



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ECOLOGÍA DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
POSTFENÓMENO “EL NIÑO” EN LA SELVA
LACANDONA, CHIAPAS.**

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 :

ALEJANDRO GÓMEZ NÍSINO



DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA

MÉXICO, D.F.



2004

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



LIBRERÍA NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Alejandro
Gómez Nisino

FECHA: 8-VI-04

FIRMA:

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Ecología de pequeños mamíferos postfenómeno "El Niño" en la Selva Lacandona, Chiapas.

realizado por Alejandro Gómez Nisino

con número de cuenta 9233162-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta

Propietario Biól. José Cuauhtémoc Chávez Tovar

Propietario M. en C. Livia Socorro León Paniagua

Suplente Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Suplente Biól. Jesús Pacheco Rodríguez

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~





*A mi abuela Josefina,
gracias por siempre haber sido mi "abue"*

In memoriam...

A mi nenita quien le ha dado un nuevo rumbo a mi vida

*Al resto de mi familia,
ustedes saben quienes y porque se incluyen
en esta dedicatoria*

A la Universidad Nacional Autónoma de México

*Sólo la egolatría y la grandísima carencia de raciocinio
autoriza al humano a destruirlo todo,
aquel que llama irracionales a los animales sin darse cuenta
que él mismo es la más irracional de todas las bestias.*

Miguel Álvarez del Toro

*Ya se están acabando
los pinos que hay en el bosque
están talando mucho
los que quieren dinero*

*Si pudiera hablar el monte
esto es lo que nos diría:*

*No me quites las piernas ni los brazos
tú el que esto haces
tu propia vida estas acabando.*

Rólólis Batista

Raramuri

*Si puedes mantener la cabeza,
cuando todos a tu alrededor pierden la suya,
y te culpan por ello...
serás un Hombre, hijo mío.*

Baden Powell

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es la culminación del anhelo de todo padre, el querer que los hijos sean profesionistas. Después de más de 23 años de educación lo he logrado (al fin...) y lo debo en gran parte al apoyo de mis padres, en las diferentes etapas de mi formación profesional.

A mi padre le agradezco lo que soy (con mis virtudes y defectos), ya que fue el responsable de mi crianza y educación, ya que sus regaños y sus golpes, pero sobre todo su amor y dedicación hicieron posible lo que soy. Le agradezco que me haya inculcado desde muy temprana edad el amor y el deseo de formar parte de la mejor universidad del país..., la Universidad Nacional Autónoma de México. Gracias por el fútbol americano.

A mi madre por enseñarme que no todo en la vida eran regaños y disciplina, que había que disfrutar de la vida y no preocuparse en exceso. Gracias por brindarme los medios para mis salidas al campo e inscripciones cuando hicieron falta.

A mi hermano Jorge ("coy", "cacho") por haber estado a mi lado cuando más me hizo falta una madre, gracias por cuidarme, por prestarme sus juguetes (que yo destruía), por hacerme "el paro" cuando me metía en aprietos familiares o monetarios y por ser más que mi hermano mi amigo.

A mis hermanas Adriana y Maritza por brindarme la fabulosa experiencia de ser tío.

A mi nenita adorada (mi nueva familia) por soportarme y darme la inspiración de ser alguien con quien vale la pena compartir una vida.

A mi "abue" Josefina por haberme brindado casa y en ocasiones alimento a lo largo de mi azarosa etapa de estudiante, sin mencionar todo el cariño y enseñanzas a lo largo de 27 años. Gracias por aquellas tardes de canasta y scrable y por hacerme de cenar tan rico cuando la visitaba. Siempre te recordare....

A mi abuelo Oscar “Don Pompeyo” por los sondeos y las anécdotas de lo que era ser universitario en el México postrevolucionario.

A mis tías Chepina, Sor Carmen y Ana por enseñarme que siempre hay que ver la vida con optimismo, alegría, y humildad a pesar de todas las adversidades.

Al Dr. Rodrigo Medellín, por permitirme formar parte de su laboratorio y confiar en mí a pesar de mi apariencia inicial y mi carácter inestable, sus gritos, regaños y sobre todo sus enseñanzas me guiaron a culminar el anhelo de estudiar a mis queridos mamíferos en un ambiente exuberante y mágico como la Selva Lacandona y sobre todo me forjaron como científico e investigador.

A mis revisores de tesis, Livia León, Joaquín Arroyo, Cuauhtémoc Chávez, Rodrigo Medellín y Jesús Pacheco por su paciencia y dedicación en la corrección del presente trabajo. Los errores que aún se puedan encontrar son atribuibles a mi persona.

A mis asistentes de campo (chalanos): Danae Azuara, Luis Caballero, Luciano Cedillo, Marco Antonio Hernández, José Luis Mena y Carlos Saldaña con quienes compartí la maravillosa experiencia de lo que es una verdadera selva tropical lluviosa y toda la increíble abundancia de vida (incluyendo a los moscos, garrapatas, colmoyotes y demás linduras). Gracias en especial a la “Marmosa” por ser una ruda fresa de campo, al “Pipope” por su sentido del humor y camaradería (aunque sea un “mamador”), y al peruano por disiparme los nubarrones mentales al caracterizar la vegetación y aplicarle la estadística.

A Don Isidro López “Don Chilo” y familia. Gracias por orientarme, auxiliarme, transportarme, recibirme en su casa y sobre todo brindarme su amistad y su experiencia; a pesar de nuestras fricciones me demostró lo que es un verdadero hombre de selva y amigo.

A la familia Méndez por permitirme trabajar en sus maravillosos cacaotales y haberlos conservado para que concluyera mi investigación (ojalá y aún estén en pie). A Salvador, Olivar, Gilberto y Don Arturo gracias por su amistad incondicional.

Al personal de la otrora Estación Biológica Chajul (ahora “Centro Vacacional Chajul” por conveniencia de sus directivos). Gracias a Doña Chica y las demás muchachas por su exquisita comida, a Salvador, Olivar, Enrique, Chan-kin, Carlos Aguirre y otros involucrados en apoyarme y hacer que mi estancia fuera siempre placentera.

Al personal de la estación meteorológica de la Comisión Federal de Electricidad de Playón de la Gloria, y en especial a Roger Guillen por compartir los datos climáticos de 10 largos años.

A las instituciones que hicieron posible este proyecto: John D. and Catherine T. McArthur Foundation por brindar el apoyo financiero y al Instituto de Ecología de la UNAM por alojarme en sus instalaciones.

A toda la banda de la “Fac” con la que compartí los mejores años de mi formación profesional en la Facultad de Ciencias, sin olvidar las añoradas prácticas de campo y tardes felices en las escaleras de física, las ruinas o el pulpo. Gracias cabrones: Trilobite (Héctor), Hugo, Abuelo (David), Gamo (Manuel A.), Panda (Agustín), Nalgón (Pablo), Chalán (Pavka), Betanol (Alberto), Gordo (Germán), Cerebro Destruído (Luis), Chacal (Carlos) y demás elementos, y sin olvidar Bertha y a la Gris (Griselda).

Al Bello (Enrique) y al Randy (Etien) quienes a lo largo de más de 12 años han sido han sido más que mis cuates, amigos o compañeros de parranda, mis otros hermanos.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres, sin olvidar a los colegas del laboratorio de enfrente: Saúl Aguilar, Jorge Álvarez, Miguel Amín, Rafael Ávila, Danae Azuara, Luis Caballero, Gerardo Carreón, Gerardo Ceballos, Luciano Cedillo, Cuauhtémoc Chávez, Juan Cruzado, Alejandra de Villa, Yolanda Domínguez, Clementina Equihua, Claudia Galicia, Osiris Gaona, Héctor Gómez, Beatríz Hernández, Marco Hernández, Edmundo Huerta, Rurik List, Rodrigo Medellín, José Luis Mena, Georgina O'Farrill, Giselle Oliva, Adán Oliveras, Jorge Ortega, Jesús Pacheco, Bernal Rodríguez, Ada Ruiz, Ragde Sánchez, Ana Soler, Guillermo Téllez, Heliot Zarza y a los que por error u omisión falto mencionar.

Al Carreón por enseñarme a trepar a los árboles, al Chávez por auxiliarme con su amada estadística, a Osiris por ayudarme en las cuestiones administrativas, y a Bety por llevarme a conocer los bichos de Chamela.

Finalmente pero no en último término a mis queridos bichos peludos por confirmarme e incrementar mi amor por la vida.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
1. Estructura de la vegetación y la biodiversidad	3
2. El Niño.....	4
2.1 Consecuencias.....	4
II. ANTECEDENTES	6
1. Frugivoría	6
2. Las Selvas Altas Perennifolias.....	6
3. Factores históricos en la destrucción de la SAP.....	8
4. La Selva Lacandona.....	10
4.1 Reseña histórica	11
4.1.1 Origen	11
4.1.2 Explotación	12
4.1.3 La Selva Lacandona a fines del S. XX: La destrucción	13
5. Mamíferos de México.....	16
5.1 Especies extintas y en riesgo de extinción	17
5.2 Mamíferos de la selva húmeda	18
5.2.1 Selvas de México	18
5.2.2 El dosel	20
6. El Fenómeno de El Niño	22
6.1 Antecedentes	22
6.2 Dinámica	23
6.3 Consecuencias ecológicas	26
6.3.1 Hábitat	26
6.3.2 Fauna	26
7. Justificación	28
III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	29
IV. ÁREA DE ESTUDIO	32
1. Localización regional	32
2. Características físicas	33
2.1 Clima	33
2.2 Geología	33
2.3 Hidrología	34
3. Vegetación	34
4. Importancia	35
5. Sitios de estudio	37

V. MÉTODOS	39
1. Diseño del trapeo	39
2. Métodos de captura	39
2.1 Captura de roedores y didélfidos pequeños	39
2.2 Captura de didélfidos y mamíferos medianos.....	40
2.3 Tratamiento de los individuos capturados	40
3. Datos climáticos	41
4. Vegetación	41
5. Cronograma	42
6. Análisis estadísticos	42
VI RESULTADOS	47
1. Datos climáticos	47
2. Base de datos y éxito de captura	49
3. Diversidad y composición de especies	52
4. Abundancias	58
5. Densidades	61
6. Biomasa	68
7. Proporción sexual y estructura de edades	69
8. Reclutamiento	72
9. Movimientos	75
10. Vegetación	76
VII. DISCUSIÓN	79
1. Diversidad y riqueza de especies	79
2. Abundancia y uso de hábitat	81
3. Éxito de captura	84
4. Densidad y biomasa	85
5. Reclutamiento y movimientos	87
6. El Niño	90
7. Vegetación	92
VIII. CONCLUSIONES	95
IX. BIBLIOGRAFÍA	97
APÉNDICE I	110
APÉNDICE II	113
APÉNDICE III	118

