTP 1	0								
BTP 2	3.70	0							
BA 1	4.90	2.15	0						
BA 2	4.60	2.38	0.60	0					
Ac 1	5.64	2.04	1.65	2.28	0				
Ac 2	1.68	2.18	3.85	3.78	4.20	0			
P 1	2.12	2.05	3.95	3.94	4.08	<b>0.50</b>	0		
P 2	1.66	5.32	6.50	6.20	<b>7.28</b>	3.24	3.58	0	
	BTP1	BTP2	BA 1	BA2	Ac 1	Ac2	P1	P2	

Cuadro 2. Características geográficas de los sitios de muestreo

Sitio	Distancia río-sitio (m)	Área (ha)	Posición Geográfica					
			Lat°	Lat min	Lat seg	Long°	Long min	Long seg
BTP 1	15	∞	16	06	14.2	90	59	09
BTP 2	10	∞	16	06	21.6	90	56	51.3
BA 1	1700	3	16	07	29	90	56	39
BA 2	2000	3.6	16	07	40	90	56	57
Ac 1	10	6	16	06	55	90	56	00
Ac 2	9	10	16	05	57.9	90	58	14
P 1	110	6	16	05	48	90	58	01
P 2	250	4.5	16	06	06	90	59	59

∞. Los BTP es el bosque maduro, ocupa la mayor parte de la Reserva de la Biosfera Montes Azules.

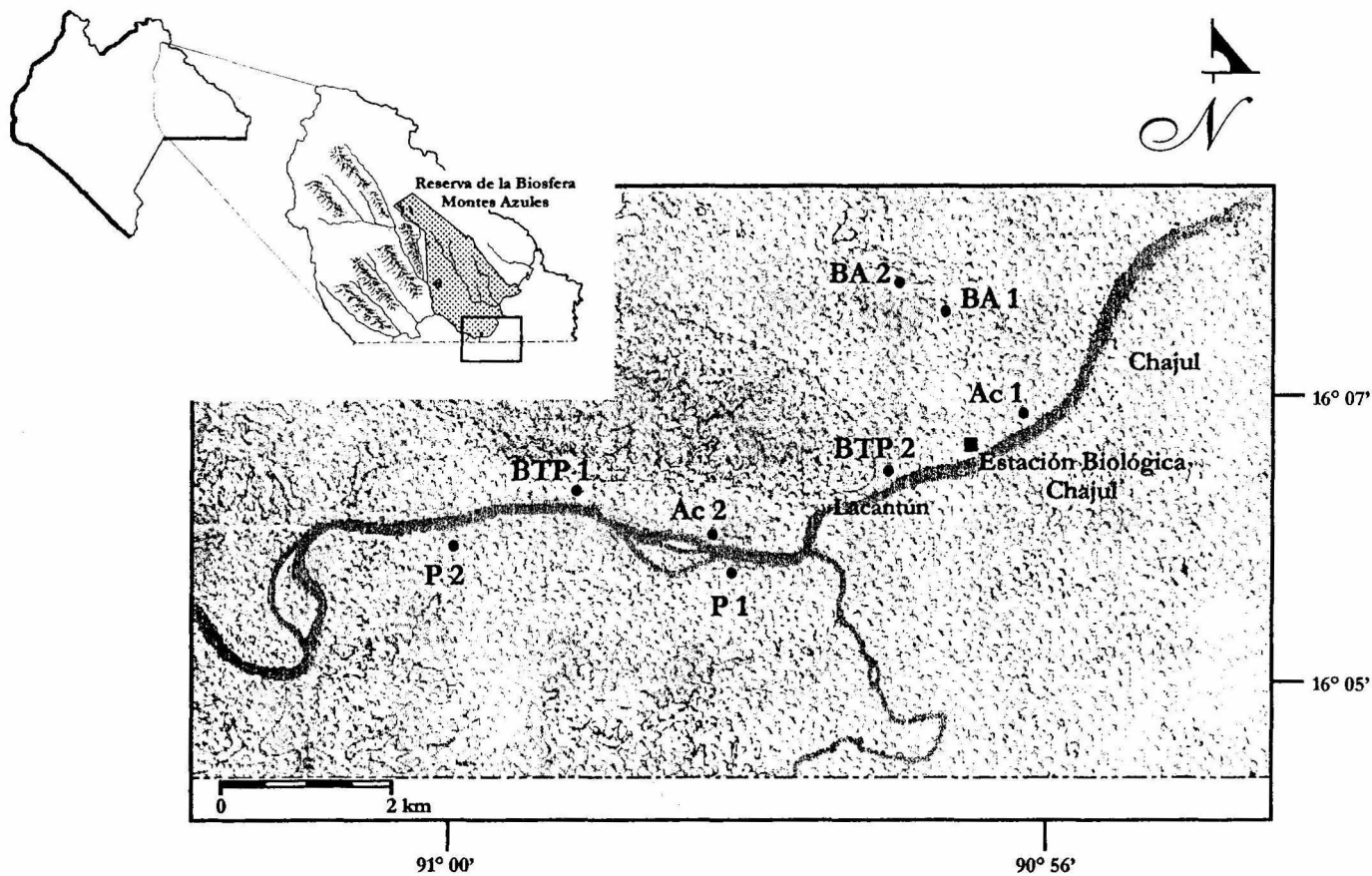


Figura 3. Ubicación de los sitios de estudios en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas

## 5.2 Diseño de trampeo

### 5.2.1 Muestreo de roedores y didélfidos

Los roedores fueron capturados usando trampas tipo Sherman plegadizas de 8 x 9 x 23 cm. En cada sitio se colocaron 100 trampas arregladas dentro de una cuadrícula de 10 líneas y 10 columnas colocando una trampa Sherman cada 10 m. El área cubierta por la retícula fue de 8,100 m<sup>2</sup> (0.81 ha). Adicionalmente se colocaron en promedio 40 trampas en los árboles por sitio exceptuando el potrero, a una altura de 1.5 a 2 m del suelo y en un radio no mayor a 3 m alrededor de la estación de muestreo, con el fin de capturar pequeños mamíferos arborícolas. Las trampas Sherman fueron cebadas con una mezcla de hojuelas de avena (temporada de secas) o maíz quebrado (temporada de lluvias), crema de cacahuete y vainilla (Jones et al., 1996; Medellín, 1992).

Para la captura de didélfidos se emplearon 25 trampas tipo Tomahawk de 25 x 25 x 65 cm, en cada uno de los sitios. Todas las trampas fueron colocadas al nivel del suelo, separadas una de otra cada 20 m en la misma cuadrícula anteriormente descrita para roedores. Únicamente en el potrero no se realizó el muestreo por problemas logísticos. Las trampas Tomahawk fueron cebadas con sardinas. Nuestro método de muestreo estuvo enfocado a didélfidos de hábitos preferentemente terrestres como *Didelphis marsupialis*, *D. virginiana* y *Philander opossum*, porque ninguna trampa fue colocada a la orilla de un arroyo o en el dosel, disminuyendo las posibilidades de captura de *Chironectes minimus* y *Caluromys derbianus*, tlacuache de hábitos acuáticos y arborícola respectivamente (Voss y Emmons, 1996).

Las trampas fueron colocadas y cebadas por la tarde, a la mañana siguiente se revisaban y se volvían a cebar, permanecían activas durante tres noches consecutivas en cada sitio. Los muestreos se realizaron cada dos meses, durante la luna nueva evitando de esta manera el fenómeno de fobia lunar observado en roedores (Wolfe y Summerlin, 1989). Se usó el método de captura-marca y recaptura para los dos taxa. Los roedores fueron marcados por ectomización de falanges, mientras que los didélfidos y roedores arborícolas con aretes. El trabajo de campo se llevó a cabo de diciembre de 1997 a diciembre de 1998, con un muestreo de prospección en el mes de octubre de 1997, con excepción del muestreo de didélfidos que comenzó a partir de octubre de 1997.

A todos los roedores y didélfidos capturados se les tomaron los siguientes datos: 1) especie; 2) número de estación en la que fue capturado; 3) número de individuo si fue previamente marcado; 4) sexo; 5) edad, la cual se estimó a partir de la coloración del pelaje en tres categorías: juvenil, subadulto y adulto; 6) medidas somáticas: longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata, longitud de la oreja y peso, con la ayuda de un vernier y cinta métrica (precisión de  $\pm 0.05$  mm y 1 mm, respectivamente) y una pesola de 100 g y 5 kg (precisión de  $\pm 0.3$  g y 25 g, respectivamente); y 7) condición reproductiva, se determinó en las hembras por palpación del vientre y de las glándulas mamarias como inactivas, preñadas o lactantes, y los machos por la posición de los testículos en abdominales o escrotados (Jones et al., 1996; Mares y Ernest, 1995).

#### 5.2.2 Muestreo de murciélagos

Se utilizaron cuatro redes de niebla (Mist-net) de 2.6 x 9 metros arregladas en forma de "T", optimizando de esta forma el esfuerzo de captura (Kunz, 1982). En cada sitio se muestreó una noche cada dos meses, durante la luna nueva evitando el fenómeno de fobia lunar (Morrison, 1978). Las redes se abrían a la puesta del sol, permaneciendo así durante 4 h, tiempo en el que son más activos los murciélagos (Fleming et al., 1972; Willig, 1986) y se revisaban las redes cada media hora o antes dependiendo de la tasa de captura de murciélagos (Kunz, 1982).

Todos los murciélagos capturados fueron marcados colocando un collar con un código numérico por colores (Amín y Medellín, 1993) y liberados en el mismo sitio registrando previamente los siguientes datos: 1) especie; 2) número de individuo; 3) sexo; 4) edad (estimada mediante la observación en presencia de cartilago en la cuarta falange metacarpal en las siguientes categorías: juvenil, subadulto y adulto); 5) longitud del antebrazo, se midió con un vernier (precisión de  $\pm 0.05$  mm); 6) peso, con una pesola de 100 g (precisión de  $\pm 0.3$  g); 7) condición reproductiva, la cual se determinó en las hembras por palpación del vientre y desarrollo de las glándulas mamarias como inactivas, preñadas o lactantes, múltiparas o nulíparas; y los machos por la posición de los testículos, en abdominales o escrotados (Fleming et al., 1972; Kunz, 1982; Medellín et al., 1997).

### 5.3 Análisis de Vegetación

Se determinó la complejidad de la vegetación presente en cada sitio, con la finalidad de establecer diferencias o similitudes entre la estructura de la vegetación y la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en la región. Se usaron mediciones cuantitativas y cualitativas para describir cada hábitat. El estudio se llevó a cabo en dos fases:

Estructura del hábitat I. Se midieron cuatro variables del hábitat en abril de 1998 que describen la estructura vegetal circundante a cada estación de trapeo por sitio. La altura máxima del dosel se midió en metros directamente arriba de la estación, medido con un rangefinder (Bushnell Yardage Pro  $400 \pm 1$  m). Se registró la presencia o ausencia de estratos arbóreos que se encontraban por arriba de la estación de trapeo, en un radio de 2 m, para ello se agruparon a los árboles mayores a 2 m de altura en cuatro categorías: 2-5 m, 5-10 m, 10-25 m y >25 m. Se tomaron dos mediciones con el densiometro, una viendo hacia la dirección del transecto y la otra a espaldas del transecto, a una altura de 1.5 m del suelo con el objeto de estimar la densidad del dosel. A una distancia de 1.5 m de la estación de trapeo se tomó una lectura en cada punto cardinal con una escala colocada perpendicularmente al suelo el promedio de estas mediciones sirvió para estimar la profundidad de la hojarasca (August, 1983; Ceballos, 1989; Chávez, 1993).

Estructura del hábitat II. La segunda fase se llevó a cabo en octubre de 1998 en cada sitio y consistió en trazar 3 transectos paralelos de 100 m por uno de ancho ( $300 \text{ m}^2$ ), separados entre ellos por 40 m. En dichos transectos se trazaron líneas de Canfield, con el fin de obtener información sobre cobertura herbácea y arbustiva (expresada en porcentaje) y abundancia (Anderson y Ohmart, 1986). Se consideró el estrato arbustivo a toda planta de más de 50 cm de altura y diámetro menor de 1 cm, para el estrato arbóreo se tomó en cuenta a individuos con un DAP (diámetro a la altura del pecho) igual o mayor de 2.5 cm. Todas las plantas fueron identificadas hasta especie.



## 5.4 Análisis estadísticos

Se calculó la diversidad de especies con el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), con la siguiente ecuación:  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , donde,  $p_i$  es la proporción de la especie  $i$  con respecto a la comunidad. Este índice asume que los individuos son muestreados aleatoriamente de una población infinita y que todas las especies están representadas en el muestreo (Magurran, 1988). Dos elementos componen directamente este índice: la riqueza de especies y la equitatividad. La diversidad tiende a incrementarse si los individuos están distribuidos uniformemente entre las especies y decrece si la mayoría pertenecen a una sola especie y las otras solo cuentan con pocos individuos (Krebs, 1985). Además, se calculó la diversidad máxima  $H' \text{ max} = \ln S$ , donde  $S$  se refiere al número máximo de especies de la comunidad. La diversidad máxima representa el valor de la diversidad bajo el supuesto de que todas las especies de la comunidad tienen igual abundancia. La equitatividad,  $E = H' / H' \text{ max}$ , indica como están distribuidos los individuos entre las especies y representa el valor entre la diversidad observada y la diversidad máxima (0 a 1), el valor uno refleja situaciones en las cuales todas las especies son igualmente abundantes (Krebs, 1989; Magurran, 1988).

Se compararon los valores de diversidad de los sitios mediante una prueba de  $t$  de student modificada por Hutcheson y entre los hábitats por una ANOVA de Kruskal-Wallis (Zar, 1984), con el fin de determinar si los sitios y los hábitats se comportan igual entre sí. Se calculó el índice de Simpson para estimar la similitud de las comunidades de pequeños mamíferos entre los hábitats, se utilizó este índice porque permite hacer estimaciones precisas aún cuando los datos muestren una desproporción en el número de especies y de taxa compartidos (Sánchez y López, 1988).

El éxito de muestreo o captura fue calculado con el número de total de capturas de todas las especies dividido entre el número de noches trampa, expresado en porcentaje. El índice de recaptura fue calculado dividiendo el total de capturas entre el total de individuos e indica el número de veces promedio que los individuos de una especie fueron capturados. Tanto el tanto el éxito de captura como el índice de recaptura pueden modificarse por efectos de temporalidad, conductuales y/o de heterogeneidad (White et al., 1982). La heterogeneidad, número o lugar de la trampa dentro del área de influencia de la especie o la variación debido a la dominancia social,

varía entre los animales, pero las probabilidades para cada animal permanecen constantes por muestreo. En cambio la temporalidad varía sobre el tiempo por condiciones ambientales o esfuerzo de trapeo y por último el efecto de conducta (trampofilia) pueden alterar las probabilidades de captura después de la captura inicial de un individuo (Stallings, 1988).

En murciélagos, se calculó el esfuerzo de captura según el método propuesto por Medellín (1993), a partir del número de metros lineales de red por las horas (tiempo) que estas permanecieron abiertas (MxH). La suma de los metros de red por hora de cada muestreo se dividirá entre la abundancia absoluta de cada especie para estimar el número de individuos por metro de red por hora. La principal contribución de este método es que permite hacer comparaciones con aquellos estudios que usen el mismo método, sin que influya el esfuerzo de muestreo invertido.

Para evaluar la representatividad de la muestra entre los diferentes tipos de vegetación se elaboraron curvas acumulativas de especies. Se aplicó el modelo exponencial de Von Bertalanffy empleando la siguiente ecuación asintótica  $S = ab(1 - e^{-bt})$ , donde S es el número de especies en la comunidad al tiempo (t), a y b son los parámetros de la ecuación a ser calculados por iteración. Este modelo se recomienda cuando se muestrea un taxa bien conocido en un área pequeña u homogénea, con algunas especies (Soberón y Llorente, 1993). Un segundo método para calcular la riqueza fue mediante el programa EstimateS 5 (Colwell, 1999), aplicando el estimador de riqueza ACE (Abundance-based Coverage Estimator of Species Richness) usado preferentemente para tamaños de muestra pequeños. Este modelo toma en consideración la abundancia de las especies. La diferencia entre los dos modelos es que ACE considera la abundancia de las especies y el modelo exponencial no, sin embargo ambos proporcionan confiabilidad sobre la representatividad de la muestra y la riqueza de especies.

El tamaño de la población en roedores y didélfidos fue calculado basándose en el método del número mínimo de individuos vivos (NMIV; Krebs, 1966). Este método ha resultado ser el más confiable para pequeños mamíferos para estudios de captura-marca y recaptura porque no es sensible a los cambios en porcentaje de recaptura y toma en cuenta a los individuos que por alguna razón no se capturaron durante un período particular del muestreo pero sí en los

subsecuentes. El inconveniente de este método es que se puede subestimar a la población por el efecto de la heterogeneidad y trampofilia (Ceballos, 1989; Nichols y Pollock, 1983).

Se calculó la densidad poblacional a partir del área efectiva de trapeo para las especies más abundantes por hábitat por mes y estos resultados fueron promediados entre todos los periodos de muestreo. El área efectiva de trapeo se estimó tomando en cuenta al área cubierta por el cuadrante (0.81 ha, densidad observada), más el área que rodea el perímetro de la cuadrícula, obtenida a partir de la distancia promedio entre capturas sucesivas, correspondientes al mismo mes, para cada una de las especies abundantes (Fleming, 1974).

La masa corporal se calculó promediando el peso corporal de todos los individuos adultos de una misma especie (Mares y Ernest, 1995). La biomasa se define como la sumatoria de los pesos de todos los individuos por unidad de área (g/ha), para su cálculo se consideró a todos los individuos adultos capturados y el peso de la primera captura de cada muestreo. Si un individuo no fue capturado en ese muestreo en particular pero fue recapturado subsecuente, se obtiene su peso promedio de una captura previa y posterior (Chávez, 1993; Mares y Ernest, 1995). La biomasa fue calculada por sitio, por hábitat y anual.

La proporción de sexos de adultos fue calculada para las especies más abundantes por hábitat y en total, a partir de una distribución binomial (Zar, 1984). Los individuos capturados inicialmente como inmaduros y recapturados como adultos fueron incluidos en ambas categorías de edad para el análisis de proporción de sexos.

La distribución de las clases de edades (juveniles, subadultos y adultos) se basó en los individuos capturados durante cada muestreo y fue calculada por muestreo y hábitat (Mares y Ernest, 1995).

La supervivencia de pequeños mamíferos no es fácil de evaluar en poblaciones naturales, porque es difícil determinar con precisión si los organismos están dejando de ser recapturados por fallecimiento y/o por dispersión (Zeng y Brown, 1987). Se tomó a la permanencia y la residencia como los indicadores de la supervivencia de los organismos, para comparar las tendencias entre

poblaciones y especies de roedores y didélfidos. La permanencia se consideró como el porcentaje de individuos a "n" meses de haber sido capturados por primera vez, para ello se excluye a los individuos que fueron capturados una sola vez y a los nuevos individuos en el último muestreo. La residencia se define como el tiempo promedio que los individuos permanecieron en el área de estudio (Ceballos, 1989).

El reclutamiento se calculó únicamente para las especies más abundantes de cada hábitat. Se consideró como la tasa de aparición de nuevos individuos no marcados en la población. Los nuevos individuos son incorporados a la población vía reproducción *in situ* o por inmigración de las áreas adyacentes (Ceballos, 1989). Después de haber marcado a la población residente, la aparición de adultos sin marcar se adjudica a las inmigraciones; en cambio los recién nacidos tienen una alta probabilidad de ser marcados después del destete, mientras que los juveniles y subadultos pueden ser del cuadrante o de áreas adyacentes.

Se calculó el movimiento de todos los organismos capturados más de una vez y se analizaron dos tipos de movimientos: 1) Movimientos a corto plazo (MCP), representan la distancia entre recapturas consecutivas durante un mismo mes y 2) Movimientos a largo plazo (MLP), representan la distancia entre la primera y la última captura (Ceballos, 1989).

La estructura de la comunidad de murciélagos se analizó a partir de sus gremios tróficos y tamaños corporales (longitud del Antebrazo, AB), mediante una matriz bidimensional por tipo de vegetación y para toda la comunidad. Basándonos en lo propuesto por McNab (1971), Fleming et al. (1972), Willig (1986) y Medellín (1993) quienes subdividen a los murciélagos en intervalos de tamaño, manteniendo una relación de 1.25 entre intervalos, de acuerdo al índice de Hutchinson (1959). Dependiendo de la longitud del antebrazo, cada especie fue asignada a un intervalo de tamaño. El primer intervalo se generó a partir del promedio de la longitud del antebrazo de la especie más pequeña (*Vampyressa pusilla*, AB = 32 mm) capturada en este estudio, para los siguientes intervalos se mantuvo la relación según el índice de Hutchinson, calculando cinco intervalos de tamaño (AB): I AB de 32-40 mm, II AB de 40.1-50.1 mm, III AB de 50.2-62.7 mm, IV AB de 62.8-78.5 mm, y V AB de 78.6-98.2 mm. Además con base en Medellín (1993) y Gaona (1997), se agruparon las especies según sus hábitos alimentarios en ocho grupos tróficos:

Insectívoros aéreos de bosque (IA bosque), Insectívoros aéreos de zonas abiertas (IA abierto), Omnívoros/insectívoros de substrato (Omnív), Piscívoros (Pisciv), Carnívoro (Carniv), Nectarívoros (Nectarív), Hematófagos (Hematof) y Frugívoros (Frugiv). A su vez, este grupo trófico se subdividió en: frugívoros especialistas en *Cecropia* (Cecropia), frugívoros especialistas en *Ficus* (Ficus), frugívoros especialistas en *Piper* (Piper), frugívoros generalistas (General) y frugívoros especialistas en desechos (Desechos).

Para conocer las preferencias de hábitat por especie, es importante identificar primeramente aquellos parámetros estructurales del hábitat (altura del dosel, porcentaje de la cobertura del dosel, profundidad de la hojarasca y presencia o ausencia de estratos arbóreos, variables independientes, ver sección 5.3.), que pueden estar directamente asociados con la presencia y por consiguiente captura de pequeños mamíferos. Aplicamos un modelo log-lineal utilizando las abundancias de las especies como la variable dependiente (se usó la abundancia total de la especie más abundantes por hábitat y por sitio), para el caso de roedores y didélfidos, y la riqueza de filostomíneos como variable dependiente para los murciélagos. Tanto la abundancia como el número especies son frecuencias, por lo que se asume que pueden tener una distribución de error Poisson (Crawley, 1993). Los métodos de regresión lineales estándar no son apropiados para estos análisis, por dos razones principales: *i*) permiten la predicción de valores negativos, y *ii*) la varianza no es siempre constante y su error frecuentemente no se distribuye con normalidad, especialmente cuando las frecuencias observadas son bajas. En cambio el modelo log-lineal asumen que todos los valores predichos son enteros positivos (tiene el supuesto de una distribución de error Poisson en lugar de error normal), y tienen una varianza igual a su media (Crawley, 1993). Se corrieron los modelos log-lineales usando el paquete estadístico GLIM versión 4 (NAG 1986). Sin embargo, debido al bajo número de capturas de algunas especies fue imposible realizar este análisis estadístico para cada una de las especies.

# 6

## Resultados

### 6.1 Pequeños mamíferos terrestres

#### 6.1.1 Base de datos

Se registraron 326 individuos (454 capturas), de 12 especies de pequeños mamíferos terrestres en 21,701 noches-trampas. El esfuerzo de trapeo fue similar en cada hábitat, entre 5,620 y 6,009 en los hábitats arbolados y 4,200 en el hábitat sin árboles (potrero; Cuadro 3). Para roedores el mayor éxito de trapeo (Sherman en suelo) se registró en el Potrero (5.21%) y el menor en el Bosque Tropical Perennifolio, BTP (0.88 %). Se obtuvo un bajo éxito de captura con las trampas Sherman en árbol (0.21-0.33%), sin embargo, las especies capturadas (*Sciurus deppei* y *Marmosa mexicana*) con este método no fueron registradas al nivel del suelo. Para didélfidos el mayor éxito de trapeo fue en el Bosque Abierto, BA (1.92 %) y el menor en el Acahual (1.67 %). Se capturaron 8 especies de roedores: *Heteromys desmarestianus*, *Oligoryzomys fulvescens*, *Oryzomys alfaroi*, *O. couesi*, *Ototylomys phyllotis*, *Peromyscus mexicanus*, *Sigmodon hispidus*, *Sciurus deppei* y 4 especies de didélfidos: *Didelphis marsupialis*, *D. virginiana*, *Philander opossum* y *Marmosa mexicana*. Solo *M. mexicana* y *O. fulvescens* fueron capturados únicamente en el Acahual, mientras que *S. deppei* y *Peromyscus mexicanus* en el BTP. Las abundancias de estas cuatro especies no fueron mayores a 5 individuos en total.

Los roedores, por su diversidad y abundancia, fue el grupo con mayor captura de individuos (>60%) y por consiguiente el mejor representado en la comunidad de pequeños mamíferos terrestres. Sin embargo, los didélfidos registraron un índice de recaptura mayor que los roedores (Cuadro 4).

Cuadro 3. Noches-trampa y éxito de trampeo por hábitat para roedores y didélfidos en la Selva Lacandona, Chiapas. Los números mostrados son los totales de capturas e individuos.

Hábitat	Noches -trampa	No. de capturas	No. de ind.	Éxito de trampeo (%)
BTP				
Sherman <sup>a</sup>	4200	37	29	0.88
Sherman <sup>b</sup>	609	2	2	0.33
Tomahawk	1200	22	13	1.83
Total	6009	61	44	1.02
BA				
Sherman <sup>a</sup>	4200	47	29	1.12
Sherman <sup>b</sup>	220	0	0	
Tomahawk	1200	23	16	1.92
Total	5620	70	45	1.25
Acahual				
Sherman <sup>a</sup>	4200	83	56	1.98
Sherman <sup>b</sup>	472	1	1	0.21
Tomahawk	1200	20	14	1.67
Total	5872	104	71	1.77
Potrero				
Sherman <sup>a</sup>	4200	219	166	5.21

<sup>a</sup> = Trampas Sherman colocadas a nivel del suelo

<sup>b</sup> = Trampas Sherman colocadas en árbol (ca. 1.5 m de altura)

Cuadro 4. Número de capturas, número de individuos e índice de recaptura por especies por hábitats en roedores y didélfidos en la Selva Lacandona, Chiapas.

a) Bosque Tropical Perennifolio

ESPECIES	TOTAL CAPTURAS	% CAPTURAS POR SP.	PROPORCION RELATIVA	No. IND.	% IND. POR SP.	PROPORCION RELATIVA	INDICE DE RECAPTURA
<i>Didelphis virginiana</i>	2	9.09	3.28	2	15.38	4.55	1
<i>Didelphis marsupialis</i>	11	50.00	18.03	6	46.15	13.64	1.83
<i>Philander opossum</i>	9	40.91	14.75	5	38.46	11.36	1.8
Total	22	100	36.07	13	100	29.55	
<i>Sciurus deppei</i>	2	5.13	3.28	2	6.45	4.55	1
<i>Heteromys desmarestianus</i>	20	51.28	32.79	12	38.71	27.27	1.67
<i>Oryzomys alfaroi</i>	5	12.82	8.20	5	16.13	11.36	1
<i>Oryzomys conesi</i>	2	5.13	3.28	2	6.45	4.55	1
<i>Peromyscus mexicanus</i>	5	12.82	8.20	5	16.13	11.36	1
<i>Otorylomys phyllotis</i>	2	5.13	3.28	2	6.45	4.55	1
<i>Sigmodon hispidus</i>	3	7.69	4.92	3	9.68	6.82	1
Total	39	100	63.93	31	100	70.45	

b) Bosque Abierto

ESPECIES	TOTAL CAPTURAS	% CAPTURAS POR SP.	PROPORCION RELATIVA	No. IND.	% IND. POR SP.	PROPORCION RELATIVA	INDICE DE RECAPTURA
<i>Didelphis virginiana</i>	12	52.17	17.14	8	50	17.78	1.5
<i>Philander opossum</i>	11	47.83	15.71	8	50	17.78	1.38
Total	23	100	32.86	16	100	35.56	
<i>Heteromys desmarestianus</i>	1	2.13	1.43	1	3.45	2.22	1
<i>Sigmodon hispidus</i>	46	97.87	65.71	28	96.55	62.22	1.64
Total	47	100	67.14	29	100	64.44	



Cuadro 4. Continua...