RESUMEN

La Selva Lacandona es el mayor bosque tropical en México y está críticamente amenazada por la acción humana. Ha sido identificada como la de mayor riqueza de especies en el país, cuenta con 117 de mamíferos (27% de los terrestres) muchos de los cuales se encuentran en algún estado de conservación. En las selvas del Neotrópico de un 60-70% de la biomasa de los mamíferos no voladores se encuentra en el dosel, dicha abundancia se atribuye a los recursos que provee (frutas). Extensas regiones del mundo son influenciadas por el Fenómeno del Niño que ocurre cada 3 a 6 años el cual tiene consecuencias ecológicas profundas; en los trópicos provoca acumulación de semillas, crecimiento de plantas del sotobosque, muerte de árboles e incremento en la producción de frutos; en la Lacandona El Niño produce una sequía que atrasa la época de lluvias por 2 meses, baja la productividad primaria y disminuye las poblaciones de frugívoros. Los objetivos de este trabajo son comparar la composición y diversidad de la comunidad de pequeños mamíferos dentro de dos hábitats estudiados (selva y acahual) antes y durante el último evento severo del Niño (1997-1998) para ver si hay variaciones en la comunidad y las poblaciones, así como evaluar y comparar en tres dimensiones a la comunidad con relación al uso de los diferentes hábitats (selva, acahual y cacaotal). Este estudio se efectuó en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en la Estación Chajul y el ejido Playón de la Gloria con muestreos bimestrales durante un año utilizando trampas Sherman dispuestas en parcelas (2 control en selva y 4 replicas acahual y cacaotal, n = 6), de 90x90m (0.81ha), dentro de cada una se desplegaron 130, 100 en suelo (1 c/ 10m) y 30 en árboles (altura 2.5-3m, d variable) y 25 Tomahawk en el suelo (1 c/ 20m) y de 2 a 3 en los árboles dispersas a una altura variable (10->25m); a los individuos capturados se les midió, peso, sexo, marcó y libero en el sitio. Asimismo se recopilaron los datos de temperatura (°C) y precipitación (mm) desde 1992 hasta la conclusión del estudio para compararlo con las condiciones durante el Niño y antes de este. Se capturaron 405 individuos (5 especies de didélfidos, 9 de roedores, 2 carnívoros y un lagomorfo) a lo largo de 20,943 noches trampa con un éxito de captura de 4.05% para la selva, 2.8% en el acahual y 1.76% en el cacaotal. La selva fue el hábitat más diverso en didélfidos con todas las especies (1 más que en 1997-1998), incluyendo *Metachirus nudicaudatus* cuyos únicos registros mexicanos han sido en la región y carnívoros como *Potos flavus* (arborícola) y *Procyon lotor* los cuales no se capturaron en el estudio anterior; en cuanto a abundancia *Marmosa mexicana* y *Philander opossum* destacaron en acahual; se registraron 9 especies de roedores que coinciden en número con el estudio anterior, difiriendo en composición, con *Tylomys nudicaudus* (arborícola) y *Otodylomys phyllotis* que fue un nuevo registro en el acahual; este hábitat destaca en abundancia debido a la alta productividad primaria de las plantas pioneras de cuyas semillas se alimentan algunas especies de roedores. Las mayores densidades poblacionales de la comunidad se obtuvieron en el acahual seguido por la SAP y el cacaotal y al comparar los datos promedio del presente estudio con los obtenidos durante el fenómeno de El Niño (1997-1998) se observó que hay un claro aumento en ambos grupos de pequeños mamíferos (roedores y didélfidos). Las biomásas siguieron el mismo patrón que las densidades. Los resultados confirman que el Niño afecta negativamente a la comunidad de pequeños mamíferos cuya presencia o ausencia puede ser indicadora del estado de alteración de los diversos hábitats. Es evidente que la selva sustenta la mayor diversidad de especies y los cacaotales son una buena opción para la conservación (por su riqueza específica relativamente alta en comparación con otros agroecosistemas) y el desarrollo sustentable de la región por los ingresos obtenidos. Es necesario continuar con los estudios a largo plazo para acabar de comprender como la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos es influenciada por el fenómeno meteorológico de El Niño.

ABSTRACT

The Selva Lacandona is the biggest tropical forest in México and is critically threatened by imminent human destruction. This area has been identified as the most species rich in the country, contains 117 of mammals (27% of the terrestrial) several of this are in different categories of extinction risk. In the neotropical rainforest about 60-70% of non-flying mammals are in the canopy, this richness has been attributed to the resources it provides (fruits). Extensive regions around the world are influenced by El Niño Southern Oscillation (ENSO) that occur typically once every 3-6 years; this phenomenon have strong ecological consequences, in the tropics bring drier, warmer and sunnier conditions, that induce the enhanced seedling recruitment, growth of the understorey plants, high levels of mortality among canopy trees and a increase in fruit production; in the Lacandona the ENSO produce a drought (delay of the rainy season by two months) and the primary productivity is low and occur a decrease on frugivores populations; a mild dry season following an ENSO event the rodents feeding on herbs and seeds can irrupt to populations levels that are about 20 times higher that normal. The objectives of this study are compare the composition and diversity of the small mammal community within of two habitats (primary forest "SAP" and oldfield "acahual") studied before and during the last strong Niño event (1997-1998) for know if exists a variation in the populations and evaluate and compare in three dimensions the small mammals community in relation to the use of different habitats ("SAP", "acahual" and cacao plantations "cacaotal"). This study has been realized in the south of the Montes Azules Biosphere Reserve in the Chajul Station and the Ejido Playón de la Gloria with a bimonthly sampling among one year, in this periods I used Sherman live traps in plots (2 control in rainforest and 4 replies in acahual and cacaotal, n=6) of 90x90m (0.81 ha), within each one I set 130, 100 on the ground (1 each 10m) and 30 on the threes (2.5-3m height; variable distance) and 25 Tomahawk on the ground (1 each 20m) and 2-3 traps on the threes dispersed on the plot at variable height (10->25m); the individuals was measured, weighted, sexed marked and released in the site of capture. Additionally take temperature (°C) and precipitation (mm) from 1998 to the end of the research to view the behavior of the meteorological conditions and compare with the obtained during the Niño and before of this. I capture 405 individuals (5 species of didelphids, 9 of rodents, 2 carnivores and one lagomorph) belong 20,943 trap-nights with a capture success of 4.05% for the SAP, 2.8% in acahual and 1.76% in cacaotal. The SAP was the most diverse habitat in didelphids with all the species (1 more that in 1997-1998), including *Metachirus nudicaudatus* which only mexican records has been in the region and carnivores as *Potos flavus* (arboreal) and *Procyon lotor* which don't capture in the previous research. The abundances of *Marmosa mexicana* y *Philander opossum* were outstanding in the acahual. I record 9 species of rodents that coincide in number with the anterior study, differing in composition with *Tylomys nudicaudus* (arboreal) and *Otodylomys phyllotis* a new record in the acahual; this habitat had big abundances due to the high primary productivity of the pioneer plants of which seeds feeds some rodents species. The highest populations densities were obtained in acahual, followed by the SAP and the cacaotal. Comparing the average data of density of this study with the data of el Niño shows that has a clear raise in both groups of small mammals (rodents and didelphids). The biomasses had the same patron that the densities. These results confirm that the ENSO affect negatively the small mammal community which presence or absence could indicate the degree of alteration of these habitats. Evidently the SAP maintain the major species diversity and the cacaotales are a good option for the conservation (specific richness relatively high in contrast with another agroecosystems) and the sustainable development of the local habitants by the receipt obtention. Is necessary continue with the researches to long place to finish of understand how the population dynamic of the small mammals is influenced by the meteorological phenomenon of the Niño.

I. INTRODUCCIÓN

1. Estructura de la vegetación y la biodiversidad

La diversidad de especies se incrementa conforme lo hace la estructura del hábitat, ya que está correlacionada positivamente con la complejidad (desarrollo de los estratos verticales), aunque no con la heterogeneidad (variación horizontal) del mismo (August, 1983). Esta estructura de la selva es un mosaico dinámico de parches de vegetación de diferentes edades que abarcan todas las fases de sucesión secundaria, junto con áreas de vegetación primaria (Martínez-Ramos, 1994); por ejemplo, la caída y/o muerte de árboles crean claros en el dosel, los cuales desaparecen conforme la selva se regenera.

Los factores que determinan una mayor biodiversidad en las selvas húmedas pueden resumirse en los siguientes: 1) Mayor disponibilidad de recursos (e.g. luz, calor, humedad, precipitación), los cuales pueden ser utilizados por un mayor número de organismos, que evolucionan y se diversifican por la competencia entre ellos al tratar de obtener un bien común; así por ejemplo, la riqueza de especies neotropicales aumenta de manera casi lineal respecto a la precipitación pluvial (hasta los 4000 mm/año, punto de saturación de la diversidad; Gentry, 1988). 2) Las perturbaciones naturales (huracanes, inundaciones, caídas de árboles, deslaves, erosión fluvial, sequías, etc.) aumentan la heterogeneidad de los hábitats (se crean muchos microhábitats que influyen en la composición de especies al regenerarse la selva) y promueven la biodiversidad (especies capaces de adaptarse a dichos hábitats; Martínez-Ramos, 1994; Challenger, 1998). 3) La complejidad estructural de la vegetación ofrece una mayor variedad de nichos (Malcolm, 1995), lo cual provoca una mayor diferenciación y diversidad de organismos. 4) Un

mayor número de interacciones biológicas, por ejemplo, la depredación, (hay evolución entre los mecanismos de defensa y evasión lo cual incrementa la diversidad; Challenger, 1998) o la coevolución de especies mutualistas (Fleming, 1991).

2. El Niño

Extensas regiones alrededor del mundo son influenciadas por la Oscilación Sureña del Niño (ENSO por sus siglas en inglés). ENSO suele ocurrir típicamente cada 3 a 6 años y presenta una dinámica compleja que modifica los patrones de precipitación pluvial a nivel mundial.

No hay dos eventos del Niño o la Niña idénticos ya que estos están bajo la influencia de varios factores como las variaciones de la órbita terráquea, la fuerza de las corrientes oceánicas y el impacto del hombre en el ambiente; incluso en un mismo evento las condiciones locales pueden variar muchísimo en algunos días. La documentación de estos fenómenos abarca sólo unos 13 años (en México los primeros investigadores en asociar la sequía al fenómeno fueron Mosiño y Morales en 1988; Jauregui, 1997). Es probable que el calentamiento global (el aumento promedio de 0.5 °C en la escala de temperaturas mundiales) ocurrido en los últimos cien años, sea en parte responsabilidad de este fenómeno (Supple, 1999).

2.1 Consecuencias

Este fenómeno tiene fuertes consecuencias ecológicas y económicas. En los ecosistemas terrestres tiene efectos pronunciados en las comunidades de plantas y animales. En los trópicos húmedos provoca condiciones soleadas, secas y cálidas; ocurre una escasez de frutos limitando el éxito reproductivo de las plantas, así como muerte de árboles y de

muchos vertebrados como aves y mamíferos (arborícolas, semiarborícolas o terrestres) como monos, tlacuaches, roedores y otros frugívoros sufren alta mortandad (Wright, *et al.*, 1999; Holmgren *et al.*, 2001). En el plano económico y humano este fenómeno ha provocado pérdidas de millones de dólares en actividades agropecuarias y un gran número de muertes debido a incendios, inundaciones y otras catástrofes.

II. ANTECEDENTES

1. Frugivoría

La frugivoría es un aspecto importante de la ecología alimenticia de la fauna neotropical y es considerada como un tipo de interacción planta-animal (Fleming, 1991; Medellín y Redford, 1992; Charles-Dominique, 1995). Se considera frugívoro a aquel organismo que se alimenta total o parcialmente de frutos (50% o más; Fleming *et al.*, 1987) y que tiene características específicas por las que pueden ser considerados como dispersores de semillas (Medellín y Redford, 1992); los hay de dos tipos: los arborícolas (primates, algunos prociónidos, didélfidos y roedores) que viven en el mismo estrato que produce los frutos y cuentan con un acceso prioritario a las mismas, así como los terrestres (ungulados, roedores) que disponen sólo de frutos caídos; ambos tipos dispersan diferentes tipos de frutos (hay una amplia variedad en las selvas), los arborícolas lo hacen con frutos pulposos de color llamativo con semillas diminutas y los terrestres con frutos secos, macizos y de semillas grandes (Dirzo y Mendoza, 2002). La disposición de este recurso puede variar mucho en el tiempo, debido a que las plantas fructifican en diferentes épocas (fenología y estacionalidad) por lo que la alimentación del frugívoro transcurre entre la abundancia y la escasez.

2. Las Selvas Altas Perennifolias

Las áreas más ricas en cuanto a recursos naturales y a biodiversidad, están en los países económicamente más pobres y con mayores tasas de deforestación. Los principales centros de biodiversidad se encuentran en el trópico húmedo, de los cuales las Selvas

Altas Perennifolias (SAP) son ampliamente conocidas por tener mayor riqueza y diversidad de especies que ningún otro ecosistema (Mittermeier *et al.*, 1998).

En México las Selvas Altas Perennifolias se encuentran donde la precipitación pluvial es continua y extendida a lo largo de 9-12 meses del año y/o donde los suelos son moderadamente profundos, en tierras bajas y planas, con suelos de drenaje deficiente (Rzedowski, 1978). El área de distribución de la SAP se concentra en la Planicie Costera del Golfo de México y abarca el SE de San Luis Potosí, el extremo N de Puebla, Veracruz, Tabasco, N de Oaxaca, el N y E de Chiapas hasta la frontera con Guatemala y la porción SO de la Península de Yucatán; por la vertiente del Pacífico sólo se encuentra en la Sierra Madre de Chiapas (Challenger, 1998).

Las selvas tropicales se han identificado como los ecosistemas más amenazados de México desde 1977 y están permanentemente sujetas a cambios en el uso de suelo; los pastizales, campos agrícolas y acahuales de la costa del Golfo de México y el SE mexicano (Oaxaca, Veracruz, Tabasco, Campeche, Quintana Roo y Chiapas) alguna vez fueron selvas tropicales. La cobertura original de la SAP era del 10-11% de la superficie de México (200,000-220,000 km²; Rzedowski, 1978). En 1981 se estimaba que las selvas altas perennifolias cubrían un 6.24% del territorio nacional del cual un 5.44% (87% de las selvas del país) estaba en condiciones mas o menos íntegras y el restante 0.80% estaba perturbado (13% de las selvas). Para 1992 la SARH estimó en un 4.44% la cobertura total de SAP en el país, es decir se redujo un 28.8% desde 1981 (Flores-Villela y Gerez, 1994). Del total de la superficie continental de México (1'959 248 km²; INEGI, 2004), sólo el 4.44% (86,990 km²) estaba cubierto por SAP en 1990; los estados con mayor porcentaje de cobertura eran Campeche (28.33% = 24,644.4 km² = 2'464,444 ha), Chiapas (18.84%

= 16,389 km² = 1'638,903 ha), y Quintana Roo (18.08% = 15,727.9 km² = 1'572,790 ha) (Flores-Villela y Gerez, 1994).

Rzedowski (1978) señala que las selvas altas poseen alrededor de 5000 especies de fanerógamas (5% endémicas). Las familias con mayor número de especies son: Leguminosae, Moraceae, Lauraceae, Sapotaceae y Rubiaceae. Las áreas de mayor importancia son: 1) Los Tuxtlas en Veracruz, 2) Tuxtepec en Oaxaca, 3) Uxpanapa, Chimalapas, sur de Tabasco y norte de Chiapas, 4) la Selva Lacandona y 5) el sur de la Península de Yucatán. (Flores-Villela y Gerez, 1994).

3. Factores históricos en la destrucción de la SAP

Del 10% de la extensión original de Selvas Altas Perennifolias (SAP) de México, sólo algunos fragmentos gozan de protección oficial, la mayoría junto con los animales y plantas en peligro de extinción que habitan en ellos están en riesgo muy serio de desaparecer (Challenger, 1998). Además estas selvas no son sólo una prolongación septentrional de las amazónicas, sino que son ecosistemas con una dinámica distinta, dignos de protección.

Las selvas de México son de los ecosistemas de mayor productividad biológica y diversidad de especies, pero su enorme complejidad de composición, estructura y funcionamiento ecológico les confiere una fragilidad inherente ante las perturbaciones antropogénicas, las cuales las vuelven vulnerables a la degradación y a la destrucción. En la actualidad la producción pone énfasis en el valor monetario que se puede generar mediante la explotación a corto plazo de 1 o 2 productos de la selva o bien el dinero derivado de la eliminación de la selva para introducir especies exóticas como ganado, cultivo de cítricos y monocultivos de plátano (Challenger, 1998).

La mayor parte de la SAP del país permanecieron intactas hasta principios del siglo XX, cuando la explotación de la caoba, el cedro rojo y el chicle, y la introducción de plantaciones agrícolas empezaron a tener un impacto localizado, aunque no hubo deforestación a gran escala (hasta 1940 las selvas seguían prácticamente intactas), hasta que las políticas gubernamentales de colonización y ganadería ocasionaron la tala masiva (Challenger, 1998). En la década de 1950 se construyeron el ferrocarril del sureste y diversas carreteras, lo cual abrió a los colonizadores y a los ganaderos zonas hasta entonces inaccesibles; la construcción de una serie de presas e hidroeléctricas en Tabasco, Chiapas y Oaxaca perturbó la hidrología natural de las cuencas de los ríos Grijalva y Papaloapan, reduciendo el depósito de limos (fertilización) en las zonas de inundación, salinizándolas (tornándose improductivas). A su vez comunidades enteras fueron reubicadas y sometidas a programas de “modernización” con lo que se talaron miles de hectáreas de selva y se alteraron las estrategias de producción tradicionales (Hoffman, 1992). En Tabasco, Veracruz y el N de Chiapas las actividades petrolíferas han sido causa de contaminación, alteración y destrucción de los hábitats adyacentes (pantanos y SAP; Toledo, 1983 *in* Challenger, 1998).

Las causas principales de destrucción de selvas en el mundo (aplicables a México) son: 1) extracción de árboles por parte de los madereros comerciales y locales; 2) tala por parte de los colonos con fines agrícolas y ganaderos; 3) programas de desarrollos públicos y privados (presas, pozos petroleros, industrias, plantaciones y programas de colonización y reubicación) y 4) desastres naturales con aporte del hombre como deslaves de laderas ocasionadas por la erosión del terreno. En el caso de México se pueden agregar: 5) el rápido crecimiento poblacional en zonas selváticas; 6) la migración de refugiados por conflictos guerrilleros (guatemaltecos en la Lacandona); 7) disputas sobre

tenencias de la tierra y límites políticos (aprovechadas por madereros y ganaderos por la falta de control, como en los Chimalapas, en la frontera de Chiapas-Oaxaca) y 8) los anuncios de declaración de áreas protegidas que provoca peticiones de tierras y colonización de selva a la Secretaría de la Reforma Agraria para anticiparse a la declaración formal y obtener tierras de cultivo y extraer todo lo posible como sucedió en Sian Ka'an y Montes Azules (Challenger, 1998).

4. La Selva Lacandona

Una de las prioridades de la biología de la conservación es proteger áreas con alta biodiversidad, alto endemismo de especies y amenazadas por una destrucción inminente. La Selva Lacandona entra claramente dentro de los puntos uno y tres (aunque presenta endemismos muy importantes en plantas e invertebrados; Medellín, 1994), ya que ha sido identificada como la de mayor riqueza específica en México al mantener el 25% de la biodiversidad total de México en menos del 1% del territorio nacional (Medellín 1996). Esta área tiene 117 especies de mamíferos que representan el 27% del total de mamíferos terrestres de México, algunos de los cuales están incluidos en alguna categoría de riesgo de la NOM-059-ECOL y para otros sus únicas poblaciones conocidas en el país (Medellín, 1994), como *Metachirus nudicaudatus*, *Cabassous centralis*, *Tonatia saurophila*). La Selva Lacandona es el remanente de selva alta más grande de México, de sus 1'500,000 ha originales sólo cerca de 500,000 ha permanecen cubiertas de vegetación, de esta porción más de 400,000 ha (80%) están incluidas dentro de cinco áreas naturales protegidas (Montes Azules, Lacantun, Chan-Kin, Yaxchilán y Bonampak) (SEMARNAP-CONABIO, 1995), de las cuales la Reserva de la Biosfera Montes Azules

cuenta con más de 3/5 partes del área total con vegetación (Medellín, 1994; SEMARNAP-CONABIO, 1995; Challenger, 1998).

La Selva Lacandona está críticamente amenazada por la inminente destrucción humana; las amenazas primarias contra el ecosistema provienen de la alta tasa de crecimiento de las poblaciones humanas, la explotación petrolífera, la extracción de flora y fauna para propósitos comerciales desorganizados y de subsistencia (Medellín, 1994) y de la injusticia social que propició el surgimiento del movimiento guerrillero del EZLN.

4.1 Reseña histórica

4.1.1 Origen

La Selva Lacandona recibe su nombre debido a la presencia de los lacandones. Lacam-Tun “Gran Peñón” era la capital de la comunidad indígena Lacandona original y se encontraba en una isla cercana al extremo sur de la laguna del Lacandón (actual laguna Miramar) entre los ríos Jataté y Azul. Fue conquistada y destruida por la expedición española que partió de Ciudad Real (San Cristóbal de las Casas) el 17 de febrero de 1586 y arribó el 2 de marzo del mismo año. Los lacandones abandonaron su antiguo territorio y emigraron a una sabana de considerable extensión a doce leguas de Lacam-Tun protegida por fronteras naturales, al N por el Río Tzendales, al E y S por el Río Lacantún y al oeste por la Sierra Caribe, al pie de esta sierra fundaron la ciudad de Sac-Bahlán “Tigre Blanco”. Se ubicaba cerca de la confluencia de los ríos Jatate inferior e Ixcán que forman el Río Lacantún en el oeste de la sabana contigua al pie del actual Cerro de los Gemelos. Los lacandones tenían la costumbre de atacar a los pueblos vecinos (ya evangelizados) para obtener víctimas para sacrificios humanos rituales, razón por la cual se ganaron la fama de temibles y bárbaros por lo que después de su huida de Lacam-Tun

permanecieron cerca de 100 años aislados hasta la conquista definitiva de la tribu en el año 1695 en el que nuevamente los españoles ocuparon la ciudad y cambiaron el nombre a Nuestra Señora de Dolores del Lacandón, en esta permanecieron hasta 1712 cuando se inició el exilio de la comunidad reducida hacia Guatemala donde se fundó el nuevo pueblo de Dolores en abril de 1714; gradualmente los lacandones fueron muriendo hasta su total exterminio en 1736, fecha en que se tiene la última referencia de los tres últimos sobrevivientes completándose así el etnocidio (De Vos, 1981).