## c) Acahual

ESPECIES	TOTAL CAPTURAS	% CAPTURAS POR SP.	PROPORCION RELATIVA	No. IND.	% IND. POR SP.	PROPORCION RELATIVA	INDICE DE RECAPTURA
<i>Didelphis virginiana</i>	4	20	3.85	3	20	4.23	1.33
<i>Didelphis marsupialis</i>	8	40	7.69	5	33.33	7.04	1.6
<i>Philander opossum</i>	7	35	6.73	6	40	8.45	1.17
<i>Marmosa mexicana</i>	1	5	0.96	1	6.67	1.41	1
Total	20	100	19.23	15	100	21.13	
<i>Heteromys desmarestianus</i>	6	7.14	5.77	5	8.93	7.04	1.2
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	1	1.19	0.96	1	1.79	1.41	1
<i>Oryzomys alfaroi</i>	2	2.38	1.92	2	3.57	2.82	1
<i>Ototylomys phyllotis</i>	1	1.19	0.96	1	1.79	1.41	1
<i>Sigmodon hispidus</i>	74	88.10	71.15	47	83.93	66.20	1.57
Total	84	100	80.77	56	100	78.87	

## d) Potrero

ESPECIES	TOTAL CAPTURAS	% CAPTURAS POR SP.	PROPORCION RELATIVA	No. IND.	% IND. POR SP.	PROPORCION RELATIVA	INDICE DE RECAPTURA
<i>Oryzomys conesi</i>	43	19.63		35	21.08		1.23
<i>Sigmodon hispidus</i>	176	80.37		131	78.92		1.34
Total	219	100		166	100		

En el BTP, *Heteromys desmarestianus* fue la especie dominante con el 51 % de las capturas de roedores para este hábitat. En los otros tres ambientes, *Sigmodon hispidus* fue la dominante con más del 80 % de las capturas de roedores (Cuadro 4). En el BTP y Acahual *Didelphis marsupialis* fue la especie dominante y contribuyó por arriba del 40 % de las capturas de su grupo (Cuadro 4a y 4c). En cambio, para el BA no se observó una especie dominante. *Philander opossum* mantuvo constante sus porcentajes de captura entre hábitats, el cual fluctuó de 35 a 47 % (Cuadro 4).

### 6.1.2 Diversidad y composición de especies

A partir de la curva acumulativa de especies de roedores se observó que al cabo del segundo muestreo se habían capturado siete especies o el 87.5% del total de especies registradas. Los parámetros de la ecuación son:  $b_1 = 0.2090$ ;  $b_2 = 0.0297$ ;  $P < 0.005$ , obteniendo una asíntota de 7 especies con un coeficiente de correlación ( $r$ ) de 0.89. Para didélfidos, durante el primer muestreo se registró el 75% (3 spp.) del total de especies capturadas. Los parámetros de la ecuación son:  $b_1 = 1.4840$ ;  $b_2 = 0.4797$ ;  $P < 0.005$ , se obtuvo una asíntota de 3 especies y una  $r$  de 0.81.

Se registraron cambios en la riqueza dependiendo del tipo de hábitat (Figura 4). La mayor riqueza se observó en el BTP (10 spp.) y la menor en el Potrero (2 spp.). En roedores, la mayor riqueza se registró en el BTP (7 spp.) y la menor en el BA y el Potrero (2 spp.). *Sigmodon hispidus* fue la única especie presente en todos los hábitats. En los didélfidos, se observó un notable cambio en el número de especies por tipo de vegetación, la mayor riqueza se registro en el Acahual (4 spp.) y la menor en el BA (2 spp.). *Didelphis virginiana* y *P. opossum* estuvieron presentes en todos los hábitats.

La riqueza observada corresponde con los valores de riqueza esperada calculados a partir del estimador de riqueza ACE (Abundance-based Coverage Estimator of species richness). En roedores y didélfidos se observaron 8 spp. vs 8.5 spp. y 4 spp. vs 4.8 especies calculadas por ACE, respectivamente. Estos resultados indican que el esfuerzo de muestreo empleado para cada sitios fue el óptimo y que se esperaría capturar sólo una especie más.

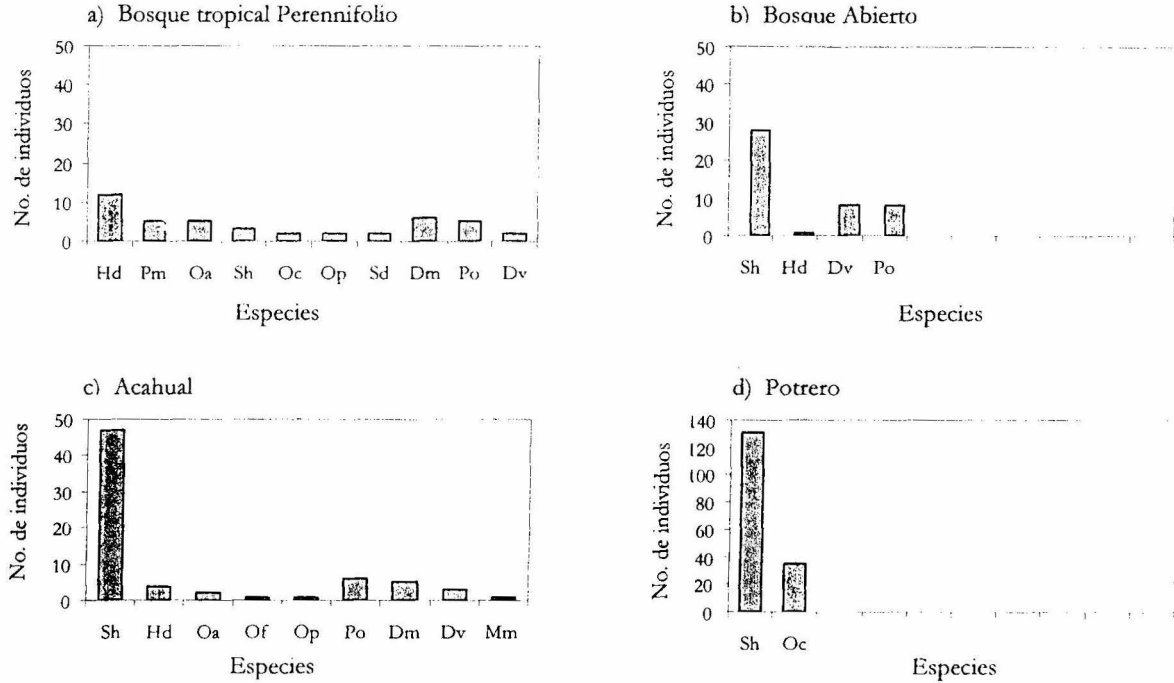


Figura 4. Composición y abundancia de pequeños mamíferos terrestres en diferentes tipos de hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. Abreviaturas de las especies: Dm = *Didelphis marsupialis*, Dv = *D. virginiana*, Hd = *Heteromys desmarestianus*, Mm = *Marmosa mexicana*, Of = *Oligoryzomys fulvescens*, Oa = *Oryzomys alfaroi*, Oc = *O. couesi*, Op = *Ototylomys phyllotis*, Po = *Philander opossum*, Pm = *Peromyscus mexicanus*, Sd = *Sciurus deppei*, Sh = *Sigmodon hispidus*.

La diversidad de especies de roedores (Cuadro 5a) no mostró diferencias entre los cuatro hábitats (ANOVA de Kruskal-Wallis,  $H = 5.16$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0.162$ ). Sin embargo, el mayor valor de diversidad se registró en el BTP ( $H' = 1.370$ ) y el menor en el BA ( $H' = 0.136$ ). De igual manera, en didélfidos no se encontraron diferencias significativas al comparar la diversidad entre hábitats (ANOVA de Kruskal-Wallis,  $H = 3.429$ ,  $gl = 2$ ,  $P = 0.333$ ). Sin embargo, la mayor diversidad se registró en el Acahual ( $H' = 1.065$ ) con respecto al BTP y BA donde se observaron los valores más bajos de diversidad ( $H' = 0.70$  y  $H' = 0.681$ , respectivamente; Cuadro 5b).

### 6.1.3 Dinámica de comunidades

La comunidad de roedores es diferente, en su composición y abundancia de especies, dependiendo del tipo de vegetación (Figura 4). Las especies se clasificaron como abundantes si estaban representadas por más de 20 individuos, comunes entre 5-19 ind, y raras con menos de 4 individuos. La especie más abundante en todos los hábitats fue *Sigmodon hispidus* con excepción del BTP donde su captura fue ocasional (3 ind.). En el BTP se registraron tres especies comunes *H. desmarestianus*, *O. alfari* y *P. mexicanus*. En el BA y Acahual la especie más abundante fue *S. hispidus* (28 y 48 ind., respectivamente). Por último, en el Potrero las únicas especies capturadas fueron *S. hispidus* y *O. colesi* con 131 y 35 individuos respectivamente. En los didélfidos no se observó una especie dominante, la mayor abundancia de *D. marsupialis* se registró en el BTP, una menor abundancia en el Acahual y estuvo ausente en el BA. En comparación con lo observado con *P. opossum* el cual registró una abundancia ligeramente superior o similar a la de *D. virginiana* en todos los hábitats.

El área efectiva de muestreo se obtuvo únicamente para las especies abundantes de cada hábitat y como se recordará se estimó tomando el área cubierta por el cuadrante (0.81 ha), más el área que rodea el perímetro del cuadrante a partir de los movimientos a corto plazo de cada especie, (movimientos a corto plazo  $\pm DS$ , n): *Heteromys desmarestianus* 1.74 ha ( $21 \pm 5.55$  m, n = 2); *Oryzomys colesi* 1.39 ha ( $14.12 \pm 10.84$  m, n = 8); *Sigmodon hispidus* 1.85 ha ( $23.33 \pm 18.20$  m, n = 62); *Didelphis marsupialis* 2.19 ha ( $34.12 \pm 24$  m, n = 4); *D. virginiana* 2.02 ha ( $31.13 \pm 13.04$  m, n = 4), y *Phalanger opossum* 2.32 ha ( $36.25 \pm 11.67$  m, n = 4).

Cuadro 5. Número de especies, número de individuos, diversidad de especies ( $H'$ ), diversidad máxima ( $H'$  max) y equitatividad ( $J$ ), para roedores y didélfidos por sitios y hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas.

a) Roedores

Sitios	No. de sp.	No. de ind.	$H'$	$H'$ max	$J$
BTP 1	6	20	<b>1.706</b>	1.792	0.952
BTP 2	4	11	<b>1.034</b>	1.386	0.746
BA 1	2	13	0.271	0.693	0.391
BA 2	1	16	0.0	0.0	0.0
Ac 1	2	17	0.224	0.693	0.323
Ac 2	5	39	0.728	1.609	0.452
P 1	2	54	0.349	0.693	0.503
P 2	2	112	0.572	0.693	0.825
<b>Hábitat</b>					
BTP	7	31	<b>1.370</b>	1.589	0.849
BA	2	29	0.136	1.040	0.568
Ac	5	56	0.476	0.347	0.196
P	2	166	0.460	0.347	0.161

b) Didélfidos

Sitios	No. de sp.	No. de ind.	$H'$	$H'$ max	$J$
BTP 1	2	5	0.500	0.693	0.722
BTP 2	3	8	0.900	1.099	0.819
BA 1	2	11	0.689	0.693	0.994
BA 2	2	5	0.673	0.693	0.971
Ac 1	3	11	<b>1.090</b>	1.099	0.992
Ac 2	3	4	<b>1.040</b>	1.099	0.946
<b>Hábitat</b>					
BTP	3	13	0.700	0.896	0.771
BA	2	16	0.681	0.693	0.982
Ac	4	15	<b>1.065</b>	1.099	0.969

BTP = Bosque Tropical Perennifolio  
Ac = Acahual

BA = Bosque Abierto  
P = Potrero

La mayor densidad de pequeños mamíferos terrestres, en promedio, se registró en el Potrero (6.13 ind/ha) y la menor en el BTP y BA (1.79 ind/ha). Por taxón, al comparar la densidad de roedores entre ambientes (Cuadro 6), se encontraron diferencias significativas en *H. desmarestianus* (ANOVA una vía,  $F = 14.748$ ,  $gl = 20$ ,  $P < 0.001$ ). Se observó que el BTP es diferente al BA y Acahual (Análisis de comparaciones múltiples, BTP vs BA,  $P < 0.05$ ; BTP vs Ac,  $P < 0.05$ ), y en *S. hispidus* (ANOVA una vía,  $F = 15.381$ ,  $gl = 27$ ,  $P < 0.001$ ) se observó que el Potrero es diferente a los tres ambientes (Análisis de comparaciones múltiples, Potrero vs BTP/BA/Acahual,  $P < 0.05$ ). Recapitulando *H. desmarestianus* presentó una mayor densidad en hábitats no perturbados (BTP) que en perturbados (Potrero), mientras *Sigmodon hispidus* presentó el patrón inverso.

En el BTP, la densidad poblacional de *H. desmarestianus* se mantuvo constante la mayor parte del año con excepción de febrero y octubre cuando se registró un incremento en la densidad seguido de un decremento en diciembre de 1998. Un patrón similar fue observado para *S. hispidus*, con valores de densidad más bajos. En el Potrero, *Sigmodon hispidus* registró la mayor densidad poblacional, junto con *O. colesi* mostraron la misma tendencia a lo largo del año, un drástico decremento del 50% de su población poco antes del comienzo de la estación seca (Figura 5).

En didélfidos, al comparar la densidad poblacional de cada especie entre hábitats no se encontraron diferencias significativas en *D. virginiana* (ANOVA una vía,  $F = 1.565$ ,  $gl = 23$ ,  $P = 0.232$ ), ni en *P. opossum* (ANOVA una vía,  $F = 0.000478$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 1.00$ ). *Didelphis marsupialis* si mostró diferencias (ANOVA una vía,  $F = 3.659$ ,  $gl = 23$ ,  $P = 0.043$ ), se observó que el BTP es diferente al BA (Análisis de comparaciones múltiples, BTP vs BA,  $P < 0.05$ ). A pesar de que no se observaron diferencias significativas en las primeras dos especies, en términos generales, sus densidades pueden estar relacionadas con el tipo de hábitat. La densidad promedio de *Didelphis marsupialis* y *P. opossum* fue mayor en hábitats conservados y decreció ligeramente en modificados (BTP: 0.26 y 0.35 ind/ha vs Acahual: 0.14 y 0.16 ind/ha, respectivamente). En cambio, *D. virginiana* registró una tendencia inversa, mayor densidad en BA (0.25 ind/ha) que en el BTP y Acahual (0.06 ind/ha y 0.09 ind/ha, respectivamente; Cuadro 6).

Cuadro 6. Datos de captura y composición de la población de pequeños mamíferos terrestres por tipos de vegetación en la Selva Lacandona, Chiapas.

a) Bosque Tropical Perennifolio

ESPECIES	# de Capturas			# de Individuos			Juv.	Proporción de sexos*	Masa corporal (g)	Biomasa (g/ha)**	Densidad (ind/ha)**
	M	H	Total	M	H	Total					
<i>Heteromys desmarestianus</i>	6	14	20	4	8	12	0	0.42:1 (0.5:1)	85.14 ± 14.01 (54-119)	76.78 ± 37.37 (21-133)	0.90 ± 0.48
<i>Oryzomys couesi</i>	0	2	2	0	2	2	0	0:1 (0:1)	40 ± 2.82 (30-42)	4.09 ± 10.91 (0-28)	0.10 ± 0.27
<i>Sigmodon hispidus</i>	0	3	3	0	3	3	1	0:3 (0:3)	68.5 ± 140.70 (68-69)	5.28 ± 9.01 (18.39-18.61)	0.12 ± 0.21
<i>Oryzomys affaroi</i>	3	2	5	3	2	5	0	1.5:1 (1.5:1)	37 ± 5.94		
<i>Ototylomys phyllotis</i>	2	0	2	2	0	2	0	1:0 (1:0)	107 ± 1.41		
<i>Peromyscus mexicanus</i>	2	3	5	2	3	5	0	0.66:1 (0.66:1)	34.48 ± 14.77		
<i>Didelphis virginiana</i>	2	0	2	2	0	2	0	1:0 (1:0)	1100 ± 424 (800-1400)	61.39 ± 119.17 (0-312)	0.06 ± 0.11
<i>Didelphis marsupialis</i>	3	8	11	3	3	6	0	0.37:1 (1:1)	970.8 ± 414 (350-1750)	248.4 ± 286.33 (0-810)	0.26 ± 0.28
<i>Philander opossum</i>	2	7	9	2	3	5	2	0.28:1 (0.66:1)	356.35 ± 44.28 (300-450)	95.77 ± 80.9 (0-232)	0.35 ± 0.20
<i>Sciurus despei</i>	0	2	2	0	2	2	0	0:1 (0:1)	198.5 ± 2.12		
Roedores	13	26	39	11	20	31	1			86.15	1.12
Didélfidos	7	15	22	7	6	13	2			405.56	0.67
Total	20	41	61	18	26	44	3			491.71	1.79

b) Bosque Abierto

ESPECIES	# de Capturas			# de Individuos			Juv.	Proporción de sexos*	Masa corporal (g)	Biomasa (g/ha)**	Densidad (ind/ha)**
	M	H	Total	M	H	Total					
<i>Heteromys desmarestianus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1:0 (1:0)	77 ± 0	3.16 ± 8.35 (0-22.1)	0.04 ± 0.11
<i>Sigmodon hispidus</i>	28	18	46	17	11	28	0	1.55:1 (1.54:1)	86.85 ± 18.31 (53-118)	105.08 ± 19.13 (76-125)	1.23 ± 0.21
<i>Didelphis virginiana</i>	10	2	12	7	1	8	1	5:1 (7:1)	1508 ± 1157.33 (700-3650)	252.53 ± 305.5 (0-814)	0.25 ± 0.26
<i>Philander opossum</i>	2	9	11	2	6	8	0	0.22:1 (0.33:1)	413.89 ± 97.72 (300-500)	100.1 ± 99.65 (0-268)	0.27 ± 0.30
Roedores	29	18	47	18	11	29	0			108.24	1.27
Didélfidos	12	11	23	9	7	16	1			352.63	0.52
Total	41	29	70	27	18	45	1			460.87	1.79

Cuadro 6. Continua...

## c) Acahual

ESPECIES	# de Capturas			# de Individuos			Juv.	Proporción de sexos*	Masa corporal (g)	Biomasa (g/ha)**	Densidad (ind/ha)**
	M	H	Total	M	H	Total					
<i>Heteromys desmarestianus</i>	2	4	6	1	4	5	0	0.5:1 (0.25:1)	82.12 ± 12.07 (60-94)	30.32 ± 10.05 (22-45)	0.41 ± 0.15
<i>Sigmodon hispidus</i>	28	46	74	18	29	47	10	0.6:1 (0.62:1)	80.95 ± 27.63 (52-117)	126.78 ± 80.45 (27-272)	2.16 ± 0.92
<i>Oryzomys alfaroi</i>	1	1	2	1	1	2	0	1:1 (1:1)	24.5 ± 3.53		
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	1	0	1	1	0	1	0	1:0 (1:0)	16		
<i>Ototylomys phyllotis</i>	0	1	1	0	1	1	0	0:1 (0:1)	119		
<i>Didelphis virginiana</i>	3	1	4	2	1	3	2	3:1 (2:1)	1900	53.02 ± 149.96 (0-424)	0.09 ± 0.26
<i>Didelphis marsupialis</i>	8	0	8	5	0	5	3	8:0 (5:0)	1150 ± 353.5 (900-1400)	65.4 ± 124.88 (0-318)	0.14 ± 0.17
<i>Phliander opossum</i>	7	0	7	6	0	6	0	7:0 (6:0)	566 ± 116 (400-750)	91.37 ± 85.23 (0-161)	0.16 ± 0.15
<i>Marmosa mexicana</i>	0	1	1	0	1	1	0	0:1 (0:1)	21		
Roedores	32	52	84	21	35	56	10			157.10	2.57
Didélfidos	18	2	20	13	2	15	5			209.79	0.39
Total	50	54	104	34	37	71	15			366.89	2.96

## d) Potrero

ESPECIES	# de Capturas			# de Individuos			Juv.	Proporción de sexos*	Masa corporal (g)	Biomasa (g/ha)**	Densidad (ind/ha)**
	M	H	Total	M	H	Total					
<i>Oryzomys couesi</i>	25	18	43	18	17	35	10	1.38:1 (1.05:1)	63.93 ± 21.42 (33-131)	59.19 ± 52.10 (0-160)	1.43 ± 1.95
<i>Sigmodon hispidus</i>	79	97	176	62	69	131	21	0.81:1 (0.89:1)	79.33 ± 20.18 (47-121)	268.78 ± 170.7 (97-611)	4.70 ± 2.45
Roedores	104	115	219	80	86	166	31			327.97	6.13

\* Proporción de sexos calculada con el # de capturas y entre paréntesis con el # de individuos.

\*\* Datos promedio.



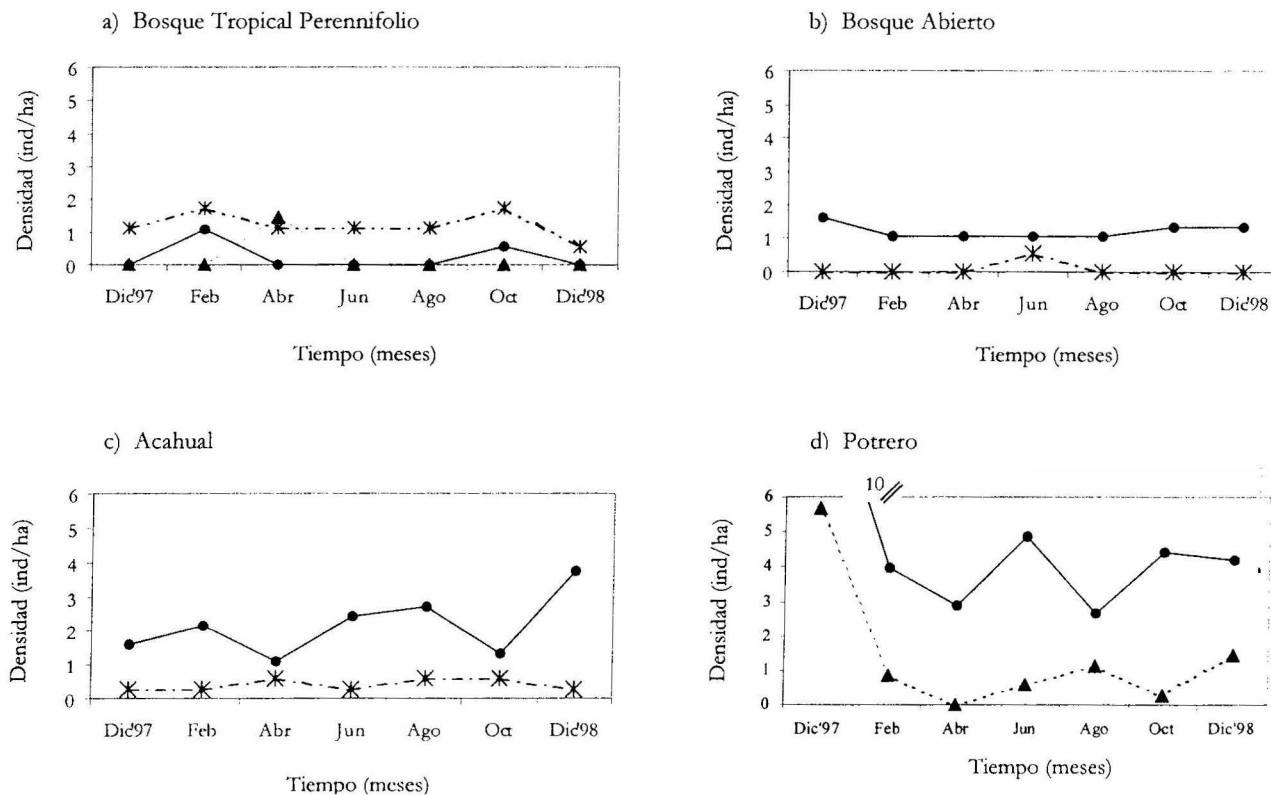


Figura 5. Variación temporal (promedio) de las densidades de roedores en hábitats modificados de la Selva Lacandona, Chiapas. Se indican las densidades de las especies más abundantes de cada hábitat: *Heteromys desmarestianus* (\*), *Sigmodon hispidus* (●) y *Oryzomys couesi* (▲).

En el BTP, *Didelphis marsupialis* y *P. opossum* presentaron el mismo patrón de densidad, observando un incremento durante la estación seca (0.68 y 0.64 ind/ha, respectivamente) seguido de un decremento en lluvias (0.23 y 0.21 ind/ha, respectivamente). En el Bosque Abierto, *P. opossum* presentó un patrón similar al del BTP, en cambio *D. virginiana* incremento su densidad poblacional durante la estación lluviosa hasta alcanzar su pico máximo en diciembre de 1998 (0.74 ind/ha). En el Acahual, las especies presentaron un patrón muy irregular debido al reducido tamaño de muestra. Sin embargo, la densidad de *P. opossum*, aunque baja (0.21 ind/ha), permaneció constante durante todo el muestreo con excepción de abril y agosto cuando no fue capturado ningún ejemplar de esta especie (Figura 6).

#### 6.1.4 Biomasa y peso corporal

La biomasa total observada de pequeños mamíferos terrestres, en promedio, por hábitat fue mayor en el BTP (491.75 g/ha) y menor en el Potrero (327.97 g/ha). Al comparar la biomasa entre hábitats, no se encontraron diferencias significativas (ANOVA una vía,  $F = 0.629$ ,  $gl = 16$ ,  $P = 0.609$ ). Entre taxa, tampoco hubo diferencias, sin embargo, el mayor valor en roedores se registró en el Potrero (328 g/ha; ANOVA una vía,  $F = 1.298$ ,  $gl = 9$ ,  $P = 0.358$ ) y en didélfidos en el BTP (405.6 g/ha; ANOVA una vía,  $F = 1.129$ ,  $gl = 7$ ,  $P = 0.394$ ). Los didélfidos aportaron entre el 50 al 80% de la biomasa total de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres y los roedores entre el 17 al 43% (con excepción del Potrero donde contribuyeron con el 100%). La biomasa de didélfidos decrece de un hábitat conservado (BTP) a uno ligeramente perturbado (Acahual), mientras los roedores presentaron el patrón inverso. El aporte de biomasa por parte de los individuos juveniles fue menor al 15% en roedores y *P. opossum* y menor al 35% para *Didelphis* spp.

En roedores, *Heteromys desmarestianus* tiene en promedio una biomasa de 76.78 g/ha y contribuye con el 89% de la biomasa total de roedores en el BTP, además registró la mayor biomasa en octubre (133 g/ha) y la menor en junio (52.37 g/ha). Sin embargo, en los otros tres hábitats su contribución a la biomasa total de roedores fue baja (Acahual: 30.32 g/ha y BA: 3.16 g/ha) o nula (Potrero; Cuadro 6). En cambio *Sigmodon hispidus* contribuyó por arriba del 80% de la biomasa total de roedores en todos los hábitats, con excepción del BTP. Los valores más altos de biomasa se registraron en diciembre de 1997 y 1998, con excepción de diciembre de 1997 en el Acahual, a partir de este muestreo se observó un crecimiento constante a lo largo de todo el año (Figura 7).

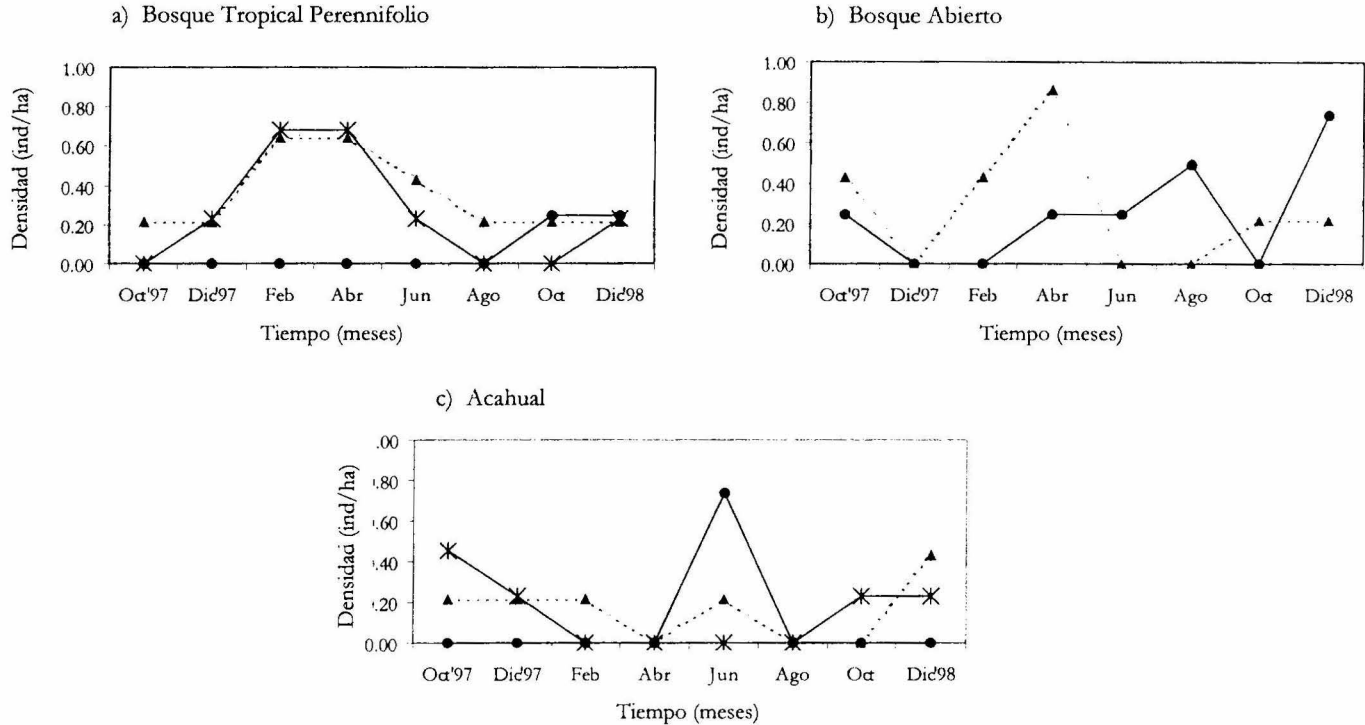


Figura 6. Variación temporal (promedio) de las densidades de didélfidos en hábitats modificados de la Selva Lacandona, Chiapas. Se indican las densidades de las especies más abundantes en cada hábitat: *Didelphis marsupialis* (\*), *Didelphis virginiana* (●) y *Philander opossum* (▲).

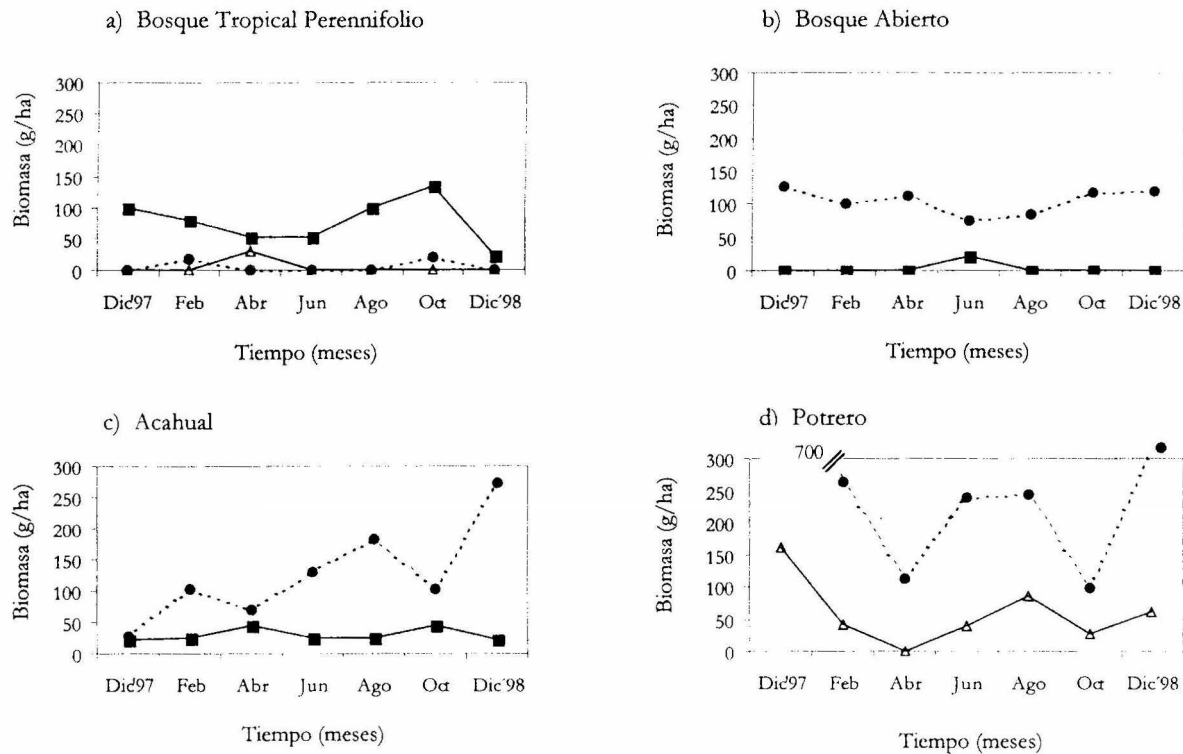


Figura 7. Biomasa de roedores de las especies más abundantes de cada hábitat. Las especies son: *Heteromys desmarestianus* (■), *Sigmodon hispidus* (●) y *Oryzomys couesi* (Δ).

En didélfidos, *Didelphis marsupialis* y *D. virginiana* aportaron individualmente el 61 y 71% de la biomasa total de didélfidos en el BTP (248.4 g/ha) y BA (252.5 g/ha) respectivamente. En el Acahual no existe un aporte dominante por especie. La mayor biomasa de *D. marsupialis* (en el BTP), *D. virginiana* y *P. opossum* (en el BA) se registró en abril durante la temporada de sequía (febrero-mayo), para declinar en los meses subsecuentes (principios de la temporada de lluvias; Figura 8).

#### 6.1.5 Proporción de sexos

Se calculó la proporción de sexos (machos:hembras) de las especies más abundantes por individuos y capturas. La relación obtenida por individuos es ligeramente menor a la calculada por las capturas. Dependiendo de la especie la proporción de sexos fue diferente entre hábitats (Cuadro 6). En roedores, se estimó que más del 62 % de la población son hembras en el BTP y Acahual, con excepción del Bosque Abierto donde se revierte esta tendencia hacia los machos. En el Potrero la proporción de sexos fue similar. Sin embargo, para algunas especies (*H. desmarestianus*, *S. hispidus* y *O. colesi*) el número de machos y hembras no es significativo (Distribución Binomial,  $P > 0.05$ ). En los didélfidos, no se observó una tendencia por hábitat con excepción del Acahual donde más del 66 % de la población son machos. Se registró una mayor proporción de machos (0.85) que de hembras (0.15) en *Didelphis virginiana* (ji Cuadrada,  $\chi^2 = 6.23$ , Distribución Binomial,  $P < 0.05$ ). En cambio para *Philander opossum* y *Didelphis marsupialis* la proporción de machos y hembras no son significativamente distintas (Distribución Binomial,  $P > 0.05$ ).

#### 6.1.6 Estructura de edades

Los roedores registraron un mayor número de individuos adultos en los meses de octubre y diciembre y el menor en abril. *Sigmodon hispidus* registró más individuos adultos en el Potrero y Acahual en diciembre de 1997 y 1998, respectivamente. En ambos ambientes, los juveniles y los subadultos estuvieron presentes la mayor parte del año, aunque estos últimos presentaron un pico importante en octubre (14 ind.). En el Bosque Abierto, el número de adultos se mantuvo constante a lo largo del año, con un ligero incremento en octubre y diciembre de 1998. *Oryzomys colesi* presentó la misma tendencia que *Sigmodon hispidus* en el Potrero, un mayor número de adultos en diciembre de 1997, para después decaer en abril y volver a incrementarse en agosto; los juveniles sólo fueron registrados en diciembre de 1997 (10 ind.).

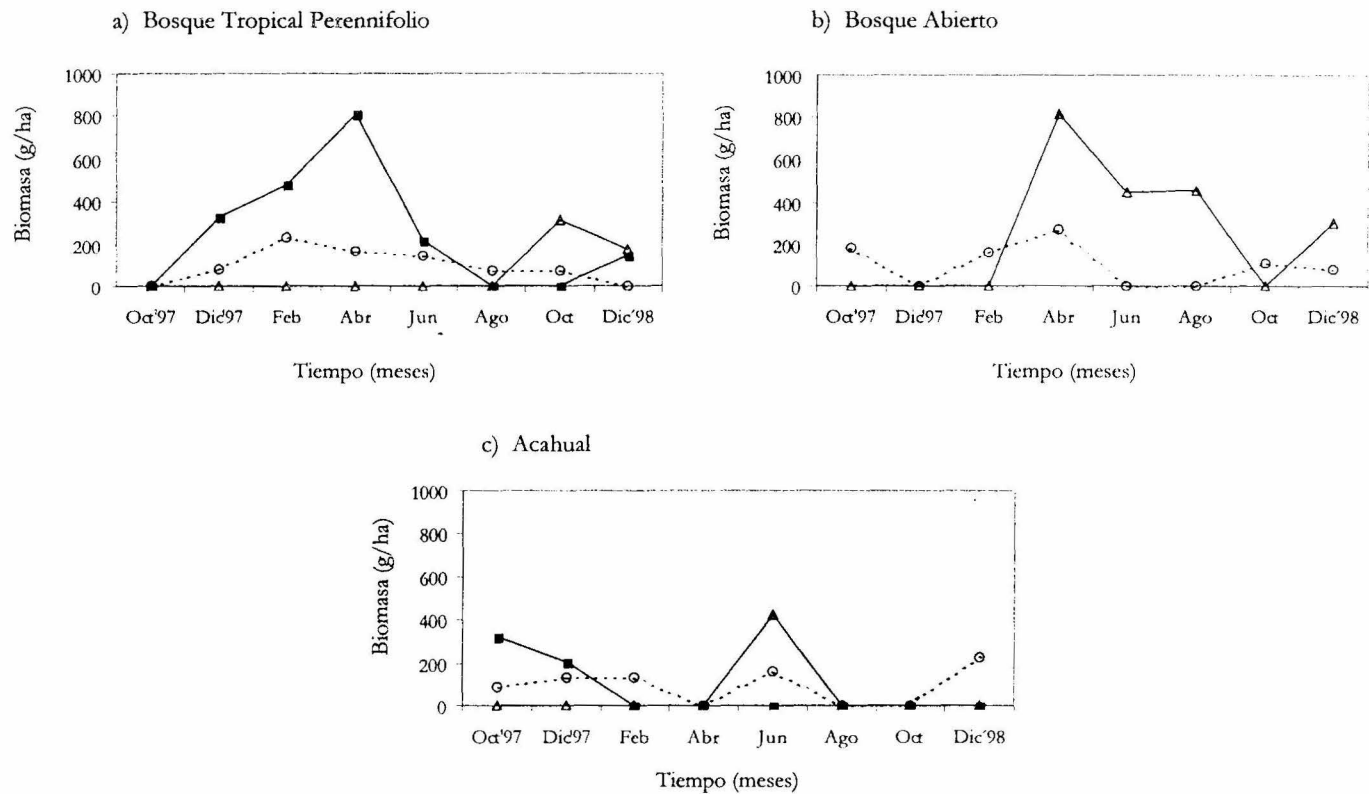


Figura 8. Biomasa de didélfidos de las especies más abundantes de cada hábitat. Las especies son: *Didelphis marsupialis* (■), *Didelphis virginiana* (○) y *Philander opossum* (Δ).

El mayor número de individuos adultos de *Heteromys desmarestianus* se registró en octubre de 1998 en el BTP y Acahual, lo cual coincide con la época de lluvias y disponibilidad de recursos. Para el resto de las especies no existe el tamaño de muestra suficiente para este análisis.

#### 6.1.7 Supervivencia

A partir de los resultados obtenidos por taxa, se puede ver que los animales no permanecen en los sitios de muestreo durante largos periodos de tiempo. Porque durante el segundo mes más de la mitad de los organismos marcados no se volvieron a colectar (emigrado, muerto o simplemente ya no fueron recapturados), sin embargo *H. desmarestianus* y *P. opossum* fueron las especies con mayor permanencia y residencia en los sitios.

En roedores, la permanencia fue similar en los primeros meses para *H. desmarestianus* y *S. hispidus* (Figura 9). Los individuos de *H. desmarestianus* permanecieron por más tiempo (10 meses) que cualquier otra especie de roedor. Más de la mitad de los individuos (57%) no se volvieron a recapturar después del segundo mes de captura y únicamente el 28.5% de los individuos permanecieron después de 9 meses. El promedio total de residencia ( $\pm DS$ ) fue de  $4.43 \pm 3.82$  meses, aunque parece haber una diferencia entre sexos, la residencia en machos y hembras fue de  $7.33 \pm 4.62$  meses y  $2.25 \pm 0.50$  meses respectivamente, esta no es significativa ( $t = 2.25$ ,  $gl = 5$ ,  $P = 0.073$ ). En *Sigmodon hispidus*, el 65.2% de los individuos no se volvieron a capturar después del segundo mes de captura en una drástica caída, la permanencia de esta especie disminuye exponencialmente hasta el séptimo mes, mientras que únicamente el 4.3% de individuos sobrevivió después de seis meses. El promedio total de residencia ( $\pm DS$ ) fue de  $3.0 \pm 1.57$  meses y fue igual para machos y hembras ( $t = 0.0997$ ,  $gl = 42$ ,  $P = 0.921$ ).

En los didélfidos, el 50% de los individuos de *P. opossum* habían dejado de recapturarse después del segundo mes. Sin embargo, esta proporción se mantuvo hasta el quinto mes, para decaer al séptimo mes. La residencia en *P. opossum* fue de  $4.25 \pm 2.63$  meses, que corresponde al valor obtenido únicamente para hembras (Figura 10). Los individuos de *D. marsupialis* dejaron de recapturarse a un ritmo más acelerado que cualquier otra especie, aparentemente permanecieron menos tiempo en los sitios. El 100% de individuos aún estaban presentes después del segundo mes, para desaparecer totalmente en el tercer mes. La residencia promedio total fue de 3 meses. Es importante hacer notar que el tamaño de muestra para *P. opossum* (4 ind) y *D. marsupialis* (2 ind) es muy pequeño.

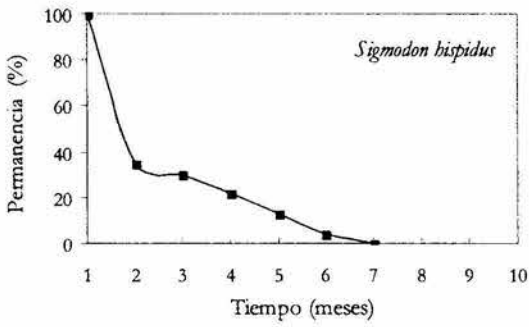
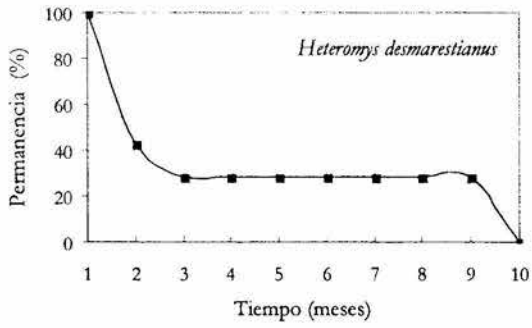


Figura 9. Permanencia a través del tiempo de dos especies de roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Sigmodon hispidus*) en el tiempo en la Selva Lacandona, Chiapas.



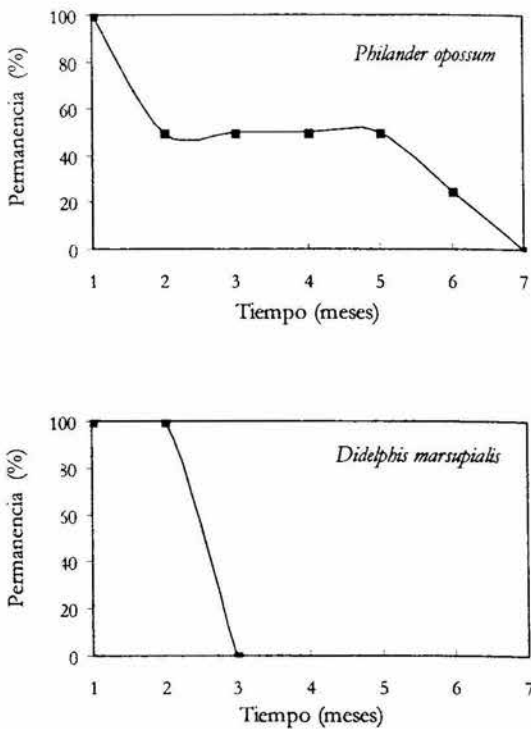


Figura 10. Permanencia a través del tiempo en dos especies de didélfidos (*Philander opossum* y *Didelphis marsupialis*) en la Selva Lacandona, Chiapas.

La residencia promedio entre las cuatro especies no fue diferente entre ellas (ANOVA una vía,  $F = 0.939$ ,  $gl = 35$ ,  $P = 0.433$ ).

#### 6.1.8 Reclutamiento

La alta proporción de nuevos individuos sin marcar entre el primer y tercer muestreo, es debido al inicio del estudio. En roedores, el mayor reclutamiento se observó en el BTP (Figura 11a), presentó dos disminuciones una en junio (66 %) y en octubre de 1998 (42 %). El Bosque Abierto y Acahual (Figura 11b y 11c) registraron un menor porcentaje de individuos nuevos durante la estación seca y un aumento conforme avanza la estación lluviosa. Por último, el Potrero (Figura 11d) registró a lo largo del año un alto porcentaje de nuevos individuos observando un ligero incremento en octubre y diciembre.

El reclutamiento en didélfidos no fue constante a lo largo del año en el BTP (Figura 12a) registrando el mayor reclutamiento en diciembre, durante la estación seca y el valor más bajo en agosto de 1998 (0 %) justo al comenzar la estación lluviosa. En el BA (Figura 12b), el mayor porcentaje de individuos nuevos se observó en los meses de junio a diciembre, lo cual coincide con la época de lluvias. Contrario a lo anterior, el Acahual (Figura 12c), muestra un patrón irregular caracterizado en su mayoría por valores altos (> 80 % ind. nuevos), intermedios (40 – 50 % ind. nuevos) o se carece de ellos.

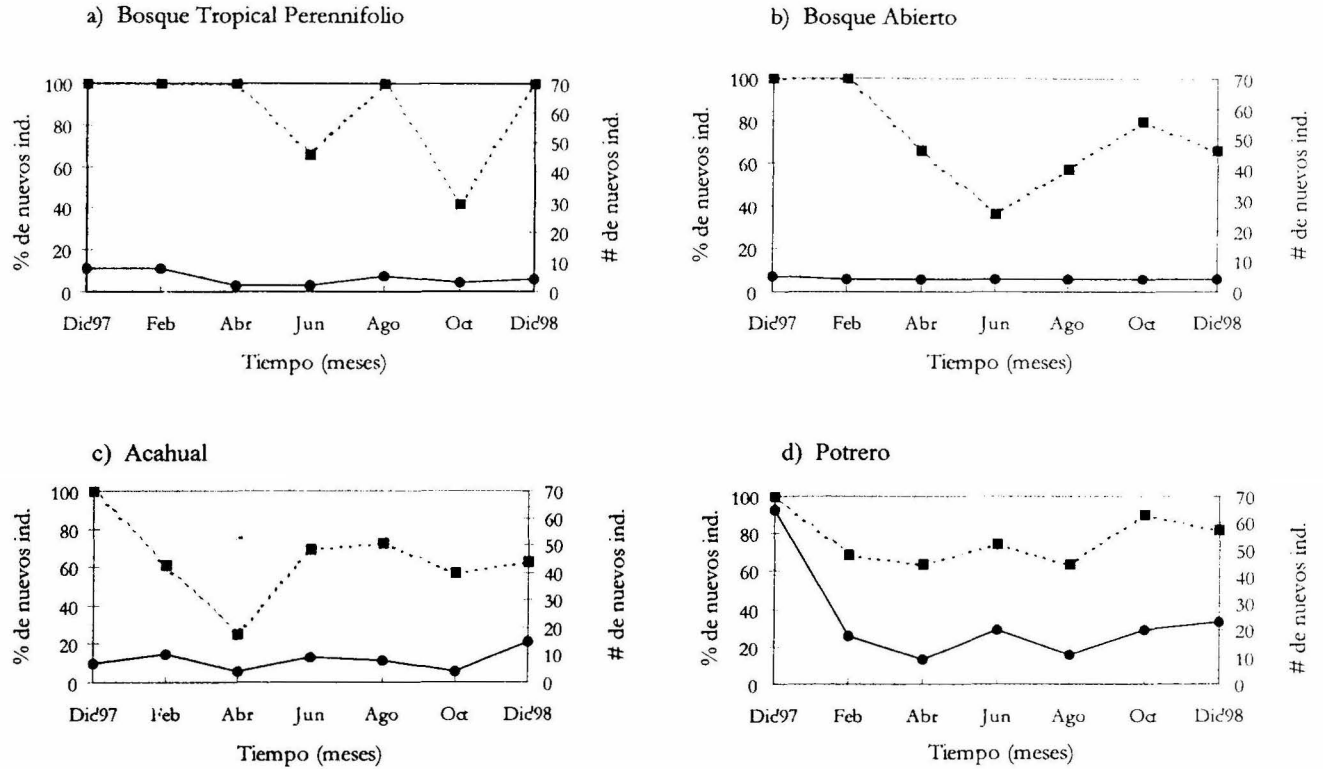


Figura 11. Reclutamiento: proporción y número de roedores por hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. A la izquierda de la gráfica se indica el % de nuevos individuos (■) y a la derecha el # de nuevos ind. (●).

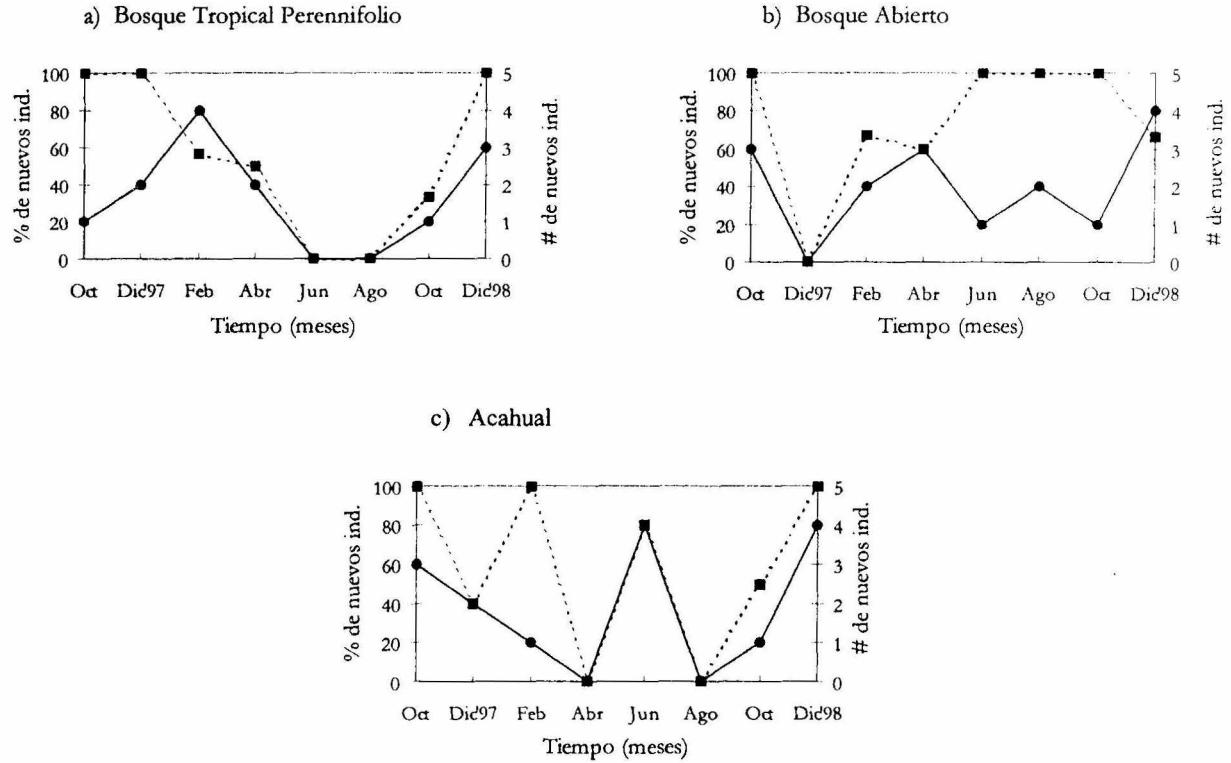


Figura 12. Reclutamiento: proporción y número de didélfidos por hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. A la izquierda de la gráfica se indica el % de nuevos individuos (■) y a la derecha el # de nuevos ind. (●).

### 6.1.9 Movimientos

Fueron evaluados los movimientos de todos los individuos capturados más de una vez, en dos tipos de movimientos: 1) Movimientos a Corto Plazo (MCP) y 2) Movimientos a Largo Plazo (MLP; Cuadro 7). La media  $\pm$  DS y tamaño de muestra están expresadas entre paréntesis.

*Heteromys desmarestianus* se movió en promedio 28.50 m entre todas las recapturas a corto y largo plazo (DS = 15.55, n = 10 recapturas). Fue la única especie que no mostró una tendencia por alguna distancia, sin embargo se observó que la población muestreada se movió distancias < 50 m. Los valores de MLP (27  $\pm$  13.88 m, n = 8) y de MCP (21  $\pm$  15.56 m, n = 2) son similares entre sí ( $t = -0.530$ , gl = 7,  $P = 0.613$ ). En *Sigmodon hispidus* el movimiento promedio total entre recapturas fue de 29.62 m (DS = 21.36, n = 88), la frecuencia de distribución de movimientos mostró que el 64% de las capturas se movió < 20 m. Los valores de MLP (40.56  $\pm$  19.45 m, n = 26) fueron ligeramente superiores a los obtenidos en los MCP (23.08  $\pm$  17.87 m, n = 62) sin embargo, al comparar ambos movimientos no se encontraron diferencias significativas ( $t = -1.384$ , gl = 86,  $P = 0.170$ ). Del mismo modo al comparar la distancia promedio entre hábitats esta resultó no significativa (ANOVA una vía,  $F = 0.268$ , gl = 89,  $P = 0.766$ ). En *Oryzomys conesi* el 55 % de los movimientos fueron de < 10 m. Para esta especie sólo se cuenta con los MCP (14.13  $\pm$  10.84 m, n = 8), se compararon la distancia promedio entre hábitats (Acahual vs Potrero) sin encontrar diferencias ( $t = 0.635$ , gl = 7,  $P = 0.546$ ).

*Didelphis marsupialis* y *D. virginiana* se movieron en promedio 33.79 y 31.13 m entre recapturas (DS = 21.61, n = 7 y DS = 15.55, n = 4, respectivamente). En ambas especies el espectro de movimientos se registró dentro del intervalo de 20 a 60 m. Para *D. marsupialis* no se encontraron diferencias entre los MCP (34.13  $\pm$  24.04 m, n = 4) y los MLP (20 m, n = 2;  $t = 0.784$ , gl = 4,  $P = 0.477$ ). Para *D. virginiana* únicamente se cuenta con los MCP (31.13  $\pm$  13.04 m, n = 4). En *P. opossum* el movimiento promedio total entre recapturas fue de 25.79 m (DS = 9.07, n = 7 recapturas). El 86% de las capturas se desplazaron < 30 m, se observaron diferencias entre los MCP (36.25  $\pm$  11.67 m, n = 2) y los MLP (20 m, n = 4;  $t = 3.216$ , gl = 4,  $P = 0.032$ ). Esta diferencia se debe a un valor extremo de un individuo que se movió 113 m en el Acahual, sesgando los valores entre hábitats.

Cuadro 7. Movimientos a corto plazo y a largo plazo, así como los movimientos entre hábitats de seis especies de pequeños mamíferos terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas. Se reporta la media y la desviación estándar.