4.1.2 Explotación

En la 1ª mitad del siglo XIX compañías madereras europeas (principalmente españolas como Bulnes y Cía. y Romano y Cía.) y estadounidenses empezaron la explotación de caoba, cedro y palo de tinte de la selva; se establecieron monterías (compañías extractoras de madera) a lo largo de los ríos navegables para facilitar la transportación de los troncos, que simplemente eran empujados al río y la corriente hacía el resto, llevándolos río abajo por cientos de kilómetros hasta el entonces pueblo de Tenosique, Tabasco (situado a la orilla del Usumacinta), donde eran cargados en barcos que los transportaban a Europa y E.U. El abuso contra los peones y las condiciones deplorables de trabajo (prácticamente una esclavitud) eran cotidianos en las monterías (como la tristemente celebre San Román, en el Río Tzendales), situación que continuó hasta el inicio de la Revolución en 1910 cuando muchas compañías fueron cerradas por algunos años, debido a las revueltas de los trabajadores, aunque al acabar el movimiento volvieron a abrir con total impunidad hasta 1949 cuando el gobierno ordenó la prohibición definitiva de exportación de troncos sin procesar (De Vos, 1988).

4.1.3 La Selva Lacandona a fines del siglo XX: la destrucción

En 1940, cubría 1'500,000 ha y la explotaban las compañías madereras y los chicleros; la exportación de maderas finas se prohibió en 1949, pero no se frenó el ritmo de tala, sino que aumentó. Dos compañías, la Vancouver Plywood y su presta nombre la Maderera Maya (De Vos, 2002) talaron aproximadamente 420,262 ha en el norte de la selva (casi la extensión de la RBMA). Al mismo tiempo el Departamento de Asuntos Agrarios y Colonización apoyó la invasión de las tierras por parte de los indígenas tzetzales y choles, a los cuales se sumaron los expulsados por caciques, latifundistas o por conflictos religiosos y los que dejaron las fincas cafetaleras y los ranchos ganaderos, empezaron a colonizar la región de Las Cañadas (oeste de la selva) destruyendo grandes extensiones de ella por la conversión en milpas (por el método de tumba-roza-quema) y posteriores potreros adquiridos por ganaderos a bajos precios (Correa y Monge, 1991 *in* Challenger 1998). En 1964, Aserraderos de Bonampak otro prestanombres de una compañía estadounidense (Weiss Fricker) se estableció en Chancalá (situada en el extremo norte de la aún selva) y abrió brechas en áreas hasta entonces inaccesibles permitiendo la colonización no sólo de indígenas chiapanecos, sino también de mestizos de Guerrero, Michoacán, Oaxaca y hasta del Distrito Federal y ganaderos de Chiapas y Chihuahua (12,000 colonos) que depredaron la selva a un ritmo vertiginoso (52,000 ha anuales entre 1970-1975; La Jornada, 1990 *in* Challenger, 1998). Para detener esto se formó en 1974 la paraestatal Compañía Forestal de la Selva Lacandona (Cofolasa), aunque taló 75,000m³ de madera tan sólo en 1984 (Wilkerson, 1985 *in* Challenger, 1998).

En 1972 Echeverría cedió 614,000 ha de selva a los Lacandones (sólo 66 familias), lo que generó conflicto con las etnias tzetzales y choles que tenían tierras otorgadas por regímenes anteriores y que se habían convertido en “invasores”, por lo que fueron

reubicadas en Nueva Palestina y Frontera Corozal (otrora las populistas Dr. Velasco Suárez y Frontera Echeverría; De Vos, 2002).

En 1976 PEMEX entra en escena al abrirse la zona de Marqués de Comillas para la exploración (no se ha descubierto petróleo dentro de la reserva Montes Azules), lo que acarreó la contaminación y accesibilidad a la zona por medio de la carretera fronteriza del sur, colonizándose formalmente a partir de 1983 por indígenas y mestizos bajo el auspicio de la SRA que no quiso fraccionar los latifundios aún existentes en Chiapas y recurrió a la selva como válvula de escape ante las demandas campesinas, estableciendo nuevos ejidos después de destruir la selva, a pesar de los suelos arenosos de la región.

La Reserva de la Biosfera Montes Azules fue establecida el 12 de enero de 1978 por López Portillo con una superficie de 331,200 ha, complicando aún más la tenencia de la tierra y sus fundamentos legales ya que abarcaba parte de la Comunidad Lacandona y algunos ejidos (supuestamente el área estaba deshabitada), con una población de 14,000 habitantes en 1976 (tzeltales, choles, tojolabales y tzotziles); los nuevos pobladores no conocen la región y emplean técnicas de producción inadecuadas para las condiciones climáticas y ecológicas de la selva, aunado a la falta de educación formal y analfabetismo que dificulta la adopción de métodos adecuados, lo que resulta en magras cosechas y condiciones de vida miserables. Se estima que por cada hectárea de selva desmontada se quema accidentalmente otra (50% de las perturbaciones en la selva es producto de las quemas). Asimismo por cada 1.5 ha de cultivo se siembran 8 ha con pastizales para potreros (para 1976 cada familia había perturbado 26 ha); en síntesis antes de 1990 se habían deforestado 140,000 ha de selva.

En el sexenio de Miguel de la Madrid se retomó un proyecto binacional (databa de la década de 1950), junto con Guatemala para construir una presa en el Río Usumacinta con

fines hidroeléctricos (Boca del Cerro), la cual hubiera inundado 700 km² de selva (incluyendo las zonas arqueológicas de Yaxchilán y Piedras Negras), el cual fue pospuesto debido a las presiones internacionales.

En el sexenio de Salinas se suspendieron las concesiones madereras, se reforzó la prohibición de tala de árboles (impuesta en 1988), se liquidó Cofolasa y limitó las talas agrícolas a acahuales de hasta 5 años de edad y se cancelaron los créditos para la ganadería (todo esto ante presiones nacionales e internacionales de diversos grupos).

Las condiciones de la población en general eran (y siguen siendo) deplorables, falta electricidad, agua potable, drenaje, energéticos, escuelas, clínicas de salud, maestros, médicos, etc. las cuales junto con las reformas al Artículo 27 Constitucional (se eliminó el reparto de ejidos) provocaron el levantamiento armado del Ejército Zapatista de Liberación Nacional (EZLN) el 1º de enero de 1994 (la guerrilla se creó desde mediados de los 70's; De Vos, 2002); para colmo, uno de los puntos de los acuerdos de paz de San Andrés Larrainzar es relajar las medidas de protección ambiental y dotar de nuevas tierras en la selva a sus casi 200,000 habitantes actuales. Como colofón a la problemática están el narcotráfico ya que plantíos de marihuana y otras drogas fueron descubiertos en áreas prístinas dentro de la selva gracias al aislamiento e inaccesibilidad que facilitaron estas actividades ilícitas (Medellín, 1991), la burocracia que obstaculiza cualquier tipo de programa ambiental, de desarrollo social o sustentable, la falta de participación de las comunidades al no tener beneficios inmediatos de los programas de desarrollo, falta de continuidad de los mismos (Challenger, 1998), así como mal manejo por parte de ONG's de instalaciones de investigación (e.g. Estación Biológica Chajul) que sólo buscan "ecoturistas" que les dejen dinero (esto ha sido publicado incluso en periódicos; Turati, 2003).

El cuidado y la preservación de la Selva Lacandona debe ser un tema de seguridad nacional; si se extingue lo poco que queda de ella el país entero entrará en una crisis ambiental de proporciones enormes ya que se perdería el sitio biológico más valioso del país (Medellín y Sarukhán, 2000).

Aunado a esto, la mera presencia de selva fomenta la acumulación de suelos (contrario a la erosión), la retención de agua de lluvia que mantiene el ciclo hidrológico, ambos servicios son vitales para el humano ya que cimientan la producción agrícola, la disponibilidad de agua (para consumo o generación de energía); otro servicio es la regulación atmosférica ya que las plantas liberan O₂ y absorben CO₂ (con lo que se disminuye el efecto invernadero, ya que este gas es el principal agente) y son los ecosistemas que fijan mayor cantidad de carbono. Independientemente del origen, filiación o asociación política de los colonizadores y sin dejar de reconocer las necesidades, no se puede permitir que la zona sea invadida y alterada. (Medellín y Sarukhán, 2000).

5. Mamíferos de México

La mastofauna mexicana es una de las más diversas del mundo, ocupa el 4° lugar (Ceballos y Brown, 1995), actualmente incluye cerca de 522 especies (Ceballos *et al.*, 2002a). El orden más diverso son los roedores con 233 spp. (45%), seguido de los murciélagos con 139 spp. (27%), carnívoros, cetáceos, insectívoros y lagomorfos. El número promedio de especies por género es de dos, aunque los hay con un alto número de especies como *Peromyscus* (46 spp), *Myotis* (19 spp.), *Chaetodipus* (18 spp.), *Neotoma* (17 spp), *Reithrodontomys* (13 spp), *Cryptotis* (13 spp) y *Sorex* (12 spp). México es un país con un alto porcentaje de especies endémicas, alrededor del 30% de las

especies (157). El mayor aporte proviene de los roedores, dada su alta diversidad y baja vagilidad; hay 112 especies endémicas, incluyendo 71 múridos, 14 heterómidos, 13 tuzas, 13 ardillas y un agutí. Los patrones de endemismos reflejan los orígenes biogeográficos y la capacidad de dispersión de los mamíferos. Los grupos con poco movimiento (tuzas y musarañas) presentan más endemismos, mientras que los más vágiles (murciélagos, carnívoros y cetáceos) tienen un endemismo reducido. La mayoría de especies endémicas son de tamaño pequeño. Debido a que en México se encuentran dos regiones biogeográficas (Neártica y Neotropical), hay una gran diversidad de mamíferos, los cuales pueden ser clasificados por su afinidad resultando un 29.3% (153 spp.) a la Neártica, 28.2% (147 spp.) a la Neotropical, 12.5% (65 spp.) son compartidas y 30% (157 spp.) son endémicas (Ceballos *et al.*, 2002a).

5.1 Especies extintas y en riesgo de extinción

Con relación a las especies en riesgo el problema fundamental es la falta de información acerca de su distribución y su tamaño poblacional actual, aunque se cree que el 30% de las especies se encuentran en alguna categoría de riesgo y por lo menos 13 se han extinguido en el último siglo; la crisis es más severa si se toma en cuenta la extinción de poblaciones y subespecies y la perspectiva de supervivencia de muchas es mínima si no se frenan los factores de deterioro y no se implementan planes adecuados de manejo y más estrategias efectivas de recuperación. Por ejemplo, en la Norma Oficial Mexicana publicada en el 2002 (NOM-059-ECOL-2001; SEMARNAT, 2002) indica que 295 especies y subespecies de mamíferos están amenazadas o en peligro de extinción, mientras que en las listas internacionales como la de la UICN están subrepresentados con

sólo 87 especies, debido a que carecen o hay deficiencia de datos, acerca de la biología y el estado de las poblaciones de las diferentes especies (Hilton-Taylor, 2000).

5.2 Mamíferos de la selva húmeda

El estudio de comunidades de mamíferos del Neotrópico se ha vinculado a las amenazas existentes, tales como las tasas de deforestación, la cacería excesiva o la degradación de hábitats primarios por la explotación intensiva de recursos (Arita *et al.*, 1990; Dirzo y Miranda, 1990; Medellín y Redford, 1992; Redford, 1992; Medellín, 1994; Medellín y Equihua, 1998; Ochoa, 2000; Ceballos *et al.*, 2002a; Dirzo y Mendoza, 2002, Estrada *et al.*, 2002). Los altos niveles de diversidad que caracterizan a la mastofauna asociada a las selvas húmedas tropicales, en donde algunos grupos muestran una radiación adaptativa compleja, representan elementos claves dentro de la dinámica de estos ecosistemas. Ambos aspectos han permitido resaltar el valor para la conservación de aquellos taxa más diversificados y cuyas interacciones ecológicas imponen, una sensibilidad elevada ante la pérdida de recursos asociados a la condición prístina de la selva. De estos grupos los murciélagos, los didélfidos y los pequeños roedores conforman la fracción dominante de especies y constituyen uno de los principales aportes de biomasa animal (Arita *et al.*, 1990; Ochoa, 2000). No obstante los proyectos que han evaluado los impactos ecológicos de actividades extractivas o de aprovechamiento de los recursos han considerado en muy pocos casos a estos grupos o han puesto mayor énfasis en otros (Ochoa, 2000).

5.2.1 Selvas de México

Las selvas de México tienen una amplia diversidad de fauna. Se han documentado 117 especies de mamíferos en la Selva Lacandona de un total estimado de 124; los murciélagos forman más de la mitad de las especies en la selva, seguidos de un 30-35%

de roedores. Muchos mamíferos (principalmente voladores y arborícolas) desempeñan papeles importantísimos en el mantenimiento de las poblaciones de ciertas plantas al ser polinizadores y dispersores de semillas (Bonaccorso, 1979; Medellín y Redford, 1992; Malcolm, 1995). Estudios recientes sugieren que algunos mamíferos medianos y grandes también juegan un papel crítico (Kays, 1999a), como el caso del agutí (*Dasyprocta punctata*) y la palma (*Astrocaryum standleyanum*) cuya dispersión de semillas es específica para este mamífero; otros frugívoros como los monos (*Alouatta* sp., *Ateles geoffroyi*), los prociónidos (*Potos flavus*, *Bassariscus sumichrasti*), los marsupiales (*Didelphis* sp., *Philander opossum*, *Marmosa* sp.) en el dosel y el tapir (*Tapirus bairdii*) y los venados (*Odocoileus virginianus*, *Mazama* sp.) en el sotobosque, consumen los frutos de varias especies y dispersan las semillas lejos de la planta madre (Dirzo y Mendoza, 2002).

En las selvas neotropicales (incluidas las mexicanas) expuestas a la fragmentación y a la cacería, muchos mamíferos de mediano y gran tamaño han sido erradicados, por lo que se habla de un “bosque vacío”, el cual en apariencia está intacto pero carece de la fauna (ecológicamente extinta) necesaria para el funcionamiento de los eventos reproductivos de muchos árboles (Redford, 1992), los cuales crecen en cúmulos al no existir la dispersión con lo que se crea un síndrome de defaunación, caracterizado por el empobrecimiento florístico del sotobosque (Dirzo y Mendoza, 2002). Por ello la defaunación (entre muchos otros factores) tiene implicaciones negativas en cuanto al funcionamiento y mantenimiento de los relictos de selvas húmedas en México (Challenger, 1998).

5.2.2 El dosel

En una revisión bibliográfica reciente de artículos sobre vertebrados arborícolas en zonas tropicales publicados en revistas científicas arbitradas entre 1988-1998, se encontró que los estudios ($n = 752$) se enfocaron en los mamíferos (73%), seguidos por las aves (23%) y al final los anfibios y los reptiles (4%). Con lo que toca a publicaciones el país más estudiado es Brasil (120), seguido por Madagascar (61), Costa Rica (55), Indonesia (43), Australia (35) y México (29) como los más importantes. Dentro de los mamíferos las publicaciones de los primates predominaron (336), seguidos por los murciélagos (105) y los roedores (55; Kays y Allison, 2001).

La mayoría de los mamíferos arborícolas estrictos están restringidos a las selvas tropicales (con excepción de los australianos que también habitan bosques subtropicales y templados). En el ámbito global cerca de 200 géneros de mamíferos no voladores se alimentan en los árboles (Emmons, 1995). Estas especies tienen una serie de adaptaciones en la locomoción que les confiere diferentes niveles de movilidad dentro del dosel y en consecuencia acceso a los recursos.

Los mamíferos ocupan muchos de los nichos alimenticios del dosel, los cuales incluyen a la frugivoría (el consumo y la dispersión de semillas), la depredación de otros animales y la herbivoría. Aproximadamente la mitad de la diversidad de las especies de mamíferos no voladores del Neotrópico son arborícolas o semiarborícolas (aquellos que pueden habitar tanto en el suelo como en los árboles). La disminución de la diversidad de especies a través del gradiente latitudinal de áreas tropicales a no tropicales es un patrón ecológico bien conocido (Willig *et al.*, 2003); ya desde la década de 1970 se empezaron a realizar estudios sobre comparación de faunas a lo largo del continente en los cuales se observó que conforme la latitud decrecía, la proporción de especies terrestres y

semiarbóricolas disminuía y la de arbóricolas y voladoras aumentaba (Fleming, 1973); en años recientes se ha encontrado que la riqueza específica de marsupiales y murciélagos (ambos grupos presentes en el dosel) se ajustan muy bien al patrón de latitudinalidad (Willig y Selcer, 1989; Willig y Gannon, 1997) al grado de ejemplificar el uso de un modelo para calcular la acumulación de especies de acuerdo con la latitud de un área determinada (Lyons y Willig, 2002).

La falta de información de pequeñas especies arbóricolas nocturnas (roedores y marsupiales), refleja las dificultades metodológicas para su estudio, ya que algunas especies raramente frecuentan el piso y no son observadas, a menos que se les capture en el dosel (pocas trampas son puestas más arriba de 5m de altura; Malcolm, 1995). En un estudio en Manaus, Brasil se ilustró la importancia del trampeo en los árboles ya que cuatro especies (de un total de 15) son arbóricolas exclusivas y tres más fueron capturadas con mayor frecuencia en el dosel (Malcolm, 1990).

Desafortunadamente el trampeo en los árboles rara vez se realiza y la información ecológica detallada de estas especies es prácticamente inexistente. Entre las principales dificultades en las investigaciones en el dosel están: la elección del sitio o la especie de estudio, el obtener una replicación adecuada, coleccionar datos en tres dimensiones, la complejidad ambiental, problemas logísticos para moverse entre los sitios de muestreo en el dosel y una posible interferencia con el objeto de estudio (Barker y Pinard, 2001); en general estas dificultades están relacionadas con las técnicas metodológicas de acceso al dosel y al considerable esfuerzo que requiere un muestreo de mediano a largo plazo (Kays, 1999b; Graipel, 2003).

Cerca del 60%-70% de la biomasa de los mamíferos no voladores de la selva se encuentra en el dosel (Malcolm, 1995). La riqueza en la fauna arbóricola en las selvas

tropicales ha sido atribuida a las grandes oportunidades que da la subdivisión de un hábitat estructuralmente complejo y los recursos que provee, particularmente la abundancia en la cosecha de frutos que esta disponible en diversos grados a lo largo del año (Malcolm, 1990, 1991, 1995).

6. El Fenómeno de El Niño

6.1 Antecedentes

A este fenómeno se le llama así ya que ocurría cerca de la navidad y se decía que era el “Niño Jesús”; hay evidencias que los antiguos incas ya lo conocían y fue el causante de las grandes sequías de 1789-1793 en la India, donde 600,000 personas murieron (Supple, 1999).

En México, se tienen registros históricos de sequías asociadas de manera preliminar al Niño desde el siglo V en donde varias de las culturas prehispánicas se colapsaron, como la maya en la Península de Yucatán y la teotihuacana en el Altiplano Central; durante la época colonial las sequías provocaron malas cosechas, encarecimiento de los granos básicos y descontento de la población en general (Jáuregui, 1997).

En épocas recientes ha tenido impactos económicos negativos en la economía mundial, ya que durante el evento de 1982-1983 las pérdidas en Centroamérica y México ascendieron a 600 millones de dólares (Magaña *et al.*, 2003). El último evento severo de El Niño y su contraparte La Niña (llamado así simplemente para distinguirlo de El Niño) a nivel mundial, se registro en 1997-1998 alcanzando sus puntos álgidos en diciembre de cada año respectivamente; al finalizar había transformado los patrones climáticos en todo el mundo, matado a 2,100 personas y provocando daños por 33 millones de dólares. Este

evento fue el primero en el que se pudieron predecir y prevenir algunos de sus efectos (inundaciones, sequías, etcétera; Mc Phaden, 1999; Supple, 1999).

6.2 Dinámica

La dinámica se explica de la siguiente manera: el océano Pacífico contiene enormes masas de aguas frías y cálidas; en los últimos 50 años, el ciclo de esas aguas ha creado las condiciones del Niño (31% de las veces) y de la Niña (23%; Supple, 1999). En condiciones normales los vientos alisios mantienen un equilibrio entre las aguas cálidas del Pacífico occidental y las frías del oriental, en donde la termoclina (el límite entre ellas), rica en nutrientes, se encuentra a 40m bajo la superficie. Durante el fenómeno del Niño la presión atmosférica disminuye cerca de Tahití y aumenta al norte de Australia. Con el sistema de alta presión los vientos alisios del Pacífico que corren al oeste se ven afectados, permitiendo que la superficie del Pacífico (150m de profundidad) calentada por el sol, se extienda hacia el este; esto crea una banda de aguas cálidas que recorre el Pacífico ecuatorial sobre las aguas frías ricas en nutrientes, bloqueando la corriente ascendente americana y provocando escasez de alimentos. En el Ecuador donde la nubosidad es intensa debido a la convergencia de los vientos alisios del norte y sur, se forman más nubes. Atraída hacia el sur por una presión atmosférica inferior, la corriente de chorro subtropical acarrea las nubes del Pacífico al este y aumenta la frecuencia de las tormentas en esa región. Siguiendo su curso hacia el sur de Norteamérica, la corriente de chorro corta la capa superior de las tormentas del Atlántico que van al oeste reduciendo la formación de huracanes en ese océano (Glynn, 1988; Supple, 1999; Holmgren *et al.*, 2001; Figura 1)

El de la Niña es un mecanismo inverso al Niño, la presión atmosférica sube en Tahití y baja en Australia. Los vientos alisios que soplan al oeste son intensos e impulsan las aguas cálidas de la superficie del mar más hacia el oeste de lo normal (rumbo a Asia). Las aguas profundas y frías suben a lo largo de América y los nutrientes abundan y la evaporación disminuye evitando la formación de nubes y tormentas en la región. La alta presión atmosférica sobre Tahití separa las formaciones de nubes ecuatoriales. La corriente de chorro subtropical se debilita por las mismas causas, dejando que los huracanes del Atlántico se desplacen hacia el oeste y cobren fuerza. (Supple, 1999; Holmgren *et al.*, 2001; Figura 1).