ESPECIE	MOVIMIENTOS			TIPOS DE VEGETACIÓN		
	MCP	MLP	BTP	BA	ACAHUAL	POTRERO
<i>H. desmarestianus</i>	21 ± 15.56	27 ± 13.88	32.38 ± 17.65		26 ± 16.04	
<i>O. couesi</i>	14.13 ± 10.84				31	18.06 ± 19.95
<i>S. hispidus</i>	23.08 ± 17.87	40.56 ± 19.45		27.91 ± 16.97	32.78 ± 25.94	30.49 ± 24.08
<i>D. marsupialis</i>	34.13 ± 24.04	20	33.8 ± 33.94		52.17 ± 10.68	
<i>D. virginiana</i>	31.13 ± 13.04			36.13 ± 19.67	40	
<i>P. opossum</i>	36.25 ± 11.67	20 *	28.13 ± 11.55	22.67 ± 4.62	113 **	

MCP = movimientos a corto plazo, MLP = Movimientos a largo plazo  
 BTP = Bosque Tropical Perennifolio, BA = Bosque Abierto, Ac = Acahual y P = Potrero

#### Comparación estadística

\*  $P < 0.05$ , MCP - MLP:  $t = 3.216$ ,  $gl = 4$ ,  $P = 0.032$

\*\*  $P < 0.001$ , BTP - BA - Acahual: ANOVA una vía,  $F = 37.853$ ,  $gl = 7$

## 6.2 Murciélagos

### 6.2.1 Base de datos

Se capturó un total de 338 individuos de 27 especies de murciélagos (el 40 % de las especies para la Selva Lacandona y el 20 % para el país), con un esfuerzo de captura de 2016 metros de red divididos en 224 horas en 56 noches. Las redes permanecieron abiertas 4 hrs/noche y se utilizaron 36 m de red/noche (Cuadro 8), empleando el mismo esfuerzo de captura para cada tipo de vegetación. La mayor abundancia de murciélagos ocurrió en el BTP y Potrero (0.0317 y 0.0303 murciélagos/MxH, respectivamente), lo cual contrasta con los bajos valores encontrados en Acahual y BA (0.0169 y 0.0050 murciélagos/MxH, respectivamente). Las 27 especies de murciélagos están agrupadas en 3 Familias: Mormoopidae, Vespertilionidae y Phyllostomidae. Esta última estuvo presente en todos los ambientes, de esta familia se capturaron 330 individuos pertenecientes a 23 especies de murciélagos.

### 6.2.2 Diversidad y composición de especies

La curva acumulativa total de especies de murciélagos (Figura 13), mostró que durante las primeras 33 noches de muestreo se obtuvo el 80% del total de especies capturadas para este estudio (22 sp), y el 32% del total reportado para la Selva Lacandona. Los parámetros de la ecuación son:  $b_1 = 0.2588$ ;  $b_2 = 0.0094$ ;  $P < 0.005$ , obteniendo una asíntota de 27 especies con un coeficiente de correlación ( $r$ ) de 0.99. Las cinco especies faltantes se incorporaron en las 23 noches restantes.

La riqueza de especies dependió del tipo de vegetación (Cuadro 9), registrando la mayor riqueza en el BTP (22 spp.) y la menor en el BA (7 spp.). Las especies comunes a los cuatro hábitats fueron: *Artibeus lituratus*, *Carollia brevicauda*, *Glossophaga commissarisi* y *G. soricina*. Nueve especies fueron exclusivas a un tipo de vegetación: *Pteronotus gymnotus*, *Micronycteris schmidtorum*, *Tonatia brasiliense*, *Trachops cirrhosus* y *Bauerus dubiaquercus* (BTP); *Choeroniscus godmani* y *Tonatia saurophila* (BA); *Micronycteris brachyotis* (Acahual) y *Pteronotus davyi* (Potrero).

Se estimó la riqueza de la comunidad de murciélagos de Chajul, a partir del estimador de riqueza ACE (Abundance-based Coverage Estimator of species richness), calculando 36 especies de murciélagos al cabo de 56 noches de trabajo contra las 27 especies observadas en el mismo tiempo. Por hábitat la riqueza observada fue menor a la esperada (Figura 13).

Cuadro 8. Esfuerzo de captura de murciélagos en redes colocadas en diferentes hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Con el método utilizado se capturan especies de murciélagos que forrajean preferentemente a una altura de 3 m sobre el nivel del suelo.

	DIC '97	FEB	ABR	JUN	AGO	OCT	DIC '98	Promedio visita	Promedio noche
MTS Red	288	288	288	288	288	288	288	288	36.00
NOCHES	8	8	8	8	8	8	8	8	1.00
HORAS	32	32	32	32	32	32	32	32	4.00
# MURCIELAGOS	29	26	62	51	48	65	57	48.29	6.04
# ESPECIES	6	12	15	14	12	13	11	11.86	
MTSRED/HORA (MxH)	9216	9216	9216	9216	9216	9216	9216		



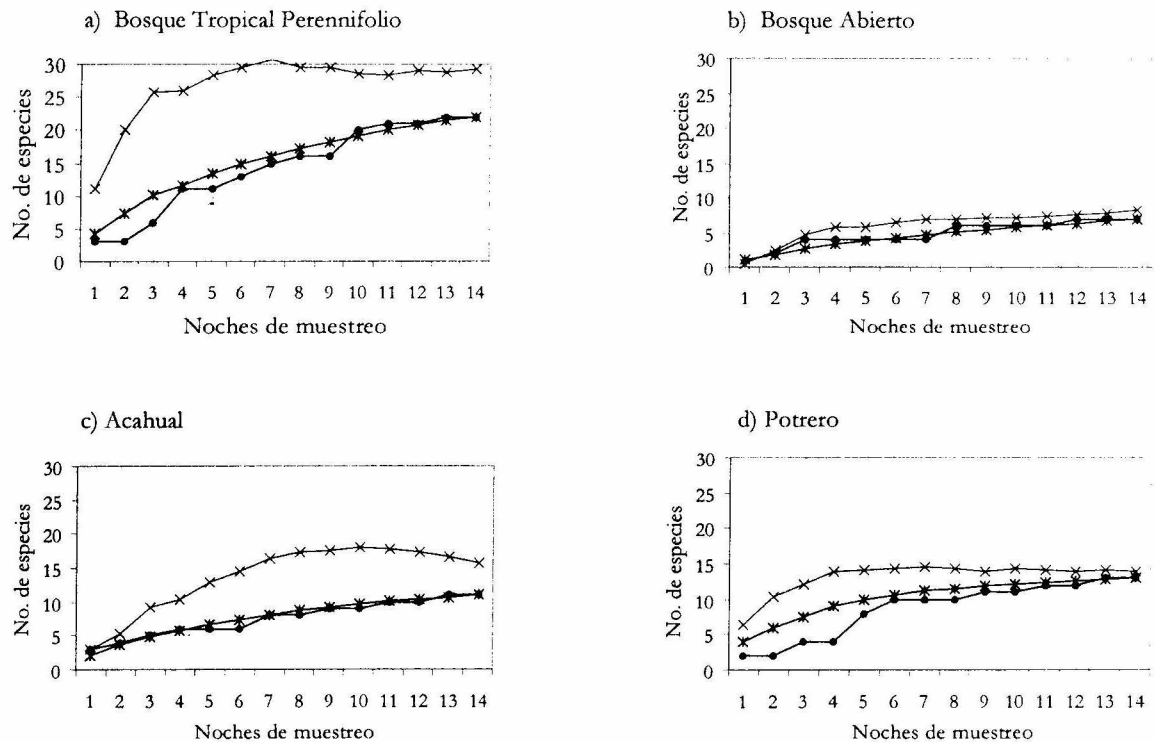


Figura 13. Curva acumulativa de especies de murciélagos por hábitat y total capturados por noche de trabajo en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la curva acumulativa de especies observadas (●), la curva de especies esperadas (\*) y las estimadas por ACE (x) para cada noche de muestreo.

Figura 13. Continúa.

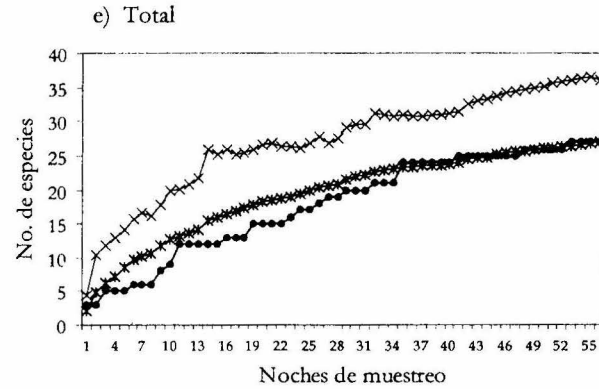


Figura 13. Curva acumulativa de especies de murciélagos por hábitat y total capturados por noche de trabajo en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la curva acumulativa de especies observadas (●), la curva de especies esperadas (\*) y las estimadas por ACE (×) para cada noche de muestreo.

Cuadro 9. Riqueza y abundancia de murciélagos por hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. La presencia de murciélagos se indica con una X, especies restringidas a un solo hábitat con un \* y en paréntesis el número de individuos capturados por especies.

ESPECIES	BTP		BA		ACAHUAL		PO'TRERO	
	Presencia		Presencia		Presencia		Presencia	
<i>Pteronotus dayi</i>							*	(1)
<i>Pteronotus gymnotus</i>	*	(1)						
<i>Pteronotus parnellii</i>	X	(3)					X	(2)
<i>Chrotopterus auritus</i>	X	(2)						
<i>Micronycteris brachyotis</i>					*	(1)		
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	*	(1)						
<i>Mimon bennettii</i>	X	(1)			X	(1)		
<i>Tonatia brasiliense</i>	*	(1)						
<i>Tonatia evotis</i>	X	(2)						
<i>Tonatia saurophila</i>			*	(1)				
<i>Trachops cirrhosus</i>	*	(1)						
<i>Choeroniscus godmani</i>			*	(1)				
<i>Glossophaga commissarisi</i>	X	(13)	X	(5)	X	(20)	X	(11)
<i>Glossophaga soricina</i>	X	(5)	X	(2)	X	(8)	X	(6)
<i>Carollia brevicauda</i>	X	(19)	X	(3)	X	(24)	X	(6)
<i>Carollia perspicillata</i>	X	(4)			X	(2)		
<i>Artibeus lituratus</i>	X	(23)	X	(6)	X	(4)	X	(37)
<i>Artibeus jamaicensis</i>	X	(33)			X	(3)	X	(6)
<i>Centurio senex</i>			X	(2)			X	(2)
<i>Dermanura phaeotis</i>	X	(3)			X	(1)	X	(2)
<i>Dermanura tolteca</i>	X	(2)						
<i>Dermanura watsoni</i>	X	(6)			X	(1)		
<i>Platyrrhinus helleri</i>	X	(1)					X	(5)
<i>Sturmira litum</i>	X	(3)			X	(3)	X	(38)
<i>Uroderma bilobatum</i>	X	(2)					X	(5)
<i>Vampyressa pusilla</i>	X	(1)					X	(1)
<i>Bauerus dubiaquercus</i>	*	(1)						
No. Especies	22	(128)	7	(20)	11	(68)	13	(122)

Se comparó la diversidad de murciélagos entre los cuatro ambientes (Cuadro 10) sin encontrar diferencias significativas (ANOVA de Kruskal-Wallis,  $H = 5.50$ ,  $gl. = 3$ ,  $P = 0.114$ ). La mayor equitatividad se registró en el Bosque Abierto ( $E = 0.912$ ), debió a la baja abundancia (1a 6 ind./especie) y número de especies (7 spp.) que presenta, lo que permite mantener una repartición uniforme de los individuos en la comunidad (Cuadro 9). A partir del índice de similitud de Simpson los hábitats que compartieron una mayor similitud taxonómica fue el BTP *vs* Acahual (91%) y el BTP *vs* Potrero (84%), mientras los ambientes más diferentes fueron BTP *vs* BA y Acahual *vs* BA (57%). La mitad de las combinaciones presentaron valores por arriba del valor crítico de 66.6% aceptado por Sánchez y López (1988) como el porcentaje mínimo requerido de confiabilidad.

### 6.2.3 Dinámica de comunidades

A partir de su abundancia cada especie de murciélago se clasificó en abundantes (> 40 ind.), comunes (entre 5 - 39 ind.) y raras (< 5 ind.). De las 27 especies registradas en este estudio, 15 especies fueron agrupadas como raras, 7 como comunes y 5 abundantes (Cuadro 11).

En el histograma de abundancia para la comunidad de murciélagos de Chajul, se observó un aumento en el número de murciélagos a mediados de la estación seca (abril) y continua hasta finales de la estación lluviosa (Figura 14e). Entre los tipos de vegetación se observaron fluctuaciones de abundancia registrando el mayor número de individuos en el BTP (128 ind.) y el menor en el BA (20 ind.). Por hábitat, el Bosque Tropical Perennifolio registro dos picos de abundancia en abril y octubre y un decremento en diciembre de 1997 (Figura 14a). El mismo patrón fue observado en el Potrero (Figura 14d). Tanto el Bosque Abierto como el Acahual (Figura 14b y 14c) presentaron la misma tendencia durante la temporada de seca, en ambos casos se observó una disminución en la abundancia de murciélagos durante la temporada de secas (diciembre a abril). En junio se observó un incremento importante en la abundancia de murciélagos, lo cual coincide con el principio de lluvias, seguido de un decremento y posterior incremento paulatino en los muestreos subsecuentes. En el Bosque Abierto, se desconoce si en agosto hubo un descenso real o fue efecto del muestreo, pero suponemos que la abundancia no decreció (agosto) como en el Acahual, porque en el muestreo siguiente (octubre) se registró una mayor abundancia que en junio.

Cuadro 10. Número de especies, número de individuos, diversidad de especies ( $H'$ ), diversidad máxima ( $H'$  max) y equitatividad ( $J$ ), para murciélagos por hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas.

Sitios	No. de sp.	No. de ind.	$H'$	$H'$ max	$J$
BTP 1	16	69	<b>1.903</b>	2.773	0.686
BTP 2	14	59	<b>2.128</b>	2.639	0.806
BA 1	2	3	0.637	0.693	0.918
BA 2	7	17	1.762	1.946	0.906
Ac 1	8	26	1.372	2.079	0.660
Ac 2	8	42	1.595	2.079	0.767
P 1	11	87	1.806	2.398	0.753
P 2	11	35	2.060	2.398	0.859
<b>Hábitat</b>					
BTP	22	128	<b>2.015</b>	2.706	0.746
BA	7	20	1.199	1.320	0.912
Ac	11	69	1.484	2.079	0.713
P	13	121	1.933	2.398	0.806

BTP = Bosque Tropical Perennifolio  
 BA = Bosque Abierto  
 Ac = Acahual  
 P = Potrero

Cuadro 11. Clasificación de las especies de murciélagos por su abundancia.

		ESPECIES	BTP	BA	ACAUAL	POTRERO	No. de ind.
Abundantes	1	<i>Artibeus lituratus</i>	23	<b>6</b>	4	37	70
	2	<i>Carollia brevicauda</i>	19	3	<b>24</b>	6	52
	3	<i>Glossophaga commissarisi</i>	13	5	20	11	49
	4	<i>Sturnira lilium</i>	3	0	3	<b>38</b>	44
	5	<i>Artibeus jamaicensis</i>	<b>33</b>	0	3	6	42
Comunes	1	<i>Glossophaga soricina</i>	5	2	8	6	21
	2	<i>Uroderma bilobatum</i>	2	0	0	5	7
	3	<i>Dermanura watsoni</i>	6	0	1	0	7
	4	<i>Carollia perspicillata</i>	4	0	2	0	6
	5	<i>Dermanura phaeotis</i>	3	0	1	2	6
	6	<i>Platyrrhinus helleri</i>	1	0	0	5	6
	7	<i>Pteronotus parnellii</i>	3	0	0	2	5
Especies raras	1	<i>Centurio senex</i>	0	2	0	2	4
	2	<i>Chrotopterus auritus</i>	2	0	0	0	2
	3	<i>Dermanura tolteca</i>	2	0	0	0	2
	4	<i>Mimon bennettii</i>	1	0	1	0	2
	5	<i>Tonatia evotis</i>	2	0	0	0	2
	6	<i>Vampyressa pusilla</i>	1	0	0	1	2
	7	<i>Bauerus dubiaquercus</i>	1	0	0	0	1
	8	<i>Choeroniscus godmani</i>	0	1	0	0	1
	9	<i>Micronycteris brachyotis</i>	0	0	1	0	1
	10	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	1	0	0	0	1
	11	<i>Pteronotus davyi</i>	0	0	0	1	1
	12	<i>Pteronotus gymnotus</i>	1	0	0	0	1
	13	<i>Tonatia brasiliense</i>	1	0	0	0	1
	14	<i>Trachops cirrhosus</i>	1	0	0	0	1
	15	<i>Tonatia saurophila</i>	0	1	0	0	1
No. de especies			22	7	11	13	27
No. de individuos			128	20	68	122	338

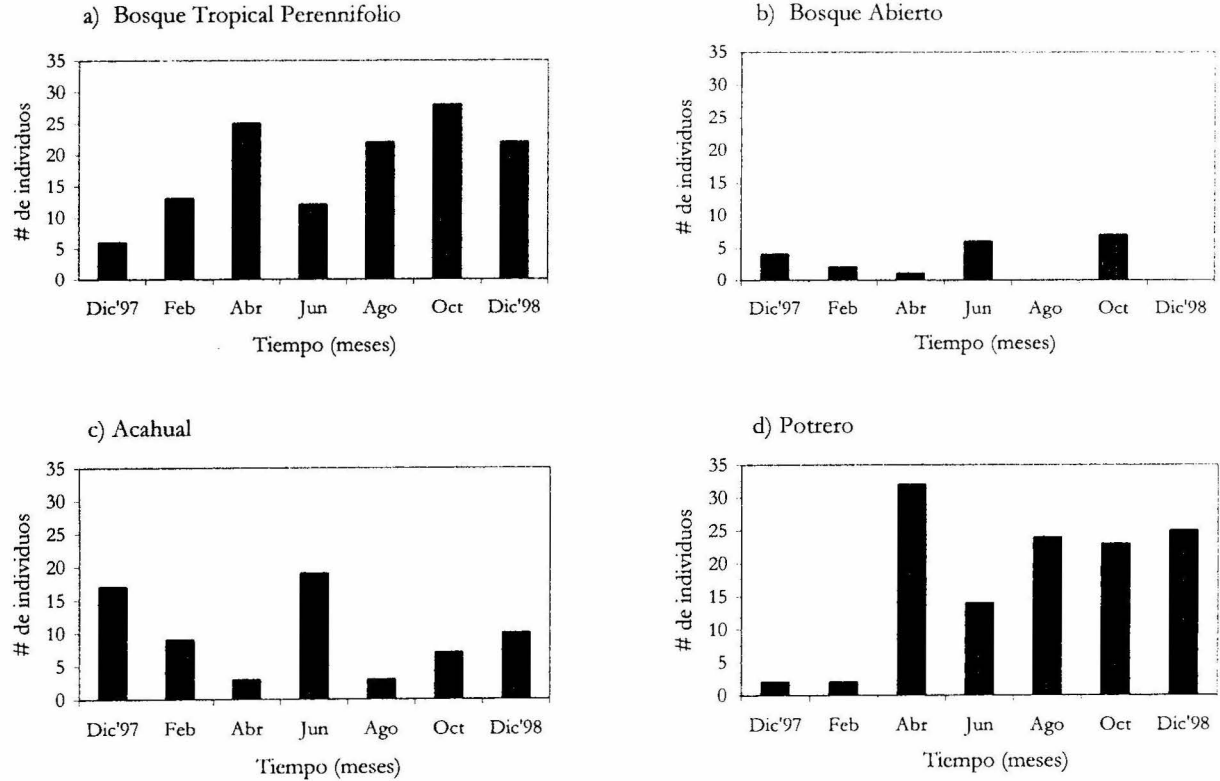


Figura 14. Abundancia de murciélagos por hábitat y total capturados en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas.

Figura 14. Continúa.

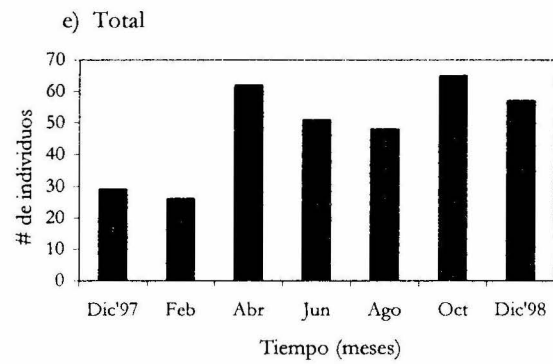


Figura 14. Abundancia de murciélagos por hábitat y total capturados en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas.



Las especies de murciélagos más abundantes fueron: *Artibeus lituratus*, *Carollia brevicauda*, *Glossophaga commissarisi*, *Sturnira lilium* y *A. jamaicensis* (Figura 15). Los individuos de estas especies constituyen el 76 % del total de murciélagos capturados. El número de murciélagos de estas especies por metro de red por hora trabajada fluctuó de 1.085 a 0.651 (Apéndice 2). Por hábitats las especies más abundantes fueron en el BTP, *A. jamaicensis* y *A. lituratus*; BA, *A. lituratus* y *G. commissarisi*; Acahual, *C. brevicauda* y *G. commissarisi* y Potrero, *S. lilium* y *A. lituratus*.

Una manera de analizar la estructura de la comunidad de murciélagos es a partir de sus gremios tróficos y tamaños corporales (basado en la longitud del antebrazo, AB). Para lo cual se elaboró una matriz bidimensional con ambas variables (Cuadro 12), generando un total de 45 celdas (9 grupos tróficos y 5 intervalos de tamaño, definidos en la sección 5.4 de Métodos). A nivel de comunidad 14 celdas estuvieron ocupadas por una o más especies. Entre intervalos de tamaño, el 33% del total de las especies esta dentro del tamaño I, seguido del tamaño II (29%). Entre los grupos tróficos, los frugívoros representaron el 48 % de las especies, los frugívoros especialistas en *Ficus* fue la subcategoría que aportó más especies. La segunda categoría en importancia fueron los omnívoros/insectívoros de substrato con el 26 % de las especies.

El tipo de vegetación con mayor número de celdas ocupadas fue el BTP (12 celdas; Cuadro 12a), y el menor número fue registrado para el Bosque Abierto (6 celdas; Cuadro 12b). Por tamaños, el mayor porcentaje de especies estuvieron agrupadas en el intervalo de tamaño I (32, 42, 36 % -BTP, BA, Acahual, respectivamente) con excepción del Potrero, donde el tamaño II fue el dominante (46% de la comunidad). Entre los gremios tróficos, la categoría con mayor número de especies fueron los frugívoros, independientemente de sus subdivisiones: los especialistas en *Ficus* spp. fueron dominantes en el Bosque Tropical Perennifolio y Potrero, en cambio para el Bosque Abierto y Acahual ninguna de las subdivisiones fue dominante. Los nectarívoros son igualmente importantes que los frugívoros solo en el BA. Relacionando ambas variables, la mayor proporción de capturas de murciélagos frugívoros grandes (e.g. *Artibeus* spp.) se registró en el Bosque Tropical Perennifolio y de murciélagos frugívoros pequeños en el Acahual (e.g. *Carollia brevicauda*), mientras que en el Potrero se registraron las mismas abundancias tanto de murciélagos frugívoros pequeños como grandes (e.g. *Artibeus* spp y *Sturnira lilium*).

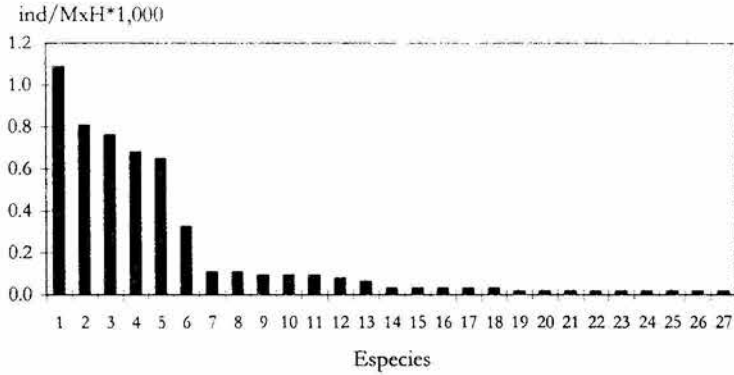


Figura 15. Histograma de abundancia relativa para 27 especies de murciélagos para Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, expresado en número de individuos por metro de red por hora (MxH). El número asignado a cada especie puede verse en el cuadro de abajo. Los valores de abundancia relativa puede verse en el Apéndice 2.

No.	ESPECIES	No.	ESPECIES	No.	ESPECIES
1	<i>Artibeus lituratus</i>	10	<i>Dermanura phaeotis</i>	19	<i>Bauerus dubiaquercus</i>
2	<i>Carollia brevicauda</i>	11	<i>Platyrrhinus helleri</i>	20	<i>Choeroniscus godmani</i>
3	<i>Glossophaga commissarisi</i>	12	<i>Pteronotus parnellii</i>	21	<i>Micronycteris brachyotis</i>
4	<i>Sturnira lilium</i>	13	<i>Centurio senex</i>	22	<i>Micronycteris schmidtorum</i>
5	<i>Artibeus jamaicensis</i>	14	<i>Chrotopterus auritus</i>	23	<i>Pteronotus dayi</i>
6	<i>Glossophaga soricina</i>	15	<i>Dermanura tolteca</i>	24	<i>Pteronotus gymnonotus</i>
7	<i>Uroderma bilobatum</i>	16	<i>Mimoz. bennettii</i>	25	<i>Tonatia brasiliense</i>
8	<i>Dermanura watsoni</i>	17	<i>Tonatia evotis</i>	26	<i>Trachops cirrhosus</i>
9	<i>Carollia perspicillata</i>	18	<i>Vampyressa pusilla</i>	27	<i>Tonatia saurophila</i>

Cuadro 12. Estructura por grupos tróficos y por tamaño de la comunidad de murciélagos de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Los tamaños se fijaron por el coeficiente de Hutchinson, en 1.25. Cada grupo es 1.25 veces mayor que el siguiente. El tamaño I es antebrazo 30 a 40 mm, el II de 40.1 a 50, el III de 50.1 a 62.6, el IV de 62.7 a 78.3, y el V de 78.4 a 98 mm. Los gremios tróficos están indicados como sigue: IA bosque, insectívoros aéreos de bosque (e.g. *Pteronotus parnellii*); Omniv/recoged, omnívoros/insectívoros de sustrato (e.g. *Micronycteris brachyotis*); Carniv, carnívoros (e.g. *Chrotopterus auritus*); Frugiv, frugívoros; *Ficus*, frugívoros especialistas en *Ficus* (e.g. *Dermanura* spp.); *Piper*, frugívoros especialistas en *Piper* y *Cecropia* (e.g. *Carollia* spp.); *Cecropia*, frugívoros especialistas en *Cecropia* (e.g. *Artibeus* spp.); General, frugívoros generalistas (e.g. *Sturnira lilium*); Desecho, frugívoros especialistas en desechos (e.g. *Centurio senex*); Nectariv, nectarívoros (e.g. *Glossophaga commissarisi*). Los gremios tróficos insectívoros aéreos de áreas abiertas, piscívoros y hematófagos no aparecen en este análisis porque no se obtuvieron capturas de estos grupos.

a) Bosque Tropical Perennifolio

GREMIOS	TAMAÑO DEL ANTEBRAZO (mm)					TOTAL
	32-40	40.1-50	50.1-62.6	62.7-78.3	78.4-98	
IA bosque			2			2
Omniv/recoged	2		3			5
Carniv			1		1	2
Frugiv:						
<i>Ficus</i>	3	3				6
<i>Piper</i>		2				2
<i>Cecropia</i>				2		2
General	1	1				2
Desecho						0
Nectariv	1					1
Totales	7	6	6	2	1	22

## b) Bosque Abierto

GREMIOS	TAMAÑO DEL ANTEBRAZO (mm)					TOTAL
	32-40	40.1-50	50.1-62.6	62.7-78.3	78.4-98	
	I	II	III	IV	V	
IA bosque						0
Omniv/recoged			1			1
Carniv						0
Frugiv:						
<i>Ficus</i>						0
<i>Piper</i>		1				1
<i>Cecropia</i>				1		1
General	1					1
Desecho		1				1
Nectariv	2					2
Totales	3	2	1	1	0	7

## c) Acahual

GREMIOS	TAMAÑO DEL ANTEBRAZO (mm)					TOTAL
	32-40	40.1-50	50.1-62.6	62.7-78.3	78.4-98	
	I	II	III	IV	V	
IA bosque						0
Omniv/recoged	1		1			2
Carniv						0
Frugiv:						
<i>Ficus</i>	1	1				2
<i>Piper</i>		2				2
<i>Cecropia</i>				2		2
General	1	1				2
Desecho						0
Nectariv	1					1
Totales	4	4	1	2	0	11

Cuadro 12. Continúa...