El Niño, y su contraparte La Niña, modifican también los patrones de precipitación en México. En general, durante los inviernos de El Niño, la precipitación aumenta en el noroeste de México, mientras que disminuye en el Istmo de Tehuantepec, caso contrario que para La Niña en cuyos inviernos las lluvias disminuyen en el noroeste y aumentan en el Istmo de Tehuantepec (Magaña *et al.*, 2003).

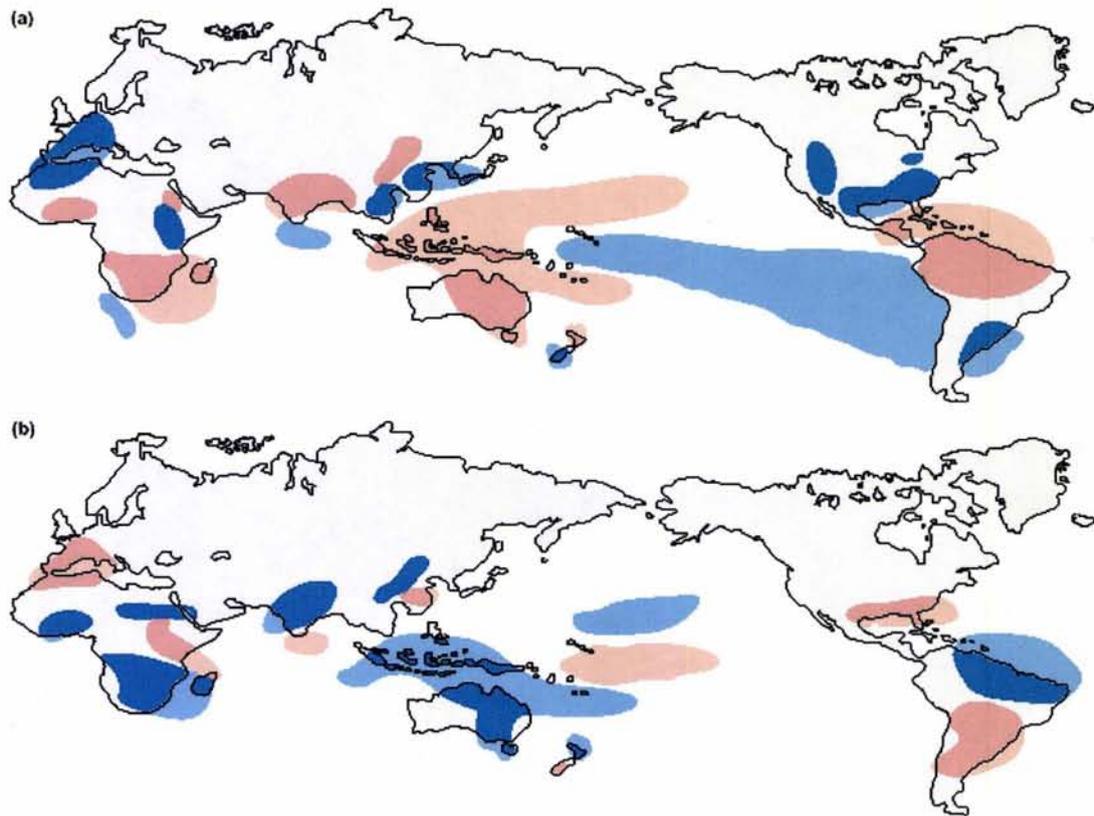


Figura 1. Dinámica de La Oscilación Sureña de El Niño (ENSO por sus siglas en inglés). Las regiones azules (oscuras) exhiben un incremento en la precipitación y las anaranjadas (claras) condiciones secas durante el fenómeno de El Niño (a) y su contraparte La Niña (b).

6.3 Consecuencias Ecológicas

6.3.1 Hábitat

El fenómeno del Niño tiene fuertes consecuencias ecológicas con efectos pronunciados en las comunidades de plantas y animales en una amplia gama de ecosistemas terrestres. En los trópicos húmedos ocasiona condiciones soleadas, secas y cálidas. La sequía puede inducir un incremento en el reclutamiento de semillas, crecimiento poblacional de las plantas del sotobosque (asociado con altos niveles de mortandad de árboles) y un incremento en la producción de frutos (Holmgren *et al.*, 2001); también ocurre una escasez de frutos en la estación seca posterior al Niño limitando el éxito reproductivo, debido a que la producción de ellos durante el Niño consume las reservas energéticas de las plantas y muchos vertebrados, como aves y mamíferos (arborícolas, semiarborícolas o terrestres), como monos, tlacuaches, roedores y otros frugívoros sufren alta mortandad (Wright, *et al.*, 1999; Holmgren *et al.*, 2001).

Los bosques primarios de la cuenca Amazónica son relativamente resistentes a los efectos asociados a eventos severos de El Niño (Williamson, *et al.*, 2000), sin embargo en 1997 la cuenca Amazónica sufrió una de las sequías más severas de este siglo, asociada a este fenómeno. En la Selva Lacandona el evento del Niño de 1997-1998 ocasiono una sequía (la temporada de lluvias se atraso 2 meses) y la productividad primaria bajo y ocurrió una disminución en las poblaciones de los frugívoros (Zarza, 2001).

6.3.2 Fauna

En la fauna terrestre, aparte de la relación escasez de frutos-mortandad de frugívoros, los efectos del fenómeno del Niño han sido poco documentados (e.g. existen trabajos recientes donde se reporta como las condiciones de El Niño afectan el éxito reproductivo de las aves; Nott *et al.*, 2002).

Uno de los pocos efectos estudiados ha sido el crecimiento abrupto de las poblaciones de pequeños mamíferos (“ratadas”), asociadas al aumento de lluvias provocadas por el Niño en las regiones semiáridas del oeste de Sudamérica (Meserve *et al.*, 1995; Lima y Jaksic, 1999; Lima, *et al.*, 1999). Las lluvias parecen aumentar la productividad primaria al aumentar la producción de herbáceas y los bancos de semillas y, por ende, hay un aumento en la abundancia de pequeños mamíferos y sus depredadores que alcanzan niveles poblacionales 20 veces mayores a los normales (Jaksic *et al.*, 1997). Por otro lado en un estudio similar durante el evento de 1997-1998 en la región semiárida del NO de México, el Niño no produjo gran cantidad de lluvia (como en otras regiones del país) y se observó lo contrario a Sudamérica ya que las poblaciones de roedores se redujeron durante él (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 2003). En un estudio poblacional a largo plazo con la especie de roedor más abundante (*Liomys pictus*) de la región de Chamela Jalisco, se encontró durante el mismo evento de 1997-1998 tampoco hubo un aumento en la precipitación, por lo que las densidades se mantuvieron estables, sin embargo en el evento de 1991-1992 hubo un drástico aumento en la precipitación y las densidades cayeron notablemente (Hernández, *et al.*, 2002).

Los eventos del Niño recurrentes pueden ser críticos para especies con poblaciones pequeñas y geográficamente restringidas que se recuperan lentamente. Aunque un evento severo del Niño ocurre en promedio cada 12 años, se puede dar con sólo 5 de separación y pueden estar relacionados con actividades humanas. Aunque estos efectos no tengan influencia directa en las poblaciones, su interacción con los efectos naturales pueden disminuir nuestra habilidad para entender las causas de las alteraciones del Niño y sus marcados impactos en la vida tanto marina como terrestres (Glynn, 1988).

7. Justificación

Las alteraciones sobre la condición primaria de las selvas, reducen la riqueza específica de las comunidades de mamíferos, incrementan la abundancia relativa de especies que utilizan eficientemente los recursos disponibles en ambientes secundarios (e.g., generalistas semiarborícolas) y provocan la extinción local de aquellos más sensibles (e.g., arborícolas estrictos y especialistas tróficos dependientes de los recursos disponibles en hábitats no perturbados).

Debido a que la relación entre la estructura de la vegetación en hábitats perturbados (agroecosistemas) y la diversidad de mamíferos en México no está bien documentada (existen algunos trabajos con mamíferos en cultivos de café en Veracruz; Gallina *et al.*, 1996), que los cacaotales pueden ser una alternativa para el mantenimiento de la diversidad de aves migratorias en Tabasco (Greenberg *et al.*, 2000) y que no se conoce de qué manera actúa el fenómeno del Niño en las comunidades de pequeños mamíferos neotropicales del país:

Se estudió la dinámica poblacional de la comunidad de pequeños mamíferos en diferentes hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas analizando el posible efecto que tuvo el fenómeno del Niño de 1997-1998 en la región, ya que es necesario ahondar en el estudio de dicha relación y las posibles implicaciones que podría tener para la conservación de mamíferos y fauna en general, para poder predecir sus efectos a futuro en las selvas altas.

III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar y comparar algunas de las relaciones que existen entre la comunidad de pequeños mamíferos no voladores con la estructura vegetal de diversos hábitats en la Selva Lacandona, posteriormente al efecto del Niño de 1997-1998.

OBJETIVOS PARTICULARES

OP1: Evaluar la composición y diversidad de la comunidad de pequeños mamíferos tridimensionalmente en relación a la estructura vegetal de un hábitat natural (SAP), uno en recuperación (acahual) y otro perturbado por el hombre (cacaotal).

OP2: Evaluar si en la comunidad de pequeños mamíferos de la región existió una influencia del fenómeno de El Niño de 1997-1998 al compararla con los datos obtenidos en 2001-2002.

OP3: Conocer si los mamíferos medianos se encuentran asociados a los diferentes tipos de vegetación.

OP4: Evaluar y comparar los niveles de diversidad que sustentan los cacaotales, respecto a los otros hábitats.

HIPÓTESIS

Ha1: La composición y diversidad de la comunidad de pequeños mamíferos está relacionada positivamente con la estructura vegetal de cada tipo de hábitat, por lo que espero que este correlacionado negativamente con el grado de perturbación de los mismos.

Ho1: La composición y diversidad de la comunidad de pequeños mamíferos **no** está relacionada positivamente con la estructura vegetal de cada tipo de hábitat **ni** negativamente con el grado de perturbación de los mismos.

Ha2: El fenómeno del Niño tiene influencias negativas en las poblaciones de pequeños mamíferos y en la comunidad en general a través del tiempo (1997-1998), por lo que existen un incremento de las poblaciones y cambios en la composición de la comunidad posterior a este fenómeno (2001-2002) en los diversos hábitats.

Ho2: El fenómeno del Niño **no** tiene influencias negativas en las poblaciones de pequeños mamíferos **ni** en la comunidad en general a través del tiempo (1997-1998), por lo que **no** existe un incremento de las poblaciones de pequeños mamíferos posterior a este fenómeno (2001-2002) en los diversos hábitats.

Ha3: Los mamíferos arborícolas medianos son más abundantes en un hábitat no perturbado (SAP), que en hábitats con diferentes grados de perturbación.

Ho3: Los mamíferos arborícolas medianos **no** son más abundantes en un hábitat sin perturbar (SAP), que en hábitats con diferentes grados de perturbación.

Ha4: Los cacaotales mantienen valores de diversidad altos con respecto a otros hábitats perturbados (milpas, potreros), inferiores a los no perturbados (SAP) y similares a los que están en recuperación (acahuales).

Ho4: Los cacaotales **no** mantienen valores de diversidad altos con respecto a otros hábitats perturbados (milpas, potreros), inferiores a los no perturbados (SAP) y similares a los que están en recuperación (acahuales).

IV. ÁREA DE ESTUDIO

1. Localización regional

El estado de Chiapas tiene 74,211 km², es el estado con mayor número de ejidos del país y con una de las tasas más altas de apertura de nuevas tierras para uso agropecuario (Flores-Villela y Gerez, 1994). De 1981 a 1992 la superficie de vegetación natural se redujo en un 7% y la perturbada aumento un 5%, los bosques de coníferas disminuyeron un 1.5%, los de encino y mesófilos un 14.4%, y las selvas altas un 10%; de acuerdo a estos datos en 1992 el bosque de coníferas comprendía 11.71% de la superficie estatal, los de encino un 3.74%, los mesófilos un 0.37%, bosque tropical perennifolio y subcaducifolio 22.05%, y bosque tropical caducifolio 3.68% (Flores-Villela y Gerez, 1994).

El área de estudio se encuentra en la Región Terrestre Prioritaria (RTP) Lacandona entre las coordenadas extremas: 16° 04' 12" a 17° 26' 24" N - 90° 22' 48" a 92° 02' 24" W. Se ubica en el extremo SE del país (frontera con Guatemala) dentro de los municipios de Altamirano, Las Margaritas, Ocosingo, Palenque, Benemérito de las Américas y Marqués de Comillas, en Chiapas y Tenosique en Tabasco con una superficie de 12,988 km² (Arriaga *et al.*, 2000).

2. Características físicas

2.1 Clima

Las condiciones climáticas de la región son determinadas por los vientos alisios que soplan del NO en verano y otoño y por los contralisios y masas de aire polar durante el invierno y la primavera (Huerta, 2003).

El tipo de clima característico según la clasificación de Köppen modificada (García, 1973 *in* Zarza, 2001) es Am (W') cálido húmedo, con una temperatura media anual 25 °C y >18 °C en el mes más frío. Presenta lluvias todo el año con una precipitación pluvial anual promedio de 3000mm y de 0-60mm en el mes más seco (Arriaga *et al.*, 2000). La estación lluviosa va de mayo a diciembre (período en el cual cae el 91% de la lluvia; Zarza, 2001), siendo septiembre y octubre los meses con mayor precipitación; la estación seca comprende de enero a abril.

2.2 Geología

La región está dentro de la provincia morfotectónica de la Sierra Madre de Chiapas, en los plegamientos norteños y la subprovincia de las mesetas. Presenta geoformas como sierras, valles aluviales y cañadas con los siguientes tipos de suelo: Leptosol lítico (LPq): Suelo somero, limitado en profundidad por una roca dura o capa cementada continuas dentro de una profundidad de 10 cm a partir de la superficie. 67% de la superficie y Nitisol háplico (NTh): Suelo con un horizonte árgico, subsuperficial, con un contenido de arcilla muy alto (al menos en los 150 cm superficiales) y una textura franco arenosa o muy fina; carece de plintita (mezcla, rica en hierro y pobre en materia orgánica que se ve como manchas rojas); carece de cantidades significativas de C orgánico. 33% de superficie (Arriaga *et al.*, 2000).

Las tierras altas de Chiapas (400-2200 msnm) son en su mayoría limosas con algunas areniscas y extrusiones volcánicas; la mitad oeste de la selva es montañosa (1750m en promedio) con montañas cársticas que corren del NO al SO y estrechos valles intermontanos conocidos como “Las Cañadas” y mesetas con lagos calcáreos que drenan subterráneamente, formando cuencas endorreicas (Medellín, 1996). La mitad este esta principalmente constituida por planicies aluviales a altitudes bajas (80-150 m), con lomeríos aislados y valles, como rasgos destacados; mucha de la geología regional se sustenta en rocas marinas y sedimentarias en transición del Cretácico Medio al Terciario temprano.

2.3 Hidrología

La Selva Lacandona está dentro de la cuenca del río Usumacinta, delimitada al N por los ríos Usumacinta y Tulijá y las sabanas y zonas inundables de Tabasco, al E por los ríos Usumacinta y Salinas y el Petén Guatemalteco, al S por el Río Lacantún y al O por las tierras altas del centro de Chiapas y el Río Perlas. Dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules se incluyen las lagunas El Ocotol, Lacanjá y Miramar, siendo esta última la más grande con 79 km² (Arriaga *et al.*, 2000).

3. Vegetación

Los tipos de vegetación predominantes son: Selva Alta Perennifolia (SAP) que es la comunidad vegetal donde el dosel sobrepasa los 30 m de altura y más del 75% de las especies conservan sus hojas todo el año y abarca el 75% de la superficie de la región, las áreas con fines agrícolas, pecuarios y forestales que presentan actividades inducidas por el hombre para su beneficio (pueden ser permanentes o de temporal) con el 19% de la

superficie y el bosque mesófilo de montaña que es aquel bosque con vegetación densa, muy húmedos, templados y sólo se presenta en laderas superiores a 800 m con el 6% de la superficie. Existen más de 4,000 especies de plantas vasculares (15-20% del total del país en menos del 1% de la superficie; Arriaga *et al.*, 2000).

4. Importancia

Es una región crucial, la de mayor riqueza biológica del país (Medellín, 1994). Existen numerosos tipos de vegetación y gradientes altitudinales (la vegetación dominante es la selva alta perennifolia SAP; Medellín, 1994; Arriaga *et al.*, 2000). Es el límite de distribución más septentrional de numerosos taxa de Centro y Sudamérica de flora y fauna; presenta fenómenos naturales extraordinarios ya que es la localidad de la única familia endémica de México (Familia Lacandoniaceae) en cuyas flores las estructuras masculinas están rodeadas por las femeninas (Mártinez-Ramos y Ramos, 1989). La integridad funcional es aún excelente, ya que posee una serie de procesos del ecosistema como productividad, control de erosión, conservación de recursos hídricos, etc. Un plan de manejo fue postulado en 1992, cuyo propósito es crear zonas de amortiguamiento y regular los usos del suelo bajo una visión realista para la conservación y el desarrollo sustentable. En agosto de ese mismo año se establecieron cuatro áreas naturales protegidas (810 km²) adicionales a Montes Azules: La Reserva de la Biosfera Lacantún (619 km²), Área para la Protección de Flora y Fauna Chan-Kin (122 km²) y los Monumentos Naturales de Bonampak (44 km²) y Yaxchilán (26 km²). La Reserva Comunal Sierra de la Cojolita, que fue establecida por los Lacandones, es la única conexión con vegetación primaria (35,000 ha; Estrada *et al.*, 2002) entre la Reserva de la Biosfera Montes Azules y los Monumentos Naturales de Bonampak y Yaxchilán con las

áreas protegidas de Guatemala; en total 4122 km² están dentro de áreas protegidas (Herrera-MacBryde y Medellín, 1997). La región constituye un continuo de las regiones de Calakmul y Sian Ka'an a través de las áreas forestales del sur del Punto Put en Q. Roo y de las selvas del Petén guatemalteco que interconectan ambas zonas de México (Arriaga *et al.*, 2000). Su extensión, conectividad, hidrología y potencial como reservorio de carbono, sugieren una excelente integridad ecológica funcional.

Es uno de los pocos sitios del país con gran diversidad de vertebrados de gran talla; en 1957 durante las campañas de sanidad en busca de brotes de fiebre amarilla a través de los ríos Usumacinta y Lacantún Miguel Álvarez del Toro (1985) refiere la “abundancia” de mamíferos mayores como jaguares (*Panthera onca*) y tapires (*Tapirus bairdii*), así como zopilotes rey (*Sarcoramphus papa*).

Tiene un alto valor para la conservación ya que se conecta con la Reserva Maya en Guatemala y la Península de Yucatán (Arriaga *et al.*, 2000). Presenta las selvas más altas de México con árboles de hasta 60-65 m. Es un refugio primario del Pleistoceno; además, en varias localidades se presenta un gradiente de distribución altitudinal fuera de lo común ya que pinos, encinos o bosque mesófilo están a menor altura que la SAP. Es la única región con poblaciones de guacamaya roja (*Ara macao*) y de algunos mamíferos (e.g. *Metachirus nudicaudatus*); es donde hay mayor número de especies de murciélagos en México. Existen del 15%-20% de plantas vasculares del país (4000 spp.) en menos del 1% de la superficie, 50% del total de peces dulceacuícolas de Chiapas (40 spp.), 109 especies de herpetofauna, 340 de aves (1/3 del total mexicano) y 117 de mamíferos (más del 25% de México; Medellín, 1996).

5. Sitios de estudio

El trabajo se realizó en el límite sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en la planicie del Río Lacantún dentro del municipio de Marqués de Comillas (llamado así por el terrateniente dueño de la región a principios del siglo XX; De Vos, 1981); la bases logísticas fueron la Estación Biológica Chajul (16° 07' 31.1" N, 90° 56' 13.4" O; 120 msnm) y el ejido Playón de la Gloria ubicado a 5 Km. al NE de la estación (16° 09' 31.9" N, 90° 53' 78.2" O) (Figura 2). La precipitación promedio es de 3000 mm (88% de la cual ocurre de mayo a noviembre) y el promedio de temperatura anual es de 24.5 °C (Medellín y Equihua, 1998).

La altura promedio del dosel en la selva es de 30m (con árboles emergentes de más de 60m); las especies dominantes en ella incluyen *Dialium guianense*, *Licania platypus* y *Guarea glabra*; en los acahuales la mayoría de los árboles miden cerca de 8m con *Cecropia obtusifolia* y *Schizolobium parahybum* como especies dominantes y en los cultivos de cacao (*Theobroma cacao*) el promedio de altura es de 6m.

Las parcelas muestreadas de selva y acahual (4 ha), representan menos del 0.001% del total de área de la reserva (331,200 ha; SEMARNAP, 1995).