## d) Potrero

GREMIOS	TAMAÑO DEL ANTEBRAZO (mm)					TOTAL
	32-40	40.1-50	50.1-62.6	62.7-78.3	78.4-98	
	I	II	III	IV	V	
IA bosque		1	1			2
Omniv/recoged						0
Carniv						0
Frugiv:						
<i>Ficus</i>	2	2				4
<i>Piper</i>		1				1
<i>Cecropia</i>				2		2
General	1	1				2
Desecho		1				1
Nectariv	1					1
Totales	4	6	1	2	0	13

## e) Total

GREMIOS	TAMAÑO DEL ANTEBRAZO (mm)					TOTAL
	32-40	40.1-50	50.1-62.6	62.7-78.3	78.4-98	
	I	II	III	IV	V	
IA bosque		1	2			3
Omniv/recoged	3		4			7
Carniv			1		1	2
Frugiv:						
<i>Ficus</i>	3	3				6
<i>Piper</i>		2				2
<i>Cecropia</i>				2		2
General	1	1				2
Desecho		1				1
Nectariv	2					2
Totales	9	8	7	2	1	27

#### 6.2.4 Biomasa

La mayor biomasa por tipo de vegetación se registró en el BTP (4423 g), y por gremio trófico fueron los frugívoros con el 90 % de la biomasa total de la comunidad de murciélagos (Cuadro 13). Entre los frugívoros, se presentaron algunas diferencias entre ambientes. Los frugívoros especialistas en *Cecropia* (e. g. *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus*) aportaron la mayor biomasa en el BTP, BA y Potrero, mientras que en el Acahual fue por parte de un especialista en *Piper* (e. g. *Carollia brevicauda*) y a un generalista (e.g. *Glossophaga soricina*).

#### 6.2.5 Proporción de sexos

Se estimó la población de machos y hembras para las especies más abundantes sin hacer separación entre hábitats. En *Artibeus lituratus*, *Carollia brevicauda* y *Sturnira lilium* el número de hembras es mayor ( $> 0.60$ ) que el de machos (Distribución Binomial,  $P < 0.05$ ), en cambio *A. jamaicensis* y *Glossophaga soricina* no presentaron diferencias entre sexos (Distribución Binomial,  $P > 0.05$ ). A nivel de comunidad se tiene un mayor número de hembras (0.61) que de machos (0.39) de murciélagos (Distribución Binomial,  $P < 0.05$ ). Sin embargo, al eliminar del análisis las especies más abundantes la proporción de machos (0.46) y hembras (0.54) son similares, no fueron significativamente diferentes (Distribución Binomial,  $P > 0.05$ ).

#### 6.2.6 Reproducción

Ciento sesenta y dos individuos de 17 especies de murciélagos presentaron algún signo reproductivo (Cuadro 14). Se observaron hembras preñadas de *Artibeus* spp. durante todo el año. Sin embargo, se nota un patrón bimodal registrando un primer pico en abril (temporada de sequía) y el segundo en agosto (temporada de lluvia). *Carollia brevicauda* y *Sturnira lilium* en el mes de abril registraron el mayor número de hembras preñadas y poslactantes. Se capturaron tres hembras preñadas de *Sturnira lilium* en agosto.

Cuadro 13. Biomasa de murciélagos por gremio trófico por hábitat en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Los gremios tróficos están indicados como sigue: IA bosque, insectívoros aéreos de bosque; Omniv/recoged, omnívoros/insectívoros de sustrato; Carniv, carnívoros; Frugiv, frugívoros; *Ficus*, frugívoros especialistas en *Ficus*, *Piper*, frugívoros especialistas en *Piper* y *Cecropia* (e.g. *Carollia* spp.); *Cecropia*, frugívoros especialistas en *Cecropia*; General, frugívoros generalistas; Desechos, frugívoros especialistas en desechos; Nectariv, nectarívoros. Los gremios tróficos insectívoros aéreos de áreas abiertas, hematófagos y piscívoros no aparecen en este análisis porque no se obtuvieron capturas de estos grupos.

GREMIOS TROFICOS	Bosque Tropical Perennifolio	Bosque Abierto	Acahual	Potrero
IA bosque	96	0	0	47
Omniv/recoged	153	32	8	0
Carniv	199	0	0	0
Frugiv:				
<i>Ficus</i>	213.5	0	22	213.5
<i>Piper</i>	361	54.5	435.5	96
<i>Cecropia</i>	3172	420	463.5	2963.5
General	459	20	556.5	855
Desecho	0	40.5	0	21.5
Nectariv	130.5	57.5	216.5	120
TOTAL	4423 g	624.5 g	1266.5 g	4220.5 g

Cuadro 14. Especies de murciélagos que mostraron alguna evidencia reproductiva en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Los números en cada columna indican las hembras lactando (L), poslactando (PL), preñadas (P), subadultos (S) y los machos con testículos escrotados (T) capturados durante este estudio.

ESPECIES	M E S E S						
	DIC'97	FEB	ABR	JUN	AGO	OCT	DIC'98
<i>Pteronotus gymnotus</i>					1T		
<i>Pteronotus parnellii</i>		2S	1P				
<i>Chrotopterus auritus</i>		1T		1T			
<i>Trachops cirrhosus</i>			1T				
<i>Mimon bennettii</i>		1T					1T
<i>Tonatia evotis</i>		1T					
<i>Glossophaga commissarisi</i>	3T	1S, 1T	1S	2T	1P, 1S	1P, 1T	1S, 6T
<i>Glossophaga soricina</i>	1T	1T	2T	2T		1T	1T
<i>Artibeus jamaicensis</i>		2T	3PL, 3T		1P, 1S, 8T	1L, 1S, 5T	
<i>Artibeus lituratus</i>	1P, 2T	2T	5PL, 9T	1P, 2T	6P, 1T	1L, 1P, 3S, 7T	2T
<i>Carollia brevicauda</i>		2S, 2T	2P, 3PL, 2T	2T	2T	1S	3S, 2T
<i>Dermanura phaeotis</i>				1T		1T	1S
<i>Dermanura watsoni</i>			1PL, 1T		1T	1T	
<i>Platyrrhinus helleri</i>			1PL		1T	1T	1T
<i>Sturnira lilium</i>		1P, 1S	1P, 3PL, 3T	2T	3P		5S, 3T
<i>Uroderma bilobatum</i>			1S			1S, 1T	
<i>Vampyressa pusilla</i>			1PL				



### 6.2.7 Movimientos

Por medio de las recapturas, se estimó la distancia promedio (en km) que se desplazaban los murciélagos (media  $\pm$  DS, tamaño de muestra). Se recapturaron 15 individuos de las siguientes especies: *Carollia brevicauda* ( $0.92 \pm 2.01$  km,  $n = 12$ ), *G. commissarij* ( $0.25 \pm 0.35$  km,  $n = 2$ ) y *S. liliam* (0 km,  $n = 1$ ). Solo cinco individuos fueron recapturados en hábitats diferentes a donde fueron marcados, el mayor movimiento (6.6 km) fue realizado por una hembra adulta de *Carollia brevicauda* (Cuadro 15).

Es importante aclarar que desde abril de 1993, se vienen realizando estudios con murciélagos en la región de Chajul, en los cuales se empleó el mismo método de marcaje al usado en este trabajo. Por lo cual es factible recapturar murciélagos marcados de estudios anteriores. Como fue el caso de 8 recapturas de *Carollia brevicauda* (Cuadro 15), estas recapturas son relevantes por haber sido marcados hace más de 3 años y 5 años. Se estimó el tiempo de permanencia de cada murciélago en la región tomando la fecha de la primera captura y de la última recaptura (media  $\pm$  DS). A partir de las recapturas se calculó que los murciélagos permanecían en la región en promedio 3 años ( $32.6 \pm 24.3$  meses).

Cuadro 15. Distancias recorridas y tiempos de permanencia de los murciélagos recapturados en la Selva Lacandona, Chiapas.

No.	Especies	CAPTURA		RECAPTURA		Distancia recorrida (km)	Tiempo de permanencia
		Sitio	Fecha	Sitio	Fecha		
1	<i>C. brevicauda</i>	Acahual	sep'97	Acahual	oct'98	0	8 meses
2	<i>C. brevicauda</i>	BTP	sep'97	BTP	abr'98	0	7 meses
3	<i>C. brevicauda</i>	Cacao	jul'94	Potrero	abr'98	0.3	3 años 9 meses
4	<i>C. brevicauda</i>	Acahual	may'93	Acahual	jun'98	0	5 años 1 mes
5	<i>C. brevicauda</i>	Milpa	ago'94	Acahual	jun'98	6.6	3 años 10 meses
6	<i>C. brevicauda</i>	Milpa	nov'94	Acahual	jun'98	0.5	3 años 7 meses
7	<i>C. brevicauda</i>	Acahual	abr'98	Acahual	jun'98	0	2 meses
8	<i>C. brevicauda</i>	Acahual	abr'95	Potrero	jun'98	3.24	3 años 2 meses
9	<i>C. brevicauda</i>	BTP	abr'93	BTP	jun'98	0.3	5 años 2 meses
10	<i>C. brevicauda</i>	BTP	ago'98	BTP	oct'98	0	2 meses
11	<i>C. brevicauda</i>	BTP	oct'93	BTP	oct'98	0.02	5 años
12	<i>C. brevicauda</i>	BTP	abr'93	BTP	oct'98	0.02	5 años 6 meses
13	<i>G. commissarisi</i>	Acahual	mar'95	Acahual	dic'97	0	2 años 9 meses
14	<i>G. commissarisi</i>	Acahual	jun'98	Potrero	dic'98	0.5	6 meses
15	<i>S. läüum</i>	Potrero	abr'98	Potrero	dic'98	0	8 meses

### 6.3 Vegetación

El área de vegetación muestreada cubre en total 2,400 m<sup>2</sup>, abarcando por cada sitio 300 m<sup>2</sup>. Se registraron en total 350 especies de plantas vasculares (Apéndice 3). Los valores más altos de diversidad, riqueza, cobertura, altura del dosel y número de estratos fueron registrados en el BTP y los menores en el Potrero (Cuadro 16).

**IZT.**

Al comparar la diversidad entre hábitats se encontraron diferencias entre ellos (ANOVA de Kruskal-Wallis,  $H = 15.913$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0.001$ ). Se observaron dos subgrupos uno integrado por el BTP - Acahual y el otro por el BA - Potrero, ambos subgrupos son similares entre sí, pero diferentes entre ellos (Análisis de Comparaciones Múltiples, BTP - Ac vs BA - Potrero,  $P < 0.05$ ). Es lógico pensar que el Acahual presente una gran similitud con el BTP, si tomamos en cuenta que este hábitat ha sido abandonado hace más de 15 años y se encuentra en un proceso de regeneración vegetativa, con el tiempo de nuevo se convertirá en un bosque primario (Martínez-Ramos, 1994).

No solo se observaron diferencias en la diversidad y composición de especies por hábitat, sino también al comparar el porcentaje de estratificación arbórea, la altura y cobertura del dosel (Cuadro 16). Se observaron notorias diferencias en la estructura vegetal entre el BTP y el Potrero, mientras que el BA y el Acahual mostraron valores similares. El mayor porcentaje de cobertura y altura del dosel se registró en el BTP (90% y  $19.7 \pm 10.25$  m, respectivamente) y el menor en el Potrero. La capa de estratos que caracterizó al BTP fue la comprendida entre los intervalos de 5-10 y 10-25 m en comparación con el BA y Acahual que fue la primera capa (2-5m), el Potrero no presentó esta categoría. La profundidad de la hojarasca fue similar en el BA y Acahual, registrando la mínima en el Potrero. Entre hábitats, el mayor porcentaje de cobertura herbácea se registró en el Acahual (>70%) y la menor en el Potrero (< 11%), mientras el BA y BTP presentan valores similares de cobertura herbácea (34 - 49%).



Cuadro 16. Variables de vegetación analizadas por sitio y por tipo de hábitat en Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Resaltan los altos valores de diversidad ( $H'$ ), riqueza ( $S$ ) y cobertura del dosel.

VARIABLES	BTP 1	BTP 2	BA 1	BA 2	Ac 1	Ac 2	P 1	P 2
$H'$	2.960	3.951	2.634	2.468	3.218	3.288	1.793	2.796
$S$	97	176	64	79	108	125	21	47
$E$	0.724	0.851	0.689	0.626	0.782	0.771	0.723	0.846
# de ind. (300 m <sup>2</sup> )	2402	1311	2617	2075	1252	1580	176	320
Altura del dosel (m)	22.5	16.8	6.8	5.8	8.3	10.3	---	---
Estratos (%)								
2-5	17.6	27.4	<b>51.3</b>	<b>55.6</b>	<b>39.6</b>	<b>35.1</b>	---	---
5-10	23.1	<b>31.8</b>	41.8	39.1	35.6	29.9	---	---
10-25	<b>33.4</b>	29.6	7	5.3	23.5	32.5	---	---
>25	25.9	11.2	0	0	1.3	2.6	---	---
Cobertura del dosel (%)	94.8	86.9	85.7	71	78.5	80.8	---	---
Profundidad de la hojarasca (cm)	2.3	2.9	10.6	10.12	6.8	6.4	---	---

VARIABLES	Bosque Tropical			
	Perennifolio	Bosque Abierto	Achual	Potrero
$H'$	<b>3.455</b>	2.551	3.260	2.294
$S$	<b>193</b>	99	171	55
# de individuos (600 m <sup>2</sup> )	3713	4692	2832	496
Altura del dosel (m)	19.7	6.3	9.34	---
Estratos (%)				
2-5	22.2	53.3	37.3	---
5-10	27.2	40.5	32.7	---
10-25	<b>31.6</b>	6.2	28.0	---
>25	19.0	---	2.0	---
Cobertura del dosel (%)	<b>90.81</b>	78.42	79.66	---
Profundidad de la hojarasca (cm)	2.65	10.38	6.63	---

### 6.3.1 Modelo log-lineal

Tres variables de la vegetación (e.g. profundidad de la hojarasca, porcentaje de la cobertura del dosel, altura del dosel) fueron correlacionadas con la abundancia total o de la especie más abundante, para roedores, y por la riqueza de filostominos en murciélagos. Sin embargo, los didélfidos no mostraron estar correlacionados con ninguna variable de la vegetación.

Al analizar el Bosque Tropical Perennifolio por sitios, se observó que en el sitio 1 ningún parámetro de la vegetación está asociado con la abundancia total de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres, ni con la especie más abundante (e.g. *Heteromys desmarestianus*). En cambio, para el sitio 2 la profundidad de la hojarasca fue el parámetro que se relacionó negativamente con la abundancia total de especies (*Ji* Cuadrada,  $X^2 = 4.364$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.03671$ ,  $r^2 = 0.053$ ), a mayor profundidad de la hojarasca menor captura de pequeños mamíferos terrestres, aproximadamente el 5.4% de la variación total (variable abundancia total) es explicada por el modelo:

$$y = e^{-0.2520 - 0.3387 \cdot \text{hojarasca (cm)}}$$

Es importante mencionar que *H. desmarestianus* fue la especie que aportó el 37% de la abundancia total, por lo que el modelo bien podría reflejar el comportamiento de esta especie en particular, sin embargo al correr el programa con los valores de la especie estos resultaron no ser significativos. Es importante tomar estos resultados con precaución debido al pequeño tamaño de la muestra analizada y a la baja correlación.

Ninguno de los parámetros evaluados en el Bosque Abierto mostró tener alguna correlación con la abundancia total de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres ni con la especie más abundante (*Sigmodon hispidus*). Esto confirma que *S. hispidus* es una especie sin requerimientos específicos o preferencias de hábitat.

En el Acahual los parámetros que mejor predicen la abundancia total de pequeños mamíferos terrestres, en conjunto es la profundidad de la hojarasca (*Ji* Cuadrada,  $X^2 = 6.222$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.0126$ ), y el porcentaje de cobertura arbórea (*Ji* Cuadrada,  $X^2 = 11.51$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.00069$ ). El  $r^2$  calculado para el modelo fue de 0.077, es decir, el 8 % de la varianza total es explicada por la

regresión. El modelo fue:

$$y = e^{-0.8270 - 0.4578 \cdot \text{hojarasca (cm)} - 0.01591 \cdot \text{cobertura (\%)}}$$

Sin embargo, estos valores parecen enmascarar el comportamiento real de la comunidad, debido a que *Sigmodon hispidus* contribuyó con el 70% de la abundancia total de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres. Como se observó al realizar el modelo únicamente con las abundancias de *S. hispidus*, se correlacionó negativamente la abundancia de esta especie con los parámetros anteriormente mencionados (profundidad de la hojarasca, Ji Cuadrada,  $X^2 = 3.859$ , gl = 1,  $P = 0.0494$  y porcentaje de cobertura arbórea, Ji Cuadrada,  $X^2 = 15.59$ , gl = 1,  $P = 0.00008$ ).

El modelo fue:

$$y = e^{-0.8584 - 0.04335 \cdot \text{hojarasca (cm)} - 0.02171 \cdot \text{cobertura (\%)}}$$

Para este modelo, el  $r^2$  calculado fue de 0.099, es decir, el 10 % de la varianza total es explicada por la regresión. Para conocer el efecto de *S. hispidus* entre sitios, se realizó un modelo por cada uno de los sitios. Solo el porcentaje de cobertura arbórea se correlacionó negativamente con la abundancia de *S. hispidus*, se observó que más del 10 % de la varianza total es explicada por la regresión, registrando una  $r^2$  mayor en el sitio 1 (Ji Cuadrada,  $X^2 = 8.884$ , gl = 1,  $P = 0.00288$ ,  $r^2 = 0.165$ ), que en el sitio 2 (Ji Cuadrada,  $X^2 = 13.18$ , gl = 1,  $P = 0.00028$ ,  $r^2 = 0.111$ ). En resumen tenemos que *S. hispidus* es más abundante y común en lugares con baja cobertura arbórea.

Por último tenemos al Potrero, ambiente con una complejidad baja, pobre en estratificación y cobertura arbórea. Encontramos que ninguno de los parámetros del hábitat evaluados predice o influye en la captura de especies de roedores (*Sigmodon hispidus* y *Oryzomys couesi*). El hecho de no encontrar una correlación con el modelo, por sí solo ya es un resultado, porque nos permite comprobar la dependencia que tienen estas especies y en especial *S. hispidus* hacia los ambientes abiertos, carentes de una cobertura arbórea y arbustiva, además se comprueba que bajo estas condiciones del hábitat, sus abundancias se incrementan >200% dependiendo del tipo de vegetación.

Los murciélagos registraron grandes abundancias tanto en ambientes conservados como en perturbados. Por lo que el análisis tuvo que hacerse tomando en cuenta únicamente el número de

especies de la subfamilia Phyllostominae, debido a que los individuos de esta subfamilia son sensibles a la perturbación (Amin, 1996; Medellín et al., 2000). La cobertura arbórea ( $Ji$  Cuadrada,  $\chi^2 = 10.36$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.00129$ ,  $r^2 = 0.648$ ; Figura 16a) y la altura del dosel ( $Ji$  Cuadrada,  $\chi^2 = 9.581$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.00199$ ,  $r^2 = 0.599$ ; Figura 16b), fueron las variables de la vegetación que se correlacionaron, independientemente, con la riqueza de filóstominos. De ambas variables, la cobertura del dosel es la variable que mejor explica la variación total del modelo en un 65 %, en comparación con el 60 % explicado por la variable altura del dosel. Recapitulando, la mayor riqueza de filóstominos se registró en ambientes con una densa cobertura y/o altura del dosel.

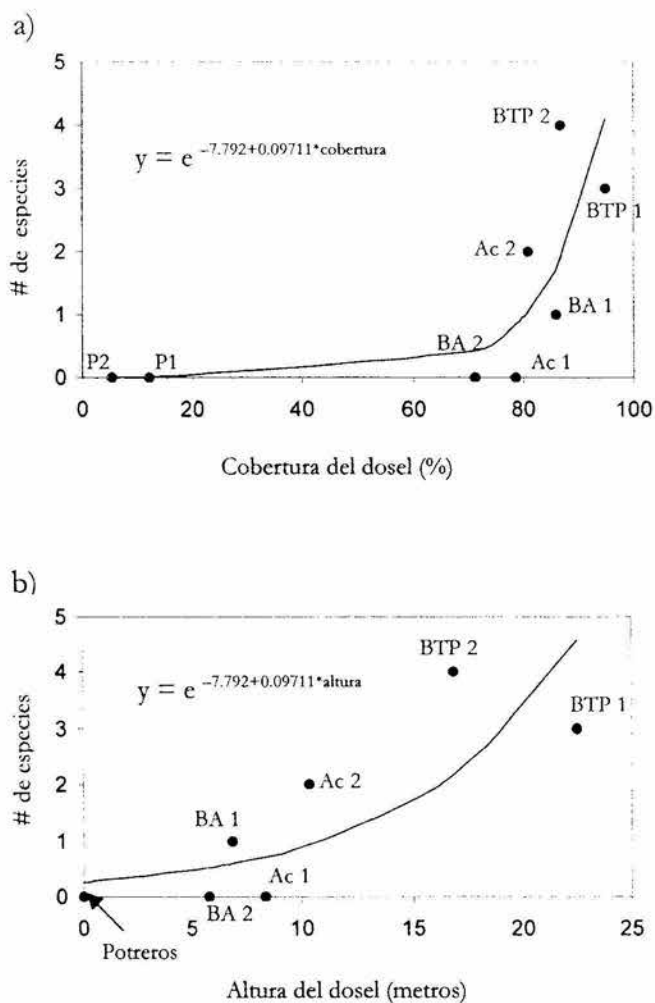


Figura 16. Influencia de la estructura de la vegetación sobre la riqueza de filostóminos en una comunidad de murciélagos de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. La cobertura y la altura del dosel fueron los parámetros que mejor predicen la presencia de filostóminos ( $P < 0.005$ ). Los sitios de muestreo están indicados como sigue: Bosque Tropical Perennifolio (BTP 1 y BTP 2); Bosque Abierto (BA 1 y BA 2); Acahual (Ac 1 y Ac 2), y Potrero (P). La línea continua muestra la tendencia del modelo.



# 7

## Discusión

### 7.1 Roedores y Didélfidos

#### 7.1.1 Composición y Riqueza de especies

Algunos trabajos realizados con pequeños mamíferos terrestres en Sudamérica reportan un mayor índice de recaptura en didélfidos que en roedores (Malcolm, 1990; Stallings, 1988). En la Selva Lacandona, México, Medellín (1992) registró que el índice de recaptura en roedores es ligeramente superior al de didélfidos; sin embargo, nuestros datos mostraron lo contrario. El bajo índice de recaptura registrado no es inusual tomando en cuenta que el éxito de trapeo de pequeños mamíferos en los bosques tropicales es bajo, aún en las mejores condiciones, generalmente menos del 10% de la trampas colocadas tienen éxito (Voss y Emmons, 1996).

En el presente estudio la comunidad de pequeños mamíferos está compuesta por 8 especies de roedores y 4 de didélfidos, número comprendido dentro del intervalo que se ha reportado para trabajos similares realizados con comunidades de pequeños mamíferos tropicales que va de 4 a 11 spp., para roedores y de 2 a 6 spp., para didélfidos (Mares y Ernest, 1995; Medellín, 1992).

La presencia de especies restringidas a un solo tipo de hábitat nos habla de los requerimientos específicos que necesitan éstas para su permanencia en el lugar. Dos especies fueron exclusivas del BTP: *Sciurus deppei* y *Peromyscus mexicanus*, ambas asociadas preferentemente a bosques tropicales (Medellín y Redford, 1992); *S. deppei* comúnmente habita áreas con elevada humedad y densa vegetación, mientras *P. mexicanus* se le puede encontrar en bosques húmedos,

semidecíduos y secundarios (Reid, 1997). Las especies exclusivas al Acahual fueron: *Oligoryzomys fulvescens* y *Marmosa mexicana*. La primera asociada a hábitats abiertos (Glanz, 1990; Medellín, 1992); y la segunda es una especie dependiente de bosque, aunque también se le ha capturado con menor frecuencia en acahuales (Medellín y Equihua, 1998). Su presencia posiblemente se debió a que los acahuales, en la Selva Lacandona, constituyen pequeños parches de vegetación secundaria en proceso de regeneración inmersos en una gran matriz de BTP.

La Selva Lacandona se caracteriza por presentar un mosaico de hábitats, tanto naturales como inducidos por el hombre. Hábitats estructuralmente más complejos (BTP y Acahual) presentaron similar riqueza y diversidad de especies de roedores y didélfidos, como se ha reportado en otros estudios (Medellín y Equihua, 1998; Williams y Marsh, 1998). Esta similitud en riqueza y diversidad entre ambos ambientes se debe a que el Acahual es un hábitat en regeneración (abandonado hace más de 15 años) rodeado de una gran matriz de vegetación primaria, lo que facilita el paso de especies provenientes del bosque primario hacia el acahual. En cambio, tenemos ambientes con complejidad intermedia (Bosque Abierto) o baja (Potrero), los cuales registraron una baja riqueza y diversidad de especies; sin embargo, la mayor abundancia de roedores se registró en el potrero, este patrón se ha registrado en otros bosques del Neotrópico con diferentes grados de perturbación (Adler et al., 1997; Ochoa, 2000; Stallings, 1988; Utrera et al., 2000).

#### 7.1.2 Densidades de mamíferos terrestres

En este estudio las abundancias y las densidades de las especies fluctuaron dependiendo del ambiente; en general las especies presentes en el Bosque Tropical Perennifolio mantuvieron bajas densidades en comparación con las altas registradas en el Potrero.

#### Roedores

En ambientes tropicales las densidades de roedores fluctúan dependiendo del tipo de hábitat. En Brasil, se reporta una densidad de roedores de 13-28.5 ind/ha en un bosque de galería (Mares y Ernest, 1995), y de 0.38 a 1.05 ind/ha en un bosque tropical perennifolio al norte de Manaus (Malcolm, 1990); por otra parte en Panamá, la densidad es de 11.3 ind/ha en un bosque húmedo (Fleming, 1975). En Chamela, México, la densidad es de 0.3-23.4 ind/ha en un bosque tropical

caducifolio (Ceballos, 1989), mientras que en la Selva Lacandona, la densidad de roedores es de 7.21 ind/ha, considerando todos los ambientes (Medellín, 1992). En este estudio, se reportaron densidades de 1.12 a 6.13 ind/ha, considerando todos los ambientes, resultando estos datos menores tanto a lo reportado por Medellín (1992) como por otros estudios del Neotrópico.

### Didélfidos

En los trópicos las densidades de didélfidos son modificadas dependiendo del tipo de hábitat. En Brasil, la densidad de didélfidos es de 6.5-11.5 ind/ha en un bosque de galería (Mares y Ernest, 1995) y de 0.048 a 2.56 ind/ha en un bosque tropical perennifolio al norte de Manaus (Malcolm, 1990). En Venezuela, es de 0.4-6.2 ind/ha en un bosque deciduo (August, 1984), y en Panamá, es de 2.1 ind/ha en un bosque húmedo (Fleming, 1975). Con respecto a la Selva Lacandona, México, la densidad acumulada fue de 0.55 ind/ha, considerando todos los ambientes (Medellín, 1992), en cambio, las densidades registradas en este estudio fueron de 0.39 a 0.67 ind/ha, dependiendo del tipo de hábitats. Resultados menores a los reportados para el Neotrópico.

En general, las densidades de pequeños mamíferos terrestres registradas durante este estudio en Chajul, son bajas con respecto a los datos reportados en la literatura para el Neotrópico, con excepción de un bosque tropical al norte de Manaus, donde se registraron densidades más bajas, atribuibles a la baja productividad primaria de la región, resultado de sus suelos pobres en nutrientes y a su severa temporada de sequía (Malcolm, 1990). Sugerimos que las bajas densidades registradas en este estudio pueden deberse a la severa sequía registrada en la Selva Lacandona, asociada con el fenómeno meteorológico de El Niño 1997-1998. Medellín (1992) reportó densidades mayores para roedores entre un 15 y 75% en comparación con nuestros resultados, no así las densidades de didélfidos que para algunos hábitat son mayores al 30%, mientras que en otros son menores al 21%. Esta diferencia puede deberse a la temporalidad del muestreo, ya que Medellín (1992) realizó su muestreo en el período comprendido entre junio de 1990 y mayo de 1991, previo al fenómeno de El Niño de 1991-1994, en comparación con el presente estudio que se realizó de diciembre de 1997 a diciembre de 1998, durante el El Niño de 1997-1998.

¿Qué factores determinan la densidad de los pequeños mamíferos?

Se ha sugerido que las bajas densidades en pequeños mamíferos terrestres pueden estar relacionadas con el comportamiento cíclico poblacional de las especies. Las fluctuaciones poblacionales pueden deberse a la interacción de factores intrínsecos (e.g. conducta, cambios fenotípicos y genéticos) y/o extrínsecos (e.g. depredación, disponibilidad de alimento, cambios climáticos; Krebs, 1996). Generalmente, los factores denso dependientes son perceptibles en estudios a largo plazo, en los cuales se estudia más de una generación; en cambio, los factores denso independientes como el clima (e.g. patrones de precipitación) pueden variar anualmente y provocar alteraciones importantes en la dinámica poblacional a corto plazo en una generación (Lewellen y Vessey, 1998). Un solo factor no logra explicar el comportamiento cíclico de las poblaciones de pequeños mamíferos (Krebs, 1996). Lima y colaboradores (1999) proponen que la interacción de un factor intrínseco (denso-dependiente) y extrínseco (cambios en los patrones de precipitación) dan como resultado que la población de un roedor, *Phyllotis darwini*, se incremente con el aumento de las lluvias, durante el fenómeno de El Niño, en el norte de Chile. Se ha sugerido que las condiciones climáticas severas (e.g. sequías prolongadas e intensas) pueden actuar como catalizadores para que una población natural decline, sin descartar la posible asociación de otros factores tales como la depredación, el parasitismo y las enfermedades que continuamente pueden estar regulando el número de la población (Flehart et al., 1972).

¿Qué es El Niño?

El fenómeno meteorológico de El Niño, también denominado El Niño Oscilación del Sur (ENOS), es la fluctuación climática interanual más grande a nivel global. Se origina en el Pacífico ecuatorial cerca de Australia e Indonesia, al elevarse la temperatura unos cuantos grados. Este incremento de la temperatura es resultado de la acumulación de agua caliente cerca de estos lugares, producto de los vientos provenientes del este (vientos alisios) que son relativamente fuertes. Cuando éstos vientos disminuyen, el agua caliente acumulada se desplaza gradualmente desde el Pacífico ecuatorial occidental y central (Oceanía) hacia el Pacífico oriental (América). Como resultado la atmósfera responde alterando su patrón de presión, bajándola en el Pacífico oriental y subiéndola en el oriental (Suple, 1999). Este fenómeno se presenta a intervalos de 2 a 7 años y se caracteriza porque modifica los patrones climáticos durante un período que va de 12 a 18 meses, manifestándose principalmente por intensas sequías o lluvias (McPhaden, 1999). Sus

efectos pueden verse en la ecología, sociedad y economía de Sudamérica y del Mundo (Holmgren et al., 2001). Resultados de varios estudios de largo plazo han revelado como el fenómeno de El Niño no solo afecta los ecosistemas marinos, sino también las comunidades vegetales y animales en los ecosistemas terrestres (Holmgren et al., 2001). Los eventos ENOS más importantes por su magnitud han ocurrido entre 1972-1973, 1982-1983, pero el de 1997-1998 es considerado como el evento más fuerte de su tipo en este siglo (McPhaden, 1999).

#### El Fenómeno Meteorológico de El Niño en Chajul.

Antes de proseguir con la discusión, es importante describir y comparar los patrones de precipitación de la región de Chajul durante 1982-1991 y durante este estudio (1997-1998), con el fin de ubicarnos en un marco conceptual sobre la dinámica climática del área de estudio.

Hasta noviembre de 1997, Chajul tuvo un año lluvioso con una precipitación acumulada hasta ese mes de 3655 mm. Las lluvias se incrementaron en aproximadamente un 20% en comparación con el promedio de precipitación anual que es de 2963 mm. En contraste, a partir del mes de diciembre del mismo año, las lluvias comenzaron a disminuir drásticamente, debido a la influencia del fenómeno meteorológico de El Niño 1997-1998, el cual trajo un comportamiento inusual en los patrones de precipitación del primer semestre de 1998, registrando: *i*) una disminución en los niveles de precipitación del 65% para la temporada de secas (enero a abril) en comparación, para la misma temporada, con los datos promedio de 1982-1991 (120.4 mm en 1998 *vs* 341 mm en 1982-1991); y *ii*) continuó esta tendencia durante los primeros tres meses de la temporada de lluvias (mayo a julio de 1998; Figura 2). La intensa y prolongada sequía provocó que la vegetación del sotobosque pereciera o sufriera de un gran estrés hídrico durante el primer semestre de 1998 (observación personal).

Una vez descrita la situación climática de la región de Chajul en 1997-1998, son enfocaremos en fundamentar como los cambios en los patrones de precipitación ejercen efectos importantes en la dinámica y estructura de la comunidad de pequeños mamíferos (Hunsaker, 1977; Krebs, 1985).

## Efecto de El Niño en las comunidades de pequeños mamíferos

Desde los 70's, se han reportado explosiones demográficas en roedores en las regiones semiáridas de Sudamérica, asociándolas con el incremento de la precipitación durante los eventos de El Niño (Lima y Jaksic, 1999). O'Connell (1989) reportó cambios en la abundancia de roedores y didélfidos al relacionarlas con la estacionalidad y los patrones de precipitación. Brown y Heske (1990) registraron una mayor abundancia de roedores, siguiendo un patrón repetitivo cada 5 años, que puede corresponder con la respuesta de los roedores a cambios climáticos inducidos por el ENOS de 1977-78, 1982-83 y 1987-88. Así mismo, durante los ENOS se ha observado: *i*) una correlación positiva entre la densidad de pequeños mamíferos y de aves rapaces y carnívoros, lo cual sugiere un efecto de "bottom-up" (Jaksic y Lazo, 1999; Jaksic et al., 1997); *ii*) pequeños cambios en los patrones de precipitación pueden producir desfases en los períodos de reproducción entre las poblaciones de roedores a nivel regional (Lima et al., 1999); y *iii*) que conforme se incrementa la precipitación, la productividad primaria y la abundancia de pequeños mamíferos también aumentaba, registrando para algunos roedores frugívoros y granívoros un aumento en los niveles poblacionales 20 veces mayor de lo normal después de un evento de El Niño (Jiménez et al., 1992; Meserve et al., 1995).

Estudios realizados en la Isla de Barro Colorado, registraron una alta producción de frutos durante el año de El Niño, seguida de una baja productividad ocasionada por la temprana estación seca un año después (Wright et al., 1999). Estas lluvias inusuales provocaron que algunas especies de plantas iniciaran antes su floración, misma que decayó por no contar con las mejores condiciones, como resultado se registró una escasez de frutos a finales de la temporada de lluvias y durante la temporada seca del año siguiente, lo que afectó la presencia, distribución y conducta de muchas especies de pequeños y medianos mamíferos (Foster, 1982; Wright et al., 1999). Entre 1977-1982, la densidad poblacional de roedores y didélfidos decreció entre el 50 y 90 % dependiendo del taxón (*Didelphis*, *Sciurus*, *Dasyprocta* y *Oryzomys*), posiblemente a raíz de una baja productividad de frutos, resultado de las sequías de 1979 y 1981 (Glanz, 1990). Durante tales períodos de escasez de recursos (e.g. frutas) las poblaciones de didélfidos, monos, puercoespines, roedores y otros frugívoros sufren alta mortalidad (Wright et al., 1999). Por esta razón, las densidades de frugívoros deben usarse con precaución porque pueden variar de un año a otro dependiendo de la disponibilidad de recursos (Glanz, 1990). En general, la densidad poblacional,

la biomasa y el número de individuos están positivamente relacionados con factores como la precipitación, estacionalidad y productividad primaria (Ceballos, 1989; Mendoza, 1997).

Desgraciadamente no contamos con datos de productividad primaria para la región de la Selva Lacandona, para poder correlacionar la productividad de frutos y semillas con las densidades de pequeños mamíferos. Sin embargo, se sabe que en las palmas *Chamaedorea elegans* y *Ch. oblongata* la producción de semillas disminuyó significativamente y aumentó la mortalidad de éstas durante 1998 (M. Martínez, com. pers.). Esto puede haber afectado la densidad poblacional de especies granívoras y frugívoras como *H. desmarestianus* que en parte se alimenta de semillas de estas palmas, así como de frutos (*Spondias* spp., *Ficus* spp. *Brosimum alicastrum*, Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Por la escala del estudio, no contamos con la información necesaria para suponer que algún factor intrínseco este asociado con las bajas densidades de pequeños mamíferos terrestres de Chajul. Sin embargo, por los datos obtenidos sugerimos que las bajas densidades están relacionadas con los cambios en los patrones de precipitación (e.g. severa y prolongada sequía) asociados con el fenómeno meteorológico de El Niño de 1997-1998. Es necesario realizar estudios a largo plazo si se desea conocer los patrones y procesos que interactúan sobre la dinámica poblacional y comunidad de pequeños mamíferos terrestres.

#### Densidades de los roedores y didélfidos más abundantes de Chajul

La densidad promedio mensual para *H. desmarestianus* durante este estudio en el bosque tropical perennifolio fue de 0.29 a 1.7 ind/ha en la Selva Lacandona, siendo ésta la menor densidad reportada en los bosques tropicales. *Heteromys desmarestianus* presenta densidades que van desde 3 a 25 ind/ha en Monteverde (Anderson, 1982) y de 7 a 18 ind/ha en La Selva, Costa Rica (Fleming, 1974); de 0 a 2 ind/ha en Panamá (Fleming, 1970). En México, se han registrado densidades de 2 a 50 ind/ha en Los Tuxtlas (Sánchez-Cordero, 1993) y de 4.78 ind/ha en la Selva Lacandona (Medellín, 1992). Se ha observado que las altas densidades coinciden con los meses de alta disponibilidad de frutos y semillas y las bajas densidades con los meses de baja productividad, lo cual corresponde con la temporada de secas (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993). Sin datos de productividad y fenología de la región, resulta difícil inferir posibles causas sobre estas bajas

densidades; sin embargo, la mayor densidad alcanzada en este estudio se registró en octubre durante el pico de lluvias.

La densidad poblacional de *H. desmarestianus* mostró diferencias entre ambientes. En el BTP se observaron las mayores densidades en comparación con el Acahual, BA y Potrero. Existen evidencias de un efecto negativo de los claros (áreas abiertas) en la distribución espacial de los individuos (Quintero y Sánchez-Cordero, 1989) y en la dependencia de *H. desmarestianus* hacia hábitats conservados, beneficiándose de los frutos que caen del dosel (Medellín y Redford, 1992).

La densidad de *Sigmodon hispidus* en el Potrero durante este estudio fue de 4.70 ind/ha (2.65 a 9.95 ind/ha) en la Selva Lacandona, mostrando un descenso previo a la temporada de secas. En los Estados Unidos, la menor densidad registrada fue de 0.02 ind/ha en Kansas y la mayor de 69 ind/ha en Georgia (Cameron y Spencer, 1981). En México, se han registrado densidades de 25 a 51 ind/ha en Durango (Petersen, 1973), de 25 a 39 ind/ha para la cuenca de México (Ceballos y Galindo, 1984), y de 3.55 ind/ha en acahuales de la Selva Lacandona (Medellín, 1992).

Las densidades de *S. hispidus* registradas para la Selva Lacandona son bajas comparativamente con las registradas en Norteamérica. Esto puede atribuirse a la prolongada sequía o a las frecuentes fluctuaciones poblacionales a las que está sujeta esta especie (Flehart et al., 1972), sin embargo, Medellín (1992) ha trabajado en esta región desde 1981, y no ha reportado aumentos o brotes de población importantes a excepción de las milpas activas, por dicha razón dudo que la especie en esta región, presente importantes fluctuaciones poblacionales. Mis observaciones indican que las poblaciones aunque son bajas, se mantienen constantes a lo largo del año, sin presentar cambios estacionales. En un año normal, es de esperar una mayor densidad, porque las lluvias incrementarían la productividad primaria y por consiguiente se contaría con una mayor disponibilidad de recursos.

La densidad de *D. marsupialis*, en este estudio, en el BTP fluctuó de 0.0 a 0.68 ind/ha en la Selva Lacandona, mostrando una variación al comienzo de la temporada de lluvias. Esta especie ha presentado densidades de 0.22 a 0.45 ind/ha en la Guyana Francesa (Julián-Laferrère, 1991);



de 0.5 ind/ha en Venezuela (August, 1984); de 0.09 a 1.32 ind/ha en Panamá (Fleming, 1972). En México, se han registrado densidades de 0.08 ind/ha en Los Tuxtlas (Coates-Estrada y Estrada, 1986) y de 0.74 ind/ha en la Selva Lacandona (Medellín, 1992). En este estudio, las densidades promedio de *D. marsupialis* en el BTP y AC (0.26 y 0.14 ind/ha, respectivamente) se mantienen dentro del intervalo de variación registrado para otras regiones neotropicales. La diferencia de densidades en la Selva Lacandona puede deberse, al igual que en roedores, al efecto de la sequía. Fonseca y Kierulff (1989) reportaron un decremento en la población de *D. marsupialis* de un año a otro, posiblemente debido a la disminución en los recursos alimentarios como resultado de una prolongada sequía en un bosque tropical de Brasil.

*Didelphis virginiana* utiliza una gran variedad de hábitats, desde áreas áridas hasta ambientes húmedos (Reid, 1997). A partir de varios registros, se obtuvo la densidad promedio para los Estados Unidos de 0.26 ind/ha (0.02-1.16 ind/ha; Hunsaker, 1977). En México, son escasos los estudios sobre aspectos poblacionales de esta especie. En Yucatán, la mayor densidad de *D. virginiana* (0.77 ind/ha) fue registrada en noviembre y la menor en febrero (0.05 ind/ha) en las cercanías de un poblado (H. Ruíz, com. pers.). En la Selva Lacandona, Chiapas, la densidad fue de 0.26 ind/ha (0.0 - 0.74 ind/ha) en un Bosque Abierto. Nuestros valores son similares a los reportados para Yucatán y ambos se encuentran dentro del intervalo para los Estados Unidos. En ambientes maduros se le encontró en menor densidad que *D. marsupialis*, lo cual corresponde con la literatura (Reid, 1997).

Si bien *Philander opossum* es una especie común de amplia distribución, se cuenta con escasa información sobre su densidad poblacional (Castro-Arellano et al., 2000). En Panamá, las mayores densidades se registraron durante la temporada de secas 0.65 y 0.55 ind/ha en un bosque secundario y maduro respectivamente (Fleming, 1972); en la Guyana Francesa, se registró una densidad de 0.85 a 1.80 ind/ha (Atramentowicz, 1986). En México, se han registrado densidades de 0.54 ind/ha en Los Tuxtlas (Coates-Estrada y Estrada, 1986) y de 0.48 ind/ha en la Selva Lacandona (Medellín, 1992). En el presente estudio, las densidades promedio de *P. opossum* en el BTP y BA fueron similares (0.35 y 0.27 ind/ha, respectivamente). Estos valores están por debajo del intervalo de variación y de la media reportada por Robinson y Redford (1986) de 0.62 ind/ha para el Neotrópico. Es importante hacer notar que Medellín (1992) registró la mayor densidad en

octubre, durante la temporada de lluvias, mientras que nuestros datos muestran lo contrario: una mayor densidad en febrero y abril, durante la temporada de secas, en el Bosque Tropical Perennifolio y Bosque Abierto.

### 7.1.3 Biomasa

La biomasa estimada para la comunidad de roedores en el presente estudio fue la más baja registrada para el Neotrópico. En la Guyana Francesa, los roedores contribuyeron en promedio con el 33 % (0.2-1 kg/ha) de la biomasa estimada para pequeños mamíferos, mientras la de los didélfidos fue menor al 60 % (1-2 kg/ha) en un bosque secundario (Charles-Dominique et al., 1981). En Brasil, los roedores aportaron el 41 % (1.8 kg/ha) de la biomasa en comparación con el 59 % (2.6 kg/ha) de los didélfidos en un bosque de galería (Mares y Ernest, 1995). En la Selva Lacandona, México, la biomasa fue muy similar entre ambas taxa, los roedores aportaron el 49 % (0.85 kg/ha) en tanto los didélfidos el 51 % (0.88 kg/ha; Medellín, 1992). En el presente estudio los roedores aportaron del 17 al 42 % (0.08 – 0.15 kg/ha) de la biomasa en comparación con los didélfidos que fue del 50 al 80 % (0.20 - 0.40 kg/ha). A pesar de la baja biomasa aportada en comparación con lo reportado por Medellín (1992) para la Selva Lacandona, nuestros porcentajes de contribución de biomasa por taxón se encuentran dentro del intervalo de variación para ambientes tropicales mencionados al principio del párrafo.

### 7.1.4 Supervivencia

Al comparar estudios de roedores en zonas tropicales y templadas, Fleming, (1970) observó que muy pocos animales viven más de un año y la mayoría (95%) mueren o desaparecen de la población marcada en los primeros 6 meses. Fleming (1972) reportó para *D. marsupialis* y *P. opossum* un período de residencia menor a 9 meses en Panamá. Mares y Ernest (1995) observaron un rápido recambio de individuos al cabo de tres meses, después del primer mes había dejado de recapturarse el 95 % de los individuos; sin embargo, algunas individuos permanecieron en el sitio por más de 6 meses. Medellín (1992) registró un mayor recambio de didélfidos que de roedores en la Selva Lacandona: individuos de *D. marsupialis* y *P. opossum* estuvieron presentes hasta el quinto mes con una residencia de dos meses, mientras que *H. desmarestianus* y *S. hispidus* persistieron hasta el octavo y décimo mes, respectivamente, y ambos tuvieron una residencia de dos a tres meses. Nuestros datos concuerdan con los estudios anteriores, al registrar entre los

didélfidos y roedores una permanencia menor a un año y un alto recambio ( $> 50\%$ ) de las poblaciones al final del tercer mes. Es posible asumir que la falta de recapturas pueden ser atribuidas a un cambio en el ámbito hogareño y/o migración de juveniles y/o dispersión (Zeng y Brown, 1987). También la depredación puede jugar un papel importante en el recambio de las poblaciones de pequeños mamíferos (Fonseca y Kierulff, 1989). Al igual que la trampofobia, la abundancia de recursos puede promover que no se busquen alimentos en las trampas y tal vez otros aspectos fuera de control.

### 7.1.5 Movimientos

Los movimientos de *H. desmarestianus* reportados en la literatura son similares. En Panamá, en promedio se mueve 25 m entre recapturas sucesivas en un bosque húmedo (Fleming, 1970). En los Tuxtlas, México, se mueve 17 m (Sánchez-Cordero, 1993) y en la Selva Lacandona 26.5 m (Medellín, 1992). En este trabajo se registró un movimiento promedio de 28.5 m parecido a lo encontrado en otros estudios del Neotrópico.

Se ha reportado que *Sigmodon hispidus* se mueve diariamente en promedio 13 m en pastizales abandonados en Texas, EUA (Cameron et al., 1979). En la Selva Lacandona, Chiapas, México, el movimiento entre capturas sucesivas fue de 23.9 m (Medellín, 1992). En este estudio, se obtuvo un movimiento de 29.6 m superior a lo reportado para Texas y la Selva Lacandona, este aumento puede deberse a que los individuos tienen que moverse distancias mayores por la falta de recursos, debido a la prolongada sequía.

*Didelphis marsupialis* se movió en promedio 84 m (Malcolm, 1990) y 143.3 m en bosques húmedos del Brasil (Fonseca y Kierulff, 1989); en Panamá, se obtuvo movimientos de 68 a 82 m en un bosque tropical (Fleming, 1972). En México, se ha reportado una distancia promedio de 64.4 m en la Selva Lacandona (Medellín, 1992). Nosotros registramos un movimiento promedio de 33.7 m, la mitad de lo reportado para la misma región y una tercera parte comparado con Panamá/Brasil. Probablemente la baja movilidad es reflejo de una búsqueda de alimento intensiva en el sitio, para después trasladarse a nuevos sitios, de ahí que el 100% de la población no vuelve a ser recapturada al cabo del segundo mes.

*Philander opossum* se desplaza en promedio 60 a 73 m entre capturas sucesivas, el mayor movimiento registrado fue de 108 a 125 m en un bosque maduro de Panamá (Fleming, 1972). En la Selva Lacandona, Chiapas, México, se desplazó en promedio 47.1 m, registrando su mayor movimiento en 117 m (Medellín, 1992). Para esta misma región registramos un movimiento promedio de 25.7 m y 113 m como la mayor distancia. Si lo comparamos con lo reportado por Fleming (1972) y Medellín (1992) observamos una reducción en la distancia promedio de un tercio y de la mitad respectivamente. Esta distancia (25.7 m) puede estar enmascarando el movimiento real que tiene la especie, como se pudo observar en los movimientos a corto plazo (36 m) donde se registró un movimiento mayor, además es importante considerar el pequeño tamaño de la muestra. Sin embargo, sugerimos que *Philander opossum* puede estar forrajeando intensivamente áreas pequeñas al igual que *D. marsupialis*, para después moverse a nuevos sitios en busca de alimento.

## 7.2 Murciélagos

### 7.2.1 Composición, Riqueza y Abundancia de especies

Las 27 especies de murciélagos capturadas representan el 40% de las especies registradas en la Selva Lacandona (Amín, 1996; López-Vidal y Martínez-Coronel, 1995; López et al., 1998; Medellín 1994) y el 20 % de las reportadas para México (Medellín et al., 1997).

Este trabajo registró valores similares de riqueza (27 spp.) a lo reportado en anteriores trabajos realizados en la Selva Lacandona como el de López (1998) y Amín (1996) quienes registraron 29 y 34 especies, respectivamente. Por su parte Medellín (1994) reportó 64 especies, esta diferencia en el número de especies puede deberse a que este último, trabajó sobre cuerpos de agua dentro del bosque o en sus bordes, favoreciendo la captura de un grupo más amplio de murciélagos (Kunz y Kurta, 1988).

El número de especies acumuladas que se incorporaron por noches en promedio para tres comunidades de Centroamérica es de una especie por noche (Fleming et al., 1972). En la Selva Lacandona, Medellín (1993) obtuvo el mismo valor que en Centroamérica (una especie por noche), mientras que los trabajos de Amín (1996) y López (1998) reportaron una especie adicional por cada cuatro y seis noches, respectivamente. En este trabajo se reportó una especie por cada dos noches, similar a lo mencionado para Centroamérica e inferior a lo reportado por Amín (1996) y López (1998). La diferencia pudo deberse a una variación en la diversidad de la comunidad de murciélagos ocasionada por un cambio en el uso espacio temporal de las especies (Kalko, 1998).

La diversidad encontrada en este estudio es ligeramente inferior a lo reportado por Medellín (1993), pero similar a lo obtenido por Amín (1996) y López (1998) para la región de Chajul. Esta diferencia al igual que en la riqueza puede estar influenciada por los sitios de muestreo.

La gran similitud en la composición de especies de murciélagos entre sitios (BTP, Acahual y Potrero) refleja la tendencia de muchos murciélagos de viajar a través de diversos ambientes durante el forrajeo. La captura de especies de murciélagos en un hábitat particular no

necesariamente refleja que esas especies estén forrajando en él, y más si hay parches de bosque cercanos (Gorchov et al., 1993). Tal es el caso del Bosque maduro (BTP) y el Potrero, ambos hábitats comparten un gran número de especies (11 spp.) con la única diferencia que la mayoría de los murciélagos son frugívoros y sólo podrían ocupar los potreros como vías o corredores para trasladarse de un parche a otro de bosque maduro o secundario. Esto es apoyado por la abundancia de semillas de plantas pioneras (*Cecropia* spp.) encontradas en las trampas de semillas en los potreros (E. Huerta, com. pers.). Esto sugiere que algunos murciélagos frugívoros forrajeen primero los bosques maduros o secundarios y después visitan o cruzan los potreros.

La comunidad de murciélagos de Chajul registró dos picos de abundancia, el más importante, en octubre, coincide con los meses de mayor precipitación (septiembre - noviembre) y el segundo, en abril, corresponde al final de la temporada de secas (abril - mayo). Estos resultados concuerdan con los patrones de abundancia reportados en anteriores trabajos para la región (Amín, 1996; López, 1998; Medellín, 1992). Este incremento en la abundancia de murciélagos se debió principalmente a especies frugívoras e insectívoras, posiblemente como respuesta a una mayor disponibilidad de recursos alimentarios en el ambiente a lo largo del año. Para los frugívoros, la disponibilidad de los recursos está relacionada con el período de florecimiento que es durante la temporada de secas y de fructificación que es a principio de la temporada de lluvias en Centroamérica (Janzen, 1967). Así mismo, las especies insectívoras dependerán de la fluctuación estacional de las poblaciones de insectos, observándose dos picos importantes uno durante la temporada de secas (en marzo) y el otro en lluvias (en julio) en la Selva Lacandona (López, 1998).

No se cuenta con estudios donde se evalué el efecto de El Niño (ENOS) sobre las comunidades de murciélagos. Es de esperarse que ciertos grupos de murciélagos como los frugívoros e insectívoros disminuyan sus abundancias en los períodos de escasez de recursos, sin embargo a diferencia de los pequeños mamíferos terrestres, estos cambios pueden no ser notorios debido a la gran vagilidad que presenta el grupo. Sin embargo, se observaron dos picos de abundancia a lo largo del año, donde las abundancias de frugívoros e insectívoros están correlacionadas positivamente con los picos de mayor disponibilidad de recursos.

Las especies más abundantes en Chajul fueron *Artibeus lituratus*, *A. jamaicensis*, *Carollia brevicauda* y *Sturnira lilium*, mismas que han sido reportadas como dominantes en otras comunidades de murciélagos del Neotrópico (Fleming et al., 1972; Galindo-González, 1999; Medellín, 1993). Sin embargo, la abundancia de estas especies entre hábitats fue diferente, esto depende de la disponibilidad y capacidad que tiene cada especie para explotar al máximo sus recursos. Amín y Medellín (en prensa) predicen que la abundancia o la simple identidad de una especie puede ser un buen indicador de perturbación. En ningún hábitat, la abundancia de la especie dominante sobrepasa el 35%, límite que se considera para un ambiente perturbado. La dominancia de *Artibeus* spp. estuvo presente en el BTP y BA (hábitats conservados), en cambio *C. brevicauda* fue la más abundante en el Acahual (hábitat con grado intermedio de perturbación) y *S. lilium* fue dominante en el Potrero (hábitat con alto grado de perturbación) lo cual corresponde con lo propuesto por Medellín y colaboradores (2000). Se observó la ausencia de individuos de la Subfamilia Phyllostominae en los ambientes perturbados, se registró su mayor riqueza en los ambientes conservados (BTP, 6 spp.).

Sobre las matrices de nichos gremiales, nuestros resultados mostraron que ciertas especies de murciélagos tienen un solapamiento de dos o más especies por gremio trófico, y por otra parte muy pocas especies (18 % del total) ocupan una sola celda, estos resultados concuerdan con lo reportado en la literatura (Amín, 1996; Fleming et al., 1972; Medellín, 1993). El solapamiento de las especies, sugiere que los recursos alimentarios no son un factor limitante dentro de una celda (Willig, 1986). Aunque se han delimitado los hábitos alimentarios de los murciélagos, estos no son tan estrictos sino al contrario, algunas especies tienen una gran plasticidad dependiendo de la disponibilidad de recursos en el ambiente. Por ejemplo los filostómidos poseen una amplia variedad de preferencias alimentarias y son muy pocas las especies restringidas a un régimen de dieta específico (Gardner, 1977). Con respecto al tamaño, las celdas con una o dos especies son ocupadas por murciélagos grandes, mientras que las celdas con el mayor número de especies son ocupadas por especies de tamaño pequeño a intermedio, por lo común insectívoros y frugívoros (Fleming et al., 1972).

Es necesario entender las limitaciones plásticas y fisiológicas de los murciélagos para esclarecer los puntos de solapamiento de las especies, si se desea comprender la estructura de

la comunidad de murciélagos (Medellín, 1993), y por qué las especies de ciertos gremios tróficos son más sensibles a la perturbación que otras, y como repercuten en el equilibrio de los ecosistemas (Ehrlich y Ehrlich, 1989).

La diferencia más notable detectada entre el bosque conservado y los perturbados fue la alta proporción de murciélagos frugívoros grandes en comparación con los pequeños. Este mismo patrón fue observado en murciélagos en un bosque tropical conservado y fragmentado en el Petén guatemalteco (Schulze et al., 2000). En aves también se ha observado el mismo patrón, una disminución en la captura de aves frugívoras medianas en bosques tropicales recientemente fragmentados, mientras se observa que las aves frugívoras de tamaño pequeño se movían preferentemente hacia estos nuevos ambientes (Bierregard y Stouffer, 1997). Se planteó que los frutos disponibles en los ambientes secundarios (e.g. *Piper* spp.) pueden ser más pequeños que en los bosques maduros (e.g. *Ficus* spp., *Brosimum* spp.). Lo que llevó a sugerir que el tamaño y la disponibilidad de los frutos pueden estar influyendo en los patrones de uso de hábitat de los frugívoros (Bierregard y Stouffer, 1997; Schulze et al., 2000).

#### 7.2.2 Biomasa

Los frugívoros fueron el grupo con mayor número de individuos y aporte de biomasa en todos los ambientes. Esto es apoyado por trabajos anteriormente realizados en la región (Amín, 1996; López, 1998) y en el bajo Urubamba, Perú (Wilson et al., 1997). Sin embargo, Findley (1993) registró que los insectívoros aéreos son el gremio trófico con mayor número de especies seguido de los frugívoros en los bosques tropicales del Mundo. Esta diferencia se debe a que Findley, en su revisión bibliográfica, consideró a todas las especies de la comunidad, mientras los otros trabajos de campo solo estudiaron una fracción de la comunidad. Debido al método de muestreo utilizado (redes de niebla), la captura está sesgada a ciertos grupos de murciélagos (e.g. Phyllostomidae) que vuelan preferentemente en el interior del bosque dejando de capturar a los insectívoros aéreos que la mayoría de ellos vuelan por arriba del dosel del bosque. Zarza y Pérez (2000) registraron un mayor número de especies de insectívoros que de frugívoros empleando el mismo método de captura, sin embargo, el mayor número de individuos y biomasa fue aportada por los frugívoros en bosques de galería, en el Petén, Guatemala.



### 7.2.3 Reproducción

Los ciclos reproductivos de todos los murciélagos están adaptados a que las crías nazcan bajo las condiciones ambientales más favorables (Findley, 1993). En ambientes estacionales los ciclos reproductivos están determinados por la disponibilidad de alimento, en cambio cuando los recursos alimentarios permanecen constantes todo el año, los patrones de reproducción puede ser acíclicos (Fleming et al., 1972). En Panamá y Costa Rica, los murciélagos frugívoros presentan un patrón reproductivo bimodal (poliestro estacional), paren a la mitad de la temporada de secas (marzo-abril) y después de un pico importante de fructificación (julio-agosto; Fleming et al., 1972). Nuestros resultados revelan la presencia de hembras preñadas y lactantes de *Artibeus* spp. en todo el año; sin embargo, se observaron dos picos importantes en abril y agosto. Este patrón coincide con lo observado en *Artibeus* spp. en la Costa Grande, Guerrero (Ramírez-Pulido et al., 1993) y en la Península de Yucatán, donde se han capturado hembras preñadas y lactantes todo el año (Nowak, 1999). Medellín (1993) reportó que *Artibeus* spp. parece detener solo su reproducción alrededor de enero, en función de la disponibilidad del alimento (e.g. *Ficus* spp.) en la Selva Lacandona.

*Carollia brevicauda* y *Sturnira lilium* registraron durante la temporada de secas (abril) el mayor número de hembras preñadas y poslactantes, lo que llevaría a pensar en un ciclo estacional. Por otra parte una serie de estudios apoyan un patrón reproductivo estacional poliéstrico (Wilson, 1979). Se han colectado hembras preñadas de *C. brevicauda* en los meses de diciembre a agosto en México y Centroamérica y de *S. lilium* en todo el año, pero en ninguna región aparentemente se ha registrado un pico reproductivo (Nowak, 1999). Medellín (1993) reportó que ambas especies no parecen mostrar estacionalidad reproductiva en la Selva Lacandona, la presunta estacionalidad en nuestros datos posiblemente se debió al pequeño tamaño de muestra.

### 7.2.4 Movimientos

Los patrones de movimiento en murciélagos pueden depender de las condiciones meteorológicas, ciclo lunar, estrategias de forrajeo, distribución y disponibilidad de los recursos alimentarios y del tamaño de las especies (Fenton y Kunz, 1979; Kalko, 1998). Algunas especies de murciélagos tropicales son capaces de volar grandes distancias en busca de alimento, pero es poco frecuente

que se desplacen más de 30 km en una noche entre los sitios de refugio y áreas de forrajeo (Fenton y Kunz, 1979).

Nuestros resultados muestran que *Carollia brevicauda* se desplaza distancias cortas (0.92 km), lo que coincide con lo reportado por Amín (1996) quien registró una distancia promedio de 1.04 km en la Selva Lacandona. No se tienen reportes en la literatura sobre movimientos entre recapturas en *C. brevicauda*, sin embargo, trabajos realizados con *C. perspicillata*, especie simpátrica en la Selva Lacandona, se han enfocado a estudiar los movimientos entre áreas de forrajeo. Fleming (1988) reportó que la distancia promedio que se mueve un individuo de *C. perspicillata* entre áreas de forrajeo es de 0.28 a 1.31 km, dependiendo de la estacionalidad, desplazándose mayores distancias durante la temporada seca que húmeda. Se sugiere que *C. brevicauda* posee pequeñas áreas de forrajeo, ya que como frugívoro generalista de tamaño intermedio tiene la capacidad de explotar una variedad de recursos y por consiguiente no necesita desplazarse grandes distancias en busca de alimento, al igual que *C. perspicillata*.

### 7.3 Estructura del hábitat vs Comunidad de pequeños mamíferos

Un problema metodológico surgió al correlacionar las variables de la vegetación con la abundancia total de las especies e incluso con la especie más abundante de cada hábitat, debido al reducido tamaño de la muestra, lo que impidió que se observaran claramente las preferencias de uso de hábitat entre los diferentes hábitats.

Observamos que solo tres de las cuatro variables de la vegetación analizadas en este estudio estuvieron correlacionadas con la abundancia de roedores (Cobertura del dosel y profundidad de la hojarasca) y la riqueza de murciélagos (Cobertura y altura del dosel). Por las características de las variables, es aventurado decir si hay o no cambios a nivel de microhábitat, por lo que nos enfocaremos a nivel de macrohábitat. A este nivel, si se observaron claras preferencias en el uso de hábitat por parte de roedores y murciélagos, como se ha reportado en otros trabajos (Amín, 1996; Chávez, 1993; Manson et al., 1999).

Las variables de la vegetación evaluadas en este estudio no predicen la presencia y/o abundancia de *Didelphis marsupialis* y *D. virginiana*. Debido posiblemente a su amplia plasticidad

ecológica lo que les permite adaptarse con relativa facilidad a cualquier ambiente, aún los que presentan algún grado de perturbación humana (e.g. *D. virginiana*). Sin embargo, se puede apreciar una segregación a nivel espacial entre ambas especies: *Didelphis marsupialis* es más abundante que *D. virginiana* en ambientes con alta complejidad y viceversa para *D. virginiana*, como lo han sugerido Medellín y Equihua (1998).

En roedores, la abundancia y la probabilidad de captura de *Sigmodon hispidus* aumenta en sitios con baja cobertura arbórea y profundidad de la hojarasca, en general son ambientes con baja complejidad como los claros, pastizales y matorrales, lo cual concuerda con lo reportado en la literatura (Cameron y Spencer, 1981). En cambio, para *Heteromys desmarestianus* la cobertura del dosel tiene un efecto positivo sobre la abundancia y efecto de captura de esta especie, lo cual coincide con lo expuesto en estudios previos, donde sugieren que esta especie prefiere áreas con una alta complejidad, dominadas por árboles, como lo son los bosques maduros (Medellín y Equihua, 1998; Sánchez-Cordero, 1993).

En murciélagos, se incrementa la riqueza de filostómicos con forme aumenta la cobertura y altura del dosel, por lo que el Bosque Tropical Perennifolio fue el hábitat más rico. Ambientes multiestratificados proporcionan una mayor disponibilidad de nichos y de recursos alimentarios a un mayor número de murciélagos (Amín, 1996; Tamsitt, 1967). Uno de los grupos que posee hábitos alimentarios más especializados es la Subfamilia Phyllostominae (Findley, 1993), y se ha observado que los insectívoros del sustrato (e.g. *Tonatia* spp. y *Micronycteris* spp.) y los carnívoros (e.g. *Chrotopterus auritus* y *Trachops cirrhosus*) parecen ser afectados fuertemente por el aislamiento y la fragmentación. Probablemente las pequeñas áreas de forrajeo, ámbito hogareño, estrategias de forrajeo y sus necesidades específicas de refugio hacen que estas especies sean vulnerables a la fragmentación (Kalko, 1998).

Nuestras observaciones confirman la hipótesis de que la presencia o la abundancia de algunas especies de roedores (*Sigmodon hispidus*) y murciélagos (Subfamilia Phyllostominae) están asociadas con algunas variables de la vegetación (e.g. cobertura y altura del dosel). Esto apoya el papel que tienen estas especies como indicadores biológicos de perturbación del hábitat.

# 8

## Conclusiones

- La riqueza y diversidad de roedores y murciélagos disminuye conforme se incrementa los niveles de perturbación del hábitat, mientras los didélfidos no presentan ésta tendencia.
- Se observa un efecto negativo en la densidad de pequeños mamíferos debido a cambios en los patrones de precipitación ocasionados por el Fenómeno de El Niño 1997-1998.
- La biomasa de roedores es mayor en ambientes perturbados que en conservados, mientras que los didélfidos presentan el patrón inverso. En murciélagos la biomasa es igual en ambos ambientes.
- La distribución de los organismos no es del todo explicada por las variable estructurales de la vegetación, debido en parte al bajo tamaño de muestra. Sin embargo, a nivel macro podemos inferimos que existen diferencias importantes en como los organismos usan su hábitats.
- *Sigmodon hispidus* prefiere sitios con baja cobertura del dosel y de hojarasca, ambientes estructuralmente simples. Mientras que los murciélagos filostómicos están asociados a sitios con una mayor cobertura y altura del dosel, ambientes estructuralmente complejos.

- Los murciélagos filostóminos (Subfamilia Phyllostominae) al igual que *Sigmodon hispidus* son buenos indicadores de perturbación.
- Se necesitan hacer estudios a largo plazo para evaluar el efecto que tiene la estructura del hábitat y los patrones de precipitación sobre la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos.

# 9

## Literatura citada

- Adler, G. H., J. J. Arboledo y B. L. Travi. 1997. Diversity and abundance of small mammals in degraded tropical dry forest of northern Colombia. *Mammalia*, 61:361-370.
- Adler, G. H., S. A. Mangan y V. Suntsov. 1999. Richness, abundance, and habitat relations of rodents in the Lang Bian mountain of Southern Viet Nam. *Journal of Mammalogy*, 80:891-898.
- Alcorn, J. B. 1993. Indigenous peoples and conservation. *Conservation Biology*, 7:424-426.
- Amín, M. 1996. Ecología de comunidades de murciélagos en bosque tropical y hábitats modificados en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 83 pp.
- y R. A. Medellín. 1993. Un nuevo método para marcar murciélagos. Segundo Congreso Nacional de Mastozoología, Guadalajara, Jalisco, México.
- y R. A. Medellín. en prensa. Bats as indicators of habitat disturbance. *in* Single species approaches to conservation: what works, what doesn't and why? Island Press.
- Anderson, B. W. y R. D. Ohmart. 1986. Vegetation. Pp. 639-660, *in* Inventory and Monitoring of Wildlife habitat (A. Y. Cooperrider, R. J. Boyd y H. R. Stuard, eds.). U. S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, Service Center, Denver, Colorado, E.U.A. 858 pp.
- Anderson, S. D. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Tesis de Doctorado. University of Southern California, Los Angeles. 324 pp.
- Anthony, R. G., L. J. Niles y J. D. Spring. 1981. Small-mammal associations in forested and old-field habitats- a quantitative comparison. *Ecology*, 62:955-963.
- Atramentowicz, M. 1986. Dynamique de population chez trois marsupiaux didelphidés de Guayana. *Biotropica*, 18:136-149.

- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64:1495-1513.
- 1984. Population ecology of small mammals in the llanos of Venezuela. Pp. 71-104, in *Contributions in Mammalogy in honor of Robert L. Packard* (R. E. Martin y B. R. Chapman, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 22:1-234.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2ª edición. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, United Kingdom.
- Bierregaard, R. O. y P. C. Stouffer. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaic in Amazonian Rainforests. Pp. 138-155, in *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities* (W. F. Laurance y R. O. Bierregaard, eds.). The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24:359-408.
- Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockle, J. Cosson y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, 74:1974-1982.
- Brown, J. H. y E. J. Heske. 1990. Temporal changes in a Chihuahua Desert rodent community. *Oikos*, 59:290-302.
- Brown, J. H. y G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54:788-797.
- Cameron, G. N. y S. R. Spencer. 1981. *Sigmodon hispidus*. *Mammalian Species*, 158:1-9.
- , W. B. Kincaid y B. A. Carnes. 1979. Experimental species removal temporal activity patterns of *Sigmodon hispidus* and *Reithrodontomys fulvescens*. *Journal of Mammalogy*, 60:195-197.
- Castro-Arellano, I., H. Zarza y R. A. Medellín. 2000. *Philander opossum*. *Mammalian Species*, 638:1-8.
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forests in western Mexico. Tesis de Doctorado. University of Arizona, Tucson, EUA. 158 pp.
- y C. Galindo. 1984. Mamíferos silvestres de la Cuenca de México. Limusa, México. 249 pp.
- Cervantes-Reza, F. A. 1987. Population and community responses of grassland small mammals to variation of vegetative cover in Central Mexico. Tesis de Doctorado. University of Kansas, Kansas, Lawrence, EUA. 90 pp.
- Charles-Dominique, P. M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, A. Hladik, C. M. Hladik y M. F. Prevost. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: interrelations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 35:341-435.

- Chávez, J. C. 1993. Dinámica poblacional y uso de hábitat por roedores en un matorral de palo loco (*Senecio praecox*). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 63 pp.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". Universidad Nacional Autónoma de México, México. 151 pp.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1302-1310.
- Colwell, R. K. 1999. Estimates 5. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Web site: [viceroy.eeb.uconn.edu/estimates](http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates)
- Crawley, M. J. 1993. GLIM for Ecologist. Blackwell Scientific Publication. Oxford. 379 pp.
- De la Maza, J. y R. De la Maza. 1991. Esbozo de una región. Pp. 21-35, in Lacandonia "El Último Refugio" (Agrupación Sierra Madre, S. C./Universidad Nacional Autónoma de México), México. 153 pp.
- Delany, M. J. 1981. Ecología de pequeños mamíferos. Omega, España. 65 pp.
- De Vos, J. 1988. Viajes al Desierto de la Soledad. Cuando la Selva Lacandona aún era selva. Secretaría de Educación Pública/Frontera. México. 323 pp.
- Diamond, J. y J. H. Case (eds.). 1986. Community ecology. Harper y Row, New York, New York.
- Diario Oficial de la Nación. 1978. Decreto por el cual se declara de interés público el establecimiento de la zona de protección forestal de la cuenca del río Tuliá, así como la Reserva de la Biosfera Montes Azules. 12 de enero, México. Tomo CCCXLVI, No 9.
- Dichtl, S. 1988. Caer una estrella. Desarrollo y destrucción de la Selva Lacandona. Secretaría de Educación Pública/Frontera, México. 118 pp.
- Dirzo, R. 1991. La vegetación, exuberancia milenaria. Pp. 52-73, in Lacandonia "El Último Refugio" (Agrupación Sierra Madre, S. C./Universidad Nacional Autónoma de México). México. 153 pp.
- Dueser, R. D. y J. H. Porter. 1986. Habitat use by insular small mammals: relative effects of competition and habitat structure. *Ecology*, 67:195-201.
- Ehrlich, P. R. y A. H. Ehrlich. 1989. Extinción, vol. I. Salvat Editores, S.A. Mallorca, Barcelona. 182 pp.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Meritt, S. Montiel y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 107/108:245-257.
- Fenton, M. B., I. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriam, M. K. Obrist, D. M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24:440-446.



- y T. H. Kunz. 1979. Movements and Behavior. Pp. 351-364, *in* *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae Part II* (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Special Publications, Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas, 13:1-364 pp.
- Findley, J. G. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. 167 pp.
- Flehart, E. D., J. R. Choate y M. A. Mares. 1972. Fluctuations in population density of the hispid cotton rat: factors influencing a "crash". *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 71:132-138.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forests. *Journal of Mammalogy*, 51:473-490.
- , 1972. Aspects of the populations dynamics of three species of opossum in the Panama canal zone. *Journal of Mammalogy*, 53:619-623.
- , 1974. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology*, 55:493-510.
- , 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp. 269-298, *in* *Small mammals: their productivity and population dynamics* (F. B. Golley, K. Petruszewicz y L. Ryszkowski, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 451 pp.
- , 1988. *The Short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. The University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- , E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53:555-569.
- Flores Vilella, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México. 439 pp.
- Fonseca, G. A. B. y M. C. M. Kierulff. 1989. *Biology of Natural History of Brazilian Atlantic Forest Small Mammals*. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:99-152.
- Foster, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 *in* *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal rhythms and Long-term changes* (E. G. Leigh, A. S. Rand y D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 468 pp.
- Galindo-González, J. 1998. *Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical*. *Acta Zoológica Mexicana*, 73:57-74.
- , 1999. *Los murciélagos frugívoros en la regeneración de la vegetación del paisaje pastizal-selva de Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México. 155 pp.

- Galindo-Leal, C. y C. J. Krebs. 1997. Habitat structure and demographic variability of a habitat specialist: the rock mouse (*Peromyscus difficilis*). *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:72-89.
- Gaona, O. 1997. Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros en al Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 59 pp.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 2ª edición, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 pp.
- García, G. J. G. y H. J. Lugo. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación de la Selva Lacandona. Pp. 39-49, *in* La Reserva de la Biosfera de Montes Azules (M. Ramos y M. A. Vázquez, eds.). Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales A. C., Chiapas, México. Publicaciones Especiales, ECOSFERA. 436 pp.
- Gardner, A. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, *in* Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae Part II (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 13:1-364.
- Garrot, R. A., P. J. White y C. A. Vanderbilt White. 1993. Overabundance: An issue for conservation biologist?. *Conservation Biology*, 7:946-949.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard Jr., J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. I. 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.
- Gentry, A. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15:1-84.
- 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. Pp. 153-181, *in* Conservation Biology: the science of scarcity and diversity (M. E. Soulé, ed.). Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts. 584 pp.
- Glanz, W. E. 1990. Neotropical mammal densities: how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama? Pp. 287-313, *in* Four Neotropical rainforest (A. H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut. 627 pp.
- Gómez-Pompa, A., R. Dirzo, A. Kaus, C. R. Noguérón-Chang y M de J. Ordoñez. 1994. Las áreas naturales protegidas de México de la Secretaría de Desarrollo Social. SEDESOL, México. 331 pp.
- González-García, F. 1993. Avifauna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 55:1-86.
- Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra y M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration in rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio*, 197/108:339-349.

- Hastenrath, W. 1997. Annual cycle of upper air circulation and convective activity over the tropical Americas. *Journal of Geophysical Research*, 102:4267-4274.
- Herrera-MacBryde, O. y R. A. Medellín. 1997. Lacandon rain forest region. Pp. 125-127, in *Centers of Plant Diversity*, Vol. 3, The Americas (S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos y A. C. Hamilton, eds.). World Wildlife Fund, IUCN, The World Conservation Union, U. S. National Museum of Natural History, the European Commission, and the U. K. Overseas Development Administration. Information Press, Oxford, Inglaterra. 525 pp.
- Holmgren, M., M. Scheffer, E. Ezcurra, J. R. Gutiérrez y G. M. J. Moren. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:89-94.
- Hunsaker, D. II. 1977. Ecology of New World Marsupials. Pp. 95-156, in *The Biology of marsupials* (D. Hunsaker II, ed.). Academic Press, New York, New York. 537 pp.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93:145-159.
- INEGI. 1990. Resultados preliminares del XI Censo General de Población y Vivienda, 1990. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México. 285 pp.
- IPCC. 1996. *Climate Change 1995: Impacts, adaptations and mitigation of Climate Change, Scientific Technical Analyses*. Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Isabirye-Basuta, G. y J. M. Kasenene. 1987. Small rodent populations in selectively felled and matured tracts of Kibale Forest, Uganda. *Biotropica*, 19:260-266.
- Jaksic, F. M. y I. Lazo. 1999. Response of a bird assemblage in semiarid Chile to the 1997-1998 El Niño. *Wilson Bulletin*, 111:527-535.
- , S. I. Silva, P. L. Meserve y J. R. Gutiérrez. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos*, 78:341-354.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21:620-637.
- Jiménez, J. E., P. Feinsinger y F. M. Jaksic. 1992. Spatiotemporal patterns of an irruption and decline of small mammals in north central Chile. *Journal of Mammalogy*, 73:356-364.
- Johns, A. D. 1992. Vertebrate responses to selective logging: implications for the design of logging systems. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 335:437-442.
- Jones, C., W., J. McShea, M. J. Conroy y T. H. Kunz. 1996. Capturing mammals. Pp. 115-155, in *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals* (D. Wilson, J. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 409 pp.

- Julien-Laferrrière, D. 1991. Organisation du peuplement de marsupiaux en Guyane Française. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)*, 46:125-144.
- Kalko, E. K. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101:281-297.
- Kaufman, D. W. y G. A. Kaufman. 1989. Population biology. Pp. 233-270, *in* *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)* (G. L. Kirkland y J. N. Layneeds, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, E.U.A.
- Krebs, C. J. 1996. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy*, 77:8-24.
- , 1985. *Ecología: estudio de la distribución y abundancia*. 2ª edición. Harla, México, D. F. 753 pp.
- , 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, New York. 654 pp.
- Kunz, T. H. 1982. *Ecology of bats*. Plenum Press, New York, New York. 425 pp.
- y A. Kurta. 1988. Capture Methods and Holding Devices. Pp. 1-29, *in* *Ecological and behavior methods for study of bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 170 pp.
- Lacher, T. E., M. A. Mares y C. J. R. Alho. 1989. The structure of a small mammal community in a central brazilian savanna. Pp. 137-162, *in* *Advances in Neotropical Mammalogy* (K. H. Redford y J. F. Eisenberg, eds.). The Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. 614 pp.
- Lambert, T. D. y G. H. Adler. 2000. Microhabitat use by a tropical forest rodent, *Phoechimys semispinosus*, in Central Panama. *Journal of Mammalogy*, 81:70-76.
- Laurance, W. F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammals communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*, 57:205-219.
- , 1999a. Gaia's lungs: are the rainforest inhaling earth's excess carbon dioxide? *Natural History*, 108:96.
- , 1999b. Reflections on the Tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91:109-117.
- y R. O. Bierregaard. 1997. Preface: a crisis in the making. Pp. XI-XV, *in* *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities* (W. F. Laurance y R. O. Bierregaard, eds.). The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- Law, B. S. y C. R. Dickman. 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrates fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation*, 7:323-333.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holts, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava y A. D. Watt. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391:72-76.

- Lazcano-Barrero, M. A. y R. C. Vogt. 1992. Peces de la Selva Lacandona, un recurso potencial. Pp. 135-144, *in* Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación (M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos, eds.). Publicaciones Especiales ECOSFERA. 436 pp.
- , E. Góngora-Arones y R. C. Vogt. 1992. Anfibios y reptiles de la Selva Lacandona. Pp. 145-171, *in* Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación (M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos, eds.). Publicaciones Especiales ECOSFERA. 436 pp.
- Lewellen, R. y S. Vessey. 1998. Modeling biotic and abiotic influences on population size in small mammals. *Oecologia*, 113:210-218.
- Lewin, R. 1986. A mass extinction without asteroids. *Science*, 234:14-15.
- Lima, M. y F. M. Jaksic. 1999. El Niño events, precipitation pattern and rodent outbreak are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography*, 22:213-218.
- Lima, M., J. E. Keymer y F. M. Jaksic. 1999. El Niño-Southern Oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics. *The American Naturalist*, 153:476-491.
- Lobato, R. 1979. La colonización tzeltal en la selva Lacandona. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Antropología e Historia, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D. F.
- Lomnicki, A. 1980. Regulation of population diversity due to individual differences and patchy environments. *Oikos*, 35:185-193.
- López, C. 1998. Composición, diversidad y estructura de una comunidad de murciélagos de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. 92 pp.
- , R. A. Medellín y G. Yañez. 1998. *Vamphyrum spectrum* en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 3:135-136.
- López-Vidal, R. y R. Martínez-Coronel. 1995. El murciélago blanco (*Didelurus albus*) en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1:75-76.
- Lynam, A. J. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in Monsoon Evergreen forest fragments in Thailand. Pp. 222-240, *in* Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities (W. F. Laurance y R. O. Bierregaard, eds.). The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- Maass, J. M. y F. García-Oliva. 1990. La conservación de los suelos en zonas tropicales: el caso de México. *Ciencia y Desarrollo*, 90:21-36.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42:594-598.

- , H. Recher y M. Cody. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *The American Naturalist*, 100:319-332.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 179 pp.
- Malcolm, J. R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus. Pp. 339-357, in *Four Neotropical rainforest* (A. H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut. 627 pp.
- , 1991. *The small mammals of Amazonian forest fragments: Pattern and process*. Tesis de Doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida.
- , 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian Forest fragments. Pp. 207-221, in *Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities* (W. F. Laurance y R. O. Bierregaard, eds.). The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- Manson, R. H., R. S. Ostfeld y C. D. Canham. 1999. Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges. *Landscape Ecology*, 14:355-367.
- Manzanos, R. 2000. Emergencia en la Selva Lacandona. *Proceso*, 14 de mayo, 1228:42-44.
- Mares, M. A. y K. A. Ernest. 1995. Population and community ecology of small mammals in a Gallery Forest of Central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 76:750-768.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54:179-224.
- Martínez, E. y C. H. Ramos. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): Una nueva familia de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76:128-135.
- , C. H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54:99-177.
- Masera, O. R., M. J. Ordóñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forest: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change*, 35:265-295.
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52:352-358.
- McPhaden, M. J. 1999. The child prodigy of 1997-1998. *Nature*, 398:559-562.
- Meave del Castillo, J. 1983. Estructura y composición de la selva alta perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 140 pp.
- Medellín, R. A. 1991. The Selva Lacandona: An Overview. *Tropical Conservation and Development Program. TCD Newsletter*, 24:1-5.

- , 1992. Community ecology and conservation of mammals in a Mayan tropical rainforest and abandoned agricultural fields. Tesis de Doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida. 333 pp.
- , 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, *in* Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. 464 pp.
- , 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8: 780-799.
- , 1996. La Selva Lacandona. *Arqueología Mexicana* noviembre-diciembre, 4:64-69.
- , H. T. Arta y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo. Publicaciones Especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. 83 pp.
- 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.
- , M. Equihua. y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- y K. H. Redford. 1992. The role of mammals in neotropical forest-savanna boundaries. Pp. 519-548, *in* Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries (P.A. Furley, J. Procyor y J.A. Ratter, eds.). Chapman & Hall, Londres.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1997. Principles of conservation biology. 2ª edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, E.U.A. 729 pp.
- Mellink, E. 1985. Agricultural disturbance and rodents: three farming systems in the Sonora Desert. *Journal of Arid Environments*, 8:207-222.
- , 1995. Uso del hábitat, dinámica poblacional y estacionalidad reproductiva de roedores en el Altiplano Potosino, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1:1-8.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation*, 8:1621-1641.
- Mendoza, M. 1997. Efecto de la adición de alimento en la dinámica de poblaciones y estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 100 pp.
- Meserve, P. L., J. A. Yunker, J. R. Gutiérrez, L. C. Contreras, W. B. Milstead, B. K. Lang, K. L. Cramer, S. Herrera, V. O. Lagos, S. I. Silva, E. L. Tabilo, M. A. Torrealba y F. M. Jaksic. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in

- northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*, 76:580-595.
- Morón, M. A. 1992. Estado actual del conocimiento sobre los insectos de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Pp. 119-135, *in* Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación (M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos, eds.). Publicaciones Especiales ECOSFERA. 436 pp.
- Morrison, D. W. 1978. Lunar phobia in a tropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Animal Behavior*, 26:852-855.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot y R. W. Mannan (eds.). 1998. Wildlife-habitat relationships, concepts and applications. 2ª edición. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin. 435 pp.
- Mülleried, F. K. G. 1957. Geología de Chiapas. México. Ediciones del Gobierno del Estado. 180 pp.
- Myers, N. 1984. The primary source: Tropical forest and our future. W. W. Norton, New York.
- 1988a. Tropical deforestation and climate change. *Environmental Conservation*, 15:293-298.
- 1988b. Tropical forest: much more than stocks of wood. *Journal of Tropical Ecology*, 4:209-221.
- 1990. The biodiversity challenge: expanded hot-spot analysis. *The Environmentalist*, 10:243-256.
- NAG. 1986. The Generalized Linear Interactive Modeling System Release Manual. Numerical Algorithms Group. Oxford.
- Nicholson, J. D. y K. H. Pollock. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 64:253-260.
- Noss, R. F. y B. Csuti. 1997. Habitat fragmentation. Pp. 269-304, *in* Principles of conservation biology (G. K. Meffe y C. R. Carroll, eds.). 2ª edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. E.U.A. 729 pp.
- Nowak, R. 1999. Walker's mammals of the world, 6ª edición. Vol. I y II. The John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. 1936 pp.
- Ochoa, J. 2000. Efectos de la extracción de madera sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guyana Venezolana. *Biotropica*, 32:146-164.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of Neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*, 70:532-548.
- Orellana, L. R. A. A. 1978. Relaciones Clima-Vegetación en la Región Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 138 pp.
- Padgett, T. 1998. Murderous Mitch. *Time Magazine*, 16 de noviembre, 152:66-67.



- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2ª edición. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México. 521 pp.
- Pérez Gil, R. 1991. Lacandonia comprometida y amenazada. Pp. 126-137, in Lacandonia "El Último Refugio" (Agrupación Sierra Madre, S. C./Universidad Nacional Autónoma de México). México. 153 pp.
- Petersen, M. K. 1973. Interactions between the cotton rats, *Sigmodon fulviventris* and *S. hispidus*. The American Midland Naturalist, 90:319-333.
- Phillips, O. L., Y. Malhi, N. Higuchi, W. F. Laurance, P. Núñez, R. Vázquez, S. Laurance, L. Ferreira, M. Stern, S. Brown y J. Grace. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. Science, 282:439-442.
- Pons, N. 1997. La Conquista del Lacandón. Universidad Nacional Autónoma de México. Biblioteca del estudiante Universitario 122, México. 178 pp.
- Quigley, H. B. y P. G. Crawshaw. 1992. A conservation plan for the jaguar *Panthera onca* in the Pantanal region in Brazil. Biological Conservation, 61:149-157.
- Quintero, G. y V. Sánchez-Cordero. 1989. Estudio del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta perennifolia. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología, 60:223-240.
- Ramírez-Pulido, J., M. A. Armella y A. Castro-Campillo. 1993. Reproductive patterns of three Neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. The Southwestern Naturalist, 38:24-29.
- , J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F. A. Cervantes. 1996. Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México. Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University, 158:1-62.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York, E.U.A. 334 pp.
- Ricklefs, R. E. y G. L. Miller. 1999. Ecology. 4a edición. W. H. Freeman y Company, E.U.A.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. The American Naturalist, 128:665-680.
- Rosenzweig, M. L. y J. Winakur. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitat and environmental complexity. Ecology, 50:558-572.
- Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. Overview: The role of species interactions. Pp. 333-343, in Community ecology (J. Diamond y J. H. Case, eds.). Harper y Row, New York, New York.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México. 432 pp.

- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en la selva húmeda en Veracruz, México. Pp. 301-316, *in* Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales Vol. I, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. 464 pp.
- Sánchez-Cordero, V. y T. H. Fleming. 1993. Ecology of Tropical Heteromyids. Pp. 596-617, *in* Biology of the Heteromyidae (H. H. Genoways y J. H. Brown, eds.). Special Publication No. 10, American Society of Mammalogist, E.U.A. 719 pp.
- Sánchez, O. y López G. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana*, 75:119-145.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy y D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the Phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical Forest and in forest fragments of a Slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32:174-184.
- SEMARNAP-CONABIO. 1995. Reserva de la Biosfera Montes Azules. Pp. 66-70, *in* Reserva de la Biosfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México. SEMARNAP-CONABIO (Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), México, D. F.
- Soberón, M. J. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7:480-488.
- Stallings, J. R. 1988. Small mammal communities in a eastern Brazilian park. Tesis de Doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida. 194 pp.
- Stenseth, N. C. 1980. Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos*, 35:165-184.
- Supple, C. 1999. El Niño/La Niña. *National Geographic*, marzo, 195:72-95.
- Tamsitt, J. R. 1967. Niche and species diversity in neotropical bats. *Nature*, 13:784-786.
- Thompson, S. D. 1982. Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodent. *Ecology*, 63:1303-1312.
- Toledo, V. M. 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación tropical cálida y húmeda de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 72 pp.
- Utrera, A., G. Duno, B. A. Ellis, R. A. Salas, N. Manzione, C. F. Fulhorst, R. B. Tesh y J. N. Mills. 2000. Small mammals in agricultural areas of the western Llanos of Venezuela: Community structure, habitat associations, and relative densities. *Journal of Mammalogy*, 81:536-548.
- Vaughan, T. A. 1988. Mamíferos. 3ª edición. Interamericana, México, D.F. 587 pp.

- Vázquez, L. B., R. A. Medellín y G. N. Cameron. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 81:77-85.
- Vera-Rivera, J. H. 1990. Situación Actual del conocimiento faunístico de la Reserva de la Biosfera Montes Azules: una reflexión sobre la problemática de su investigación. Pp. 259-266, *in* Áreas naturales protegidas en México y especies en extinción (J. L. Camarillo y F. Rivera, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México Campus Iztacala, México. 374 pp.
- Voss, R. S. y L. H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforest: A preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 230:1-115.
- Vovides, A. P. y A. Gómez-Pompa. 1977. The problems of threatened and endangered Plant Species of Mexico. Pp. 77-88, *in* Extinction is forever, proceed. (G. T. Prance y T. S. Elias, eds.). New York Botanical Garden. New York, E.U.A.
- Warburton, N. H. 1997. Structure and conservation of forest avifauna in isolated rainforest remnants in Tropical Australia. Pp. 190-206, *in* Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities (W. F. Laurance y R. O. Bierregaard, eds.). The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- White, G. C., D. R. Anderson, K. P. Buraham y D. L. Otis. 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closes populations. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, New Mexico.
- Williams, S. E. y H. Marsh. 1998. Changes in small mammal assemblage structure across a rain forest/open forest ecotone. *Journal of Tropical Ecology*, 14:187-198.
- Willig, M. R. 1986. Bat community in South America: a tenacious chimera. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59:151-168.
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-378, *in* Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae Part III (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Special Publications, Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas, 16:1-441 pp.
- Wilson, D. E. y D. A. M. Reeder (eds.). 1993. Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference. 2ª edición. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1206 pp.
- Wilson, D. E., R. Baker, S. Solari y J. J. Rodríguez. 1997. Bats: Biodiversity assessment in the Lower Urubamba Region. Pp. 293-301, *in* Biodiversity Assessment and Monitoring of the Lower Urubamba Region, Peru: San Martín-3 and Cashiriari-2 Well Sites (F. Dallmeier y A. Alonso, eds.). SI/MAB Series # 1. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, D. C. 368 pp.
- Wolfe, J. L. y C. T. Summerlin. 1989. The influence of lunar light on nocturnal activity of the old-field mouse. *Animal Behavior*, 37:410-414.

- Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderón y S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80:1632-1647.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2ª edición. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.
- Zarza, H. y S. Pérez. 2000. The mammal fauna of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala, with an emphasis on small mammals. Pp. 67-74, in *A Biological Assessment of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala* (B. T. Bestelmeyer y L. E. Alonso, eds.). RAP Bulletin of Biological Assessment 16, Conservation International, Washington, D.C.
- Zeng, Z. y J. H. Brown. 1987. A method for distinguishing dispersal from death in mark-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 68:656-665.

## Apéndice 1

Lista de especies de mamíferos reportados en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. Secuencia taxonómica: Orden, familia y subfamilias están arregladas siguiendo a Wilson y Reeder (1993). Los géneros y especies están ordenados alfabéticamente. Nomenclatura utilizada según Wilson y Reeder (1993) y Ramírez-Pulido et al. (1996).

### DIDELPHIMORPHIA [7 spp.]

- Marmosidae
  - Marmosa mexicana*
- Caluromyidae
  - Caluromys derbianus*
- Didelphidae
  - Chironectes minimus*
  - Didelphis marsupialis*
  - Didelphis virginiana*
  - Metachirus nudicaudatus*
  - Philander opossum*

### XENARTHRA [4 spp.]

- Dasypodidae
  - Cabassous centralis*
  - ✦ *Dasyops novemcinctus*
- Myrmecophagidae
  - Cyclopes didactylus*
  - ✦ *Tamandua mexicana*

### CHIROPTERA [69 spp.]

- Emballonuridae
  - Baiantiopteryx io*
  - Baiantiopteryx plicata*
  - Diididius albus*
  - Peropteryx kappleri*
  - Peropteryx macrotis*
  - Rhynchonycteris naso*
  - Saccopteryx bilineata*
- Noctilionidae
  - Noctilio albiventris*
  - Noctilio leporinus*
- Mormoopidae
  - Mormoops megalophylla*
  - Pteronotus davyi*
  - Pteronotus gymnotus*
  - Pteronotus parnellii*
- Phyllostomidae
  - Phyllostominae
    - Chrotopteris auritus*
    - Lanorbina aurita*
    - Macrophyllum macrophyllum*

- Macrotus waterhousii*
- Micronycteris brachyotis*
- Micronycteris megalotis*
- Micronycteris schmidtorum*
- Mimon bennettii*
- Mimon crenulatum*
- Phyllostomus discolor*
- Phyllostomus stenops*
- Tonatia brasiliensis*
- Tonatia evotis*
- Tonatia saurophila*
- Trachops cirrhosus*
- Vampyrum spectrum*
- Glossopaginae
  - Choeroniscus godmani*
  - Glossophaga commissarisi*
  - Glossophaga soricina*
  - Hylonycteris underwoodi*
  - Lichonycteris obscura*
- Carollinae
  - Carollia brevicauda*
  - Carollia perspicillata*
- Stenodermatinae
  - Artibeus jamaicensis*
  - Artibeus lituratus*
  - Centurio senex*
  - Chiroderma salvini*
  - Chiroderma villosum*
  - Dermanura azteca*
  - Dermanura phaeotis*
  - Dermanura watsoni*
  - Enchisthenes hartii*
  - Platyrrhinus helleri*
  - Sturnira lilium*
  - Sturnira ludovici*
  - Uroderma bilobatum*
  - Vampyressa pusilla*
  - Vampyrodes caraccioli*
- Desmodontinae
  - Desmodus rotundus*
  - Diacemus youngi*
  - Diphylla caudata*

- Natalidae  
*Natalus stramineus*
- Thyroptera  
*Thyroptera tricolor*
- Vespertilionidae  
*Banerus dubiaquercus*  
*Eptesicus fuscus*  
*Lasinurus borealis*  
*Lasinurus ega*  
*Myotis albescens*  
*Myotis elegans*  
*Myotis fortidens*  
*Myotis keaysi*  
*Pipistrellus subflavus*
- Molossidae  
*Eumops hansae*  
*Molossops greenhalli*  
*Molossus molossus*  
*Molossus rufus*
- PRIMATES [2 spp.]  
 Cebidae  
 • *Alouatta pigra*  
 • *Ateles geoffroyi*
- CARNIVORA [12 spp.]  
 Canidae  
*Urocyon cinereoargenteus*
- Felidae  
*Herpailurus yagouaroundi*  
*Leopardus pardalis*  
*Leopardus wiedii*  
*Puma concolor*  
*Panthera onca*
- Mustelidae  
*Lontra longicaudis*  
 • *Conepatus semistriatus*  
 • *Eira barbara*
- Procyonidae  
*Potos flavus*  
 • *Nasua narica*  
 • *Procyon lotor*
- PERISSODACTYLA [1 sp.]  
 Tapiridae  
*Tapirus bairdi*
- ARTIODACTYLA [4 spp.]  
 Tayassuidae  
*Pecari tajacu*  
*Tayassu pecari*
- Cervidae  
*Mazama americana*  
*Odocoileus virginianus*
- RODENTIA [17 spp.]  
 Sciuridae  
*Sciurus aureogaster*  
 • *Sciurus deppei*  
 • *Sciurus yucatanensis*
- Geomysidae  
 • *Orthogeomys hispidus*
- Heteromyidae  
 P → *Heteromys desmarestianus*
- Muridae  
*Nyctomys sumichrasti*  
*Oligoryzomys fulvescens*  
*Oryzomys alfari*  
 • *Oryzomys couesi*  
 • *Oryzomys melanotis*  
*Ototylomys phyllotis*  
*Peromyscus mexicanus*  
 • *Sigmodon hispidus*  
*Tylomys nudicaudus*
- Erethizontidae  
*Coendou mexicanus*
- Agoutidae  
*Agouti paca*
- Dasyproctidae  
*Dasyprocta punctata*
- LAGOMORPHA [1 sp.]  
 Leporidae  
*Syrrhaptes brasiliensis*

## Apéndice 2

Dominancia y abundancia de 27 especies de murciélagos de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Se indica la abundancia relativa y el número de individuos por metro de red por hora (MxH) por especie.

No.	ESPECIES	ABUNDANCIA RELATIVA	#ANIMALES/MxH
1	<i>Artibeus lituratus</i>	70	0.001085
2	<i>Carollia brevicauda</i>	52	0.000806
3	<i>Glossophaga commissarisi</i>	49	0.000760
4	<i>Sturnira lilium</i>	44	0.000682
5	<i>Artibeus jamaicensis</i>	42	0.000651
6	<i>Glossophaga soricina</i>	21	0.000326
7	<i>Uroderma bilobatum</i>	7	0.000109
8	<i>Dermanura watsoni</i>	7	0.000109
9	<i>Carollia perspicillata</i>	6	0.000093
10	<i>Dermanura phaeotis</i>	6	0.000093
11	<i>Platyrrhinus helleri</i>	6	0.000093
12	<i>Pteronotus parnellii</i>	5	0.000078
13	<i>Centurio senex</i>	4	0.000062
14	<i>Chrotopterus auritus</i>	2	0.000031
15	<i>Dermanura tolteca</i>	2	0.000031
16	<i>Mimon bennettii</i>	2	0.000031
17	<i>Tonatia evotis</i>	2	0.000031
18	<i>Vampyressa pusilla</i>	2	0.000031
19	<i>Bauerus dubiaquercus</i>	1	0.000016
20	<i>Choeroniscus godmani</i>	1	0.000016
21	<i>Micronycteris brachyotis</i>	1	0.000016
22	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	1	0.000016
23	<i>Pteronotus davyi</i>	1	0.000016
24	<i>Pteronotus gymnotus</i>	1	0.000016
25	<i>Tonatia brasiliense</i>	1	0.000016
26	<i>Trachops cirrhosus</i>	1	0.000016
27	<i>Tonatia saurophila</i>	1	0.000016

### Apéndice 3

Lista de especies de plantas vasculares registradas durante los censos de vegetación de este estudio, en la región de Chajul, Selva Lacaudona, Chiapas. Secuencia taxonómica y nomenclatura utilizada según Martínez et al. (1994). Los géneros y especies están arreglados alfabéticamente.

#### DICOTILEDONEAS

##### ACANTHACEAE [5 spp.]

*Aphelandra deppeana*  
*Odontonema albiflorum*  
*Pseuderanthemum praecox*  
*Saurauia yasicae*  
*Saurauia* sp.

##### AMARANTHACEAE [1 sp.]

*Chamissoa altissima*

##### ANACARDIACEAE [3 spp.]

*Astronium graveolens*  
*Spondias mombin*  
*Spondias radlkofen*

##### ANNONACEAE [3 spp.]

*Cymbopetalum mayarum*  
*Rollinia jimenezii*  
*Xylopia frutescens*

##### APOCYNACEAE [5 spp.]

*Forsteronia viridescens*  
*Prestonia guatemalensis*  
*Stemmadenia donnell-smithii*  
*Tabernaemontana alba*  
*Thevetia ahouai*

##### AQUIFOLIACEAE [1 sp.]

*Ilex caudata*

##### ARALIACEAE [1 sp.]

*Dendropanax schippii*

##### ARISTOLOCHIACEAE [1 sp.]

*Aristolochia grandiflora*

##### ASTERACEAE [1 sp.]

*Eupatorium* sp.

##### BEGONIACEAE [1 sp.]

*Begonia glabra*

##### BIGNONIACEAE [13 spp.]

*Amphitecna latifolia*  
*Arrabidaea florida*  
*Callichlamys latifolia*  
*Clytostoma binatum*  
*Cydista heterophylla*  
*Cydista potosina*  
*Macfadyena uncatata*  
*Macfadyena unguis-cati*  
*Missatia hyacinthine*  
*Paragonia pyramidata*  
*Paragonia* sp.  
*Stizophyllum riparium*  
*Tabebuia rosea*

##### BOMBACACEAE [4 spp.]

*Pachira aquatica*  
*Quararibea funebris*  
*Quararibea* sp.  
*Quararibea yunckeri*

##### BORAGINACEAE [6 spp.]

*Bourreria* sp.  
*Cordia allodora*  
*Cordia diversifolia*  
*Cordia spinescens*  
*Tournefortia glabra*  
*Vernonia patens*

##### BURSERACEAE [3 spp.]

*Bursera simaruba*  
*Protium copal*  
*Protium multiramiflorum*

##### CARICACEAE [1 sp.]

*Carica papaya*

##### CHRYSOBALANACEAE [4 spp.]

*Hirtella americana*  
*Hirtella racemosa*  
*Licania platypus*  
*Licania sparsipilis*



## CELASTRACEAE [1 sp.]

*Crossopetalum parviflorum*

## COMBRETACEAE [5 spp.]

*Combretum ellipticum*  
*Combretum fruticosum*  
*Combretum laxum*  
*Combretum rotirosae*  
*Terminalia amazonia*

## COMPOSITAE [8 spp.]

*Bidens alba*  
*Eupatorium billbergianum*  
*Eupatorium morfolium*  
*Melanthera aspera*  
*Mikania cordifolia*  
*Mikania leiostachya*  
*Mikania* sp.  
*Piptocarpha chontalensis*

## CONNARACEAE [2 spp.]

*Cnestidium rufescens*  
*Rourea glabra*

## CONVOLVULACEAE [4 spp.]

*Ipomoea batatoides*  
*Ipomoea* sp.  
*Itzaea sericea*  
*Mirrenea tuberosa*

## CUCURBITACEAE [2 spp.]

*Gonostylos macranthus*  
*Psiguria triphylla*

## DILLENIACEAE [4 spp.]

*Davilla kunthii*  
*Dolichocarpus dentatus*  
*Tetracera volubilis*  
*Tetracera* sp.

## EUPHORBIACEAE [4 spp.]

*Acalypha diversifolia*  
*Croton schiedeanus*  
*Plukenetia volubilis*  
*Sapium lateriflorum*

## FLACOURTIACEAE [4 spp.]

*Casearia nitida*  
*Casearia sylvestris*  
*Pleuranthodendron lindenbergii*  
*Zuehania guianona*

## GLUTTIIFERAE [3 spp.]

*Calophyllum brasiliense*  
*Clusia minor*  
*Rhedeia intermedia*

## HERNANDIACEAE [1 sp.]

*Sparattanthelium amazonum*

## HIPPOCRATEACEAE [3 spp.]

*Hippocratea celastroides*  
*Hippocratea excelsa*  
*Hippocratea volubilis*

## ICACINACEAE [1 sp.]

*Oclopetalum greenmannianum*

## LACISTEMACEAE [1 spp.]

*Lacistema aggregatum*

## LAURACEAE [10 spp.]

*Licaria* sp.  
*Nectandra belizensis*  
*Nectandra cuspidata*  
*Nectandra heydeana*  
*Nectandra reticulata*  
*Nectandra salicifolia*  
*Nectandra sanguinea*  
*Nectandra* sp.  
*Ocotea cernua*  
*Ocotea* sp.

## LEGUMINOSAE [25 spp.]

*Acacia hayesii*  
*Acacia mayana*  
*Acacia usumacintensis*  
*Acacia* sp.  
*Albizia leucocalyx*  
*Calliandra centralis*  
*Dalbergia glabra*  
*Dialium guianense*  
*Diphysa americana*  
*Erythrina folkersii*  
*Erythrina florensciae*  
*Inga acrocephala*  
*Inga pavoneana*  
*Inga punctata*  
*Inga vera*  
*Lonchocarpus cruentus*  
*Lonchocarpus guatemalensis*  
*Machaerium floribundum*  
*Platymiscium pinnatum*

- Pterocarpus rohrii*  
*Schizobolium panahyllum*  
*Senna cobanensis*  
*Senna papillosa*  
*Vatairea lundellii*  
*Zapoteca portoricensis*
- LOGANIACEAE [2 spp.]  
*Strychnos brachistantha*  
*Strychnos* sp.
- MAGNOLIACEAE [1 sp.]  
*Talauma mexicana*
- MALPIGHIACEAE [7 spp.]  
*Oecopetalum greenmanningianum*  
*Bunchosia lindeniana*  
*Byrsonima crassifolia*  
*Heteropteryx laurifolia*  
*Hiraea sagittifolia*  
*Malpighia glabra*  
*Tetrapteryx donnell-smithii*
- MALVACEAE [3 spp.]  
*Hampea* sp.  
*Malvastrum arboreum*  
*Malvastrum* sp.
- MARCGRAVIACEAE [1 sp.]  
*Souroubea loczyi*
- MELASTOMATACEAE [10 spp.]  
*Clidemia petiolaris*  
*Clidemia setosa*  
*Clidemia tomentosa*  
*Conostegia hirtella*  
*Conostegia icosandra*  
*Conostegia xalapensis*  
*Miconia elata*  
*Miconia trinervis*  
*Miconia* sp.  
*Mouriri myrtilloides*
- MELIACEAE [8 spp.]  
*Guarea excelsa*  
*Guarea glabra*  
*Guarea grandifolia*  
*Guarea* sp.
- Suaeda macrophylla*  
*Trichilia erythrocarpa*  
*Trichilia havanensis*  
*Trichilia pallida*
- MIENISPERMACEAE [3 spp.]  
*Abuta chiapensis*  
*Abuta panamensis*  
*Hyperbaena mexicana*
- MONIMIACEAE [3 spp.]  
*Mollinedia pallida*  
*Mollinedia viridiflora*  
*Mollinedia* sp.
- MORACEAE [11 spp.]  
*Brosimum alicastrum*  
*Brosimum costaricanum*  
*Castilla elastica*  
*Cecropia obtusifolia*  
*Cecropia peltata*  
*Clarisia biflora*  
*Ficus obtusifolia*  
*Ficus pertusa*  
*Pseudomollinedia oxyphyllaria*  
*Trophis mexicana*  
*Trophis racemosa*
- MYRISTICACEAE [1 sp.]  
*Virola koschnyi*
- MYRSINACEAE [7 spp.]  
*Amatlania pellucida*  
*Parathesis membranacea*  
*Parathesis latifolia*  
*Parathesis lenticellata*  
*Parathesis membranacea*  
*Parathesis oblanceolata*  
*Parathesis psychotrioides*
- MYRTACEAE [7 spp.]  
*Calyptrocalyx chytaculua*  
*Calyptrocalyx lindeniana*  
*Eugenia acapulcensis*  
*Eugenia capuli*  
*Eugenia mexicana*  
*Eugenia nigrita*  
*Psidium guajava*

NYCTAGINACEAE [2 spp.]

*Neea psychotroides*  
*Pisonia aculeata*

OCHINACEAE [1 sp.]

*Onratea lucens*

PASSIFLORACEAE [1 sp.]

*Passiflora* sp.

PHYTOLACCACEAE [1 sp.]

*Trychostigma octandrum*

PIPERACEAE [9 spp.]

*Piper aduncum*  
*Piper auritum*  
*Piper hispidum*  
*Piper lapathifolium*  
*Piper nitidum*  
*Piper pellatum*  
*Piper umbellatum*  
*Piper yzabalanum*  
*Piper* sp.

POLYPODIACEAE [3 spp.]

*Lygodium benusco*  
*Lygodium heterodoxum*  
*Lygodium* sp.

PROTEACEAE [1 sp.]

*Ronpala borealis*

RANUNCULACEAE [1 sp.]

*Clematis dioica*

RHAMNACEAE [1 sp.]

*Gouania bipuloides*

RUBIACEAE [26 spp.]

*Alibertia edulis*  
*Allenantheus hondurensis*  
*Cephaelis tomentosa*  
*Cococypselum guianense*  
*Couratportia guatemalensis*  
*Chiococca alba*  
*Faramaea occidentalis*  
*Geophila* sp.  
*Guetarda elliptica*  
*Guetarda tikalana*  
*Hamelia patens*  
*Hoffmannia riparia*  
*Palicourea guianensis*

*Posoqueria latifolia*  
*Psychotria brachyala*  
*Psychotria costivema*  
*Psychotria chiapensis*  
*Psychotria fruticetorum*  
*Psychotria gardenoides*  
*Psychotria limonensis*  
*Psychotria papantlensis*  
*Psychotria* sp.  
*Randia armata*  
*Randia* sp.  
*Rondeletia buddleioedes*  
*Rondeletia* sp.

SAPINDACEAE [15 spp.]

*Allophylus campostachys*  
*Allophylus psilospermus*  
*Cupania belizensis*  
*Cupania dentata*  
*Cupania glabra*  
*Cupania macrophylla*  
*Matayba glaberrima*  
*Paulinia ciarigera*  
*Paulinia fuscenscens*  
*Paulinia tomentosa*  
*Paulinia scarlatina*  
*Paulinia venosa*  
*Serjania goniocarpa*  
*Serjania mexicana*  
*Thinonia tomoarpa*

SAPOTACEAE [5 spp.]

*Chrysophyllum mexicana*  
*Manilkara zapota*  
*Pouteria durlandii*  
*Pouteria* sp.  
*Sideroxylon portoricense*

SOLANACEAE [11 spp.]

*Cestrum oblongifolium*  
*Cestrum racemosum*  
*Solanum diphyllum*  
*Solanum jamaicense*  
*Solanum nudum*  
*Solanum ochraceo-ferrugineum*  
*Solanum rudepannum*  
*Solanum schlechtendallianum*  
*Solanum tampicense*  
*Solanum umbellatum*  
*Solanum* sp.

## STERCULIACEAE [4 spp.]

*Byttneria aculeata*  
*Byttneria catalpifolia*  
*Sterculia mexicana*  
*Theobroma cacao*

## TIEACEAE [1 sp.]

*Ternstroemia seemannii*

## TILIACEAE [2 spp.]

*Luehea seemannii*  
*Luehea speciosa*

## ULMACEAE [2 spp.]

*Ampelocera hottlei*  
*Celtis iguanaea*

## URTICACEAE [2 spp.]

*Urera caracasana*  
*Urera eggersii*

## VERBENACEAE [4 spp.]

*Aegiphila elata*  
*Aegiphila monstrosa*  
*Lantana hirta*  
*Lippia myriocéphala*

## VIOLACEAE [1 sp.]

*Rinorea guatemalensis*

## VITACEAE [2 spp.]

*Cissus aff. cacuminis*  
*Vitis tiliifolia*

## VOCHYSIACEAE [1 sp.]

*Vochysia guatemalensis*

## MONOCOTILEDONEAS

## ARACEAE [15 spp.]

*Anthurium pentaphyllum*  
*Anthurium scandens*  
*Anthurium* sp.  
*Dieffenbachia seguine*  
*Monstera acuminata*  
*Monstera tuberculata*  
*Philodendron guttiferum*  
*Philodendron hederaceum*  
*Philodendron inaequilaterum*  
*Philodendron* sp.  
*Philodendron tripartitum*  
*Rhodospatha wendlandii*  
*Spatiphyllum phrynifolium*

*Syngonium chiapense*  
*Syngonium podophyllum*

## BROMELIACEAE [4 spp.]

*Aechmea bracteata*  
*Aechmea* sp.  
*Bromelia pinguin*  
*Catopsis* sp.

## COMMELINACEAE [2 spp.]

*Gibasis geniculata*  
*Tradescantia zanonina*

## CYPERACEAE [1 sp.]

*Scleria eggersiana*

## GRAMINEAE [5 spp.]

*Gynerium sagittatum*  
*Lasiacis divaricata*  
*Lasiacis nigra*  
*Melanthera aspera*  
*Pharus latifolius*

## MARANTACEAE [4 spp.]

*Calathea ionocéphala*  
*Calathea lutea*  
*Calathea macrochlamys*  
*Calathea microcephala*

## MUSACEAE [5 spp.]

*Heliconia magnifica*  
*Heliconia psittacouem*  
*Heliconia schiedeana*  
*Heliconia spissa*  
*Heliconia* sp.

## PALMAE [13 spp.]

*Bactris mexicana*  
*Chamaedorea concolor*  
*Chamaedorea elegans*  
*Chamaedorea tepicilote*  
*Chamaedorea* sp.  
*Chrysophila argentea*  
*Desmoncus ferox*  
*Desmoncus quasillarius*  
*Geonoma mexicana*  
*Orbignya cohune*  
*Reinhardtia graalis*  
*Reinhardtia simplex*  
*Scheelea liebmanni*

SMILACACEAE [5 spp.]

*Smilax aristolochiaefolia*

*Smilax domingensis*

*Smilax regelii*

*Smilax spinosa*

*Smilax* sp.

ZINGIBERACEAE [3 spp.]

*Costus laevis*

*Costus pulverulentus*

*Costus scaber*