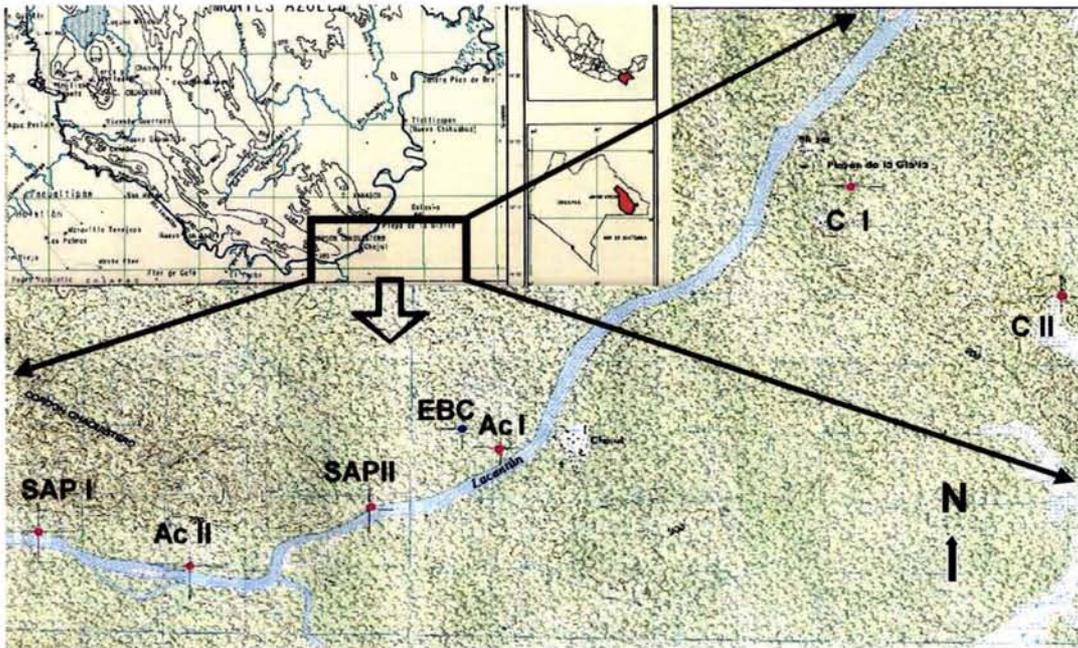


Figura 2. Ubicación del área de estudio con la localización de las parcelas de muestreo. SAP= Selva Alta Perennifolia; SAP I ($16^{\circ}06'14.2''N$, $90^{\circ}59'09''O$), SAP II ($16^{\circ}06'21.62N$, $90^{\circ}56'00''O$). Ac= Acahual; Ac I ($16^{\circ}06'55''N$, $90^{\circ}56'00''O$), Ac II ($16^{\circ}05'57.9''N$, $90^{\circ}58'14''O$). C= Cacaotales; C I ($16^{\circ}08'7.92''N$, $90^{\circ}52'8.95''O$), C II ($16^{\circ}09'1.4''N$, $90^{\circ}53'36.1''O$). EBC= Estación Biológica Chajul ($16^{\circ}07'31.1''N$, $90^{\circ}56'13.4''O$).

V. MÉTODOS

1. Diseño del trampeo

Los sitios seleccionados para las parcelas de captura constituyen masas continuas de vegetación representativa de cada tipo de hábitat (SAP, acahual y cacaotal) y alejadas de los sectores más perturbados (carreteras, poblados, etc.); en el caso de la SAP y el acahual se utilizaron las mismas parcelas que en los estudios anteriores al Niño (Medellín, 1992) y durante dicho fenómeno (Zarza, 2001), para que las comparaciones tuvieran validez.

2. Métodos de captura

2.1 Captura de roedores y didélfidos pequeños

Se trazaron parcelas de 90m x 90m (.81ha), 1 control y 1 réplica por hábitat (n=6), separadas mínimo 500m entre sí (para evitar una pseudoreplicación), divididas en 10 filas x 10 columnas para cada sitio, conteniendo c/u 130 estaciones de trampeo aproximadamente. Dentro de cada parcela se desplegaron 130 trampas Sherman plegadizas de 8 x 9 x 23cm para captura de animales vivos; 100 en el suelo (1 cada 10m) y 30 sobre rejillas de alambre colocadas en estructuras arbóreas (ramas y lianas) a una altura de 2-3m y en un radio no mayor a 3m alrededor de la estación de muestreo más cercana (3 por línea, distancia variable); todas las trampas se cebaron con una mezcla de crema de cacahuete, hojuelas de avena y esencia de vainilla.

2.2 Captura de didélfidos y mamíferos medianos

Se utilizaron las mismas parcelas que para los roedores. Se desplegaron 25 trampas Tomahawk de 25 x 25 x 65cm para captura de tlacuaches y mamíferos de talla media en el suelo (1 cada 20m) cebadas con sardinas en tomate y para la captura de mamíferos arborícolas se utilizaron de 2-3 trampas en los árboles dispersas en la parcela (dependiendo de la disponibilidad de árboles adecuados para la colocación de las mismas) a una altura variable entre 10->25m, cebadas con plátanos. Para la captura de los arborícolas se utilizó una cuerda para trepar al dosel (se eligió esta técnica por ser de las más sencillas y accesibles económicamente, por encima de otras como las escaleras colgantes, torres, andamios, grúas, etc.; Barker y Pinard, 2001), y posteriormente colocar las trampas Tomahawk por medio de un sistema de cuerdas y poleas, siguiendo el método descrito por Kays (1999b).

2.3. Tratamiento de los individuos capturados

Todos los animales capturados fueron identificados a nivel de especie, medidos (medidas convencionales LT, LC, LP, LO) por medio de una cinta métrica y un vernier, pesados por medio de balanzas pesolas (hasta 300 gr para los pequeños y 5 kg. para los medianos), sexados (condición reproductiva), marcados con aretes metálicos (oreja derecha) y liberados en el sitio de captura. La estructura de edades (juveniles, subadultos y adultos) se basó en caracteres morfológicos como tamaño, pelo y condición reproductiva (Medellín, 1992).

3. Datos climáticos

Se recabaron los datos de temperatura (°C) y precipitación pluvial (mm) desde 1992 hasta el 2002 (fecha en que concluyó el estudio) en la estación meteorológica de la Comisión Federal de Electricidad (CFE) en el ejido Playón de la Gloria, para observar el comportamiento de las condiciones meteorológicas y, con ello, compararlas con los datos obtenidos durante el evento del Niño (Zarza, 2001) y antes de éste (Medellín, 1992), para elaborar un diagrama climático.

4. Vegetación

La estimación de la cobertura que brinda la vegetación a la fauna depende de su fisonomía horizontal con parámetros como la densidad (por especie), cobertura (número de individuos, %), área basal de los árboles por medio del Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) y vertical como la estratificación (clasificarla en herbáceo, arbustivo o arbóreo), altura y cobertura del dosel (obstrucción visual; Ojasti, 2000). La cobertura puede presentar drásticos cambios estacionales y estar limitada por períodos de sequía, inundación o reproducción. Para caracterizar la estratificación vertical del follaje dentro de los hábitats, se midió la altura del dosel con un clinómetro, se clasificaron los árboles en una de las siguientes categorías: 2-5m, 5-10m, 10-25m y >25m y se tomó la cobertura del dosel, de acuerdo a mi criterio personal (4 categorías, siendo 1 el menor grado de cobertura y 4 el máximo). Todas las variables se midieron en un transecto de 3 x 90m dentro de cada una de las parcelas y se identificaron todas las especies de plantas dentro de dichos transectos y la forma de vida de cada una.

5. Cronograma

El estudio se llevó a cabo de octubre de 2001 a octubre de 2002 a través de las temporadas húmeda y seca con un muestreo bimestral de cuatro noches por cada tipo de hábitat (la 4ª noche se implementó para hacer un muestreo más completo); se procuró en la medida de lo posible realizar los muestreos durante el período de luna nueva para evitar el fenómeno de fobia lunar que ocurre en los roedores (Wolfe y Summerlin, 1989). Asimismo, se efectuaron dos muestreos de prospección en febrero y junio de 2001 para establecer los métodos de captura y la forma de colocar las trampas Tomahawk en los árboles y otra visita posterior para caracterizar la vegetación en diciembre de 2002.

6. Análisis estadísticos

Para calcular si los datos climáticos presentaron diferencias antes, durante y después del fenómeno de El Niño, se promediaron los datos de temperatura y precipitación para compararlos entre sí por medio de una ANOVA de 1 vía de Kruskal-Wallis (Zar, 1984) y después con una prueba de t' de student modificada por Hutcheson para ver que tanto variaban los datos entre los tres períodos, utilizando el programa STATISTICA (StatSoft, 2000).

Puesto que la comunidad de pequeños mamíferos está sujeta a tasas de mortandad, número de nacimientos (reclutamiento), tasas de supervivencia, inmigración y emigración constantes, características de los movimientos poblacionales como la dispersión de los juveniles en busca de territorios (los cuales no pueden ser separados de los nacimientos y las muertes), se consideran como poblaciones abiertas (siguiendo el modelo de Jolly-Seber; Pollock *et al.*, 1990; Lancia *et al.*, 1996). Los modelos de captura-recaptura asumen que: 1) todos los individuos de una población tienen la misma

probabilidad de ser capturados en un muestreo dado “x” y recapturados en muestreos subsecuentes; 2) la supervivencia del tiempo “x” al tiempo “x”+1 es la misma en todos los individuos marcados; 3) los individuos no pierden sus marcas y estas son siempre leídas correctamente, y 4) el tiempo entre la captura, el manejo y la liberación es insignificante comparado con los intervalos entre los muestreos (Nichols y Pollock, 1983; Pollock *et al.*, 1990; Medellín, 1992).

El éxito de captura se obtuvo al dividir el número total de capturas de todos los individuos de todas las especies entre el número total de noches-trampa (se expresa en porcentaje).

De cada especie se obtiene una abundancia dada por el número de individuos capturados (no se toma en cuenta las recapturas) a lo largo de todos los muestreos.

Para calcular la diversidad de especies se utilizó el índice de Shannon-Wiener (H') expresado por la ecuación: $H' = -\sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción de la especie “i” dentro de una comunidad. Este índice asume que los individuos son muestreados aleatoriamente en una población infinita y que todas las especies están representadas en el muestreo (Magurran, 1988). Asimismo, se calculó el valor de la riqueza (S), que es el número de especies capturadas, la diversidad máxima ($H' \text{ max} = \ln S$) que representa la diversidad de la comunidad en el supuesto de que todas las especies tengan la misma abundancia, y la equitatividad ($J' = H' / H' \text{ max}$) que indica cómo se distribuyen los individuos dentro de cada especie y representa el valor entre la diversidad observada (H') y la diversidad máxima ($H' \text{ max}$); el valor es de 0-1 donde el uno es el “ideal” en donde todas las especies son igual de abundantes dentro de la comunidad (Magurran, 1988).

Se compararon los valores de diversidad de acuerdo a los taxa (por separado y en conjunto) presentes en el muestreo dentro de cada tipo de hábitat, mediante una prueba de

t' de student modificada por Hutcheson y el valor obtenido se comparó a su vez con el valor de tablas (dado por los grados de libertad) para ver si había diferencias significativas entre los hábitats. Para calcular los grados de libertad se consideró una alfa (α) de 0.05 (Zar, 1984). Por otro lado se compararon los valores de densidades promedio entre el presente estudio y los obtenidos durante el fenómeno de El Niño de 1997-1998.

Se calculó el índice de Simpson para establecer la similitud de las comunidades de pequeños mamíferos entre los hábitats, el cual permite hacer estimaciones precisas a pesar de la discrepancia entre el número de especies compartidas.

Para evaluar la representatividad de los taxa muestreados entre los diferentes hábitats, se elaboraron curvas acumulativas de especies para cada grupo y una global que incluye a los mamíferos medianos, así como curvas bajo el modelo teórico de Clench: $v2 = (i * v1) / (1 + (j * v1))$ (Soberón y Llorente, 1993) por medio del programa estadístico Statistica (1984-2000) para predecir el número total de especies esperadas dentro de cada hábitat y para cada taxa y su variación en cuanto al tiempo de colecta.

Para calcular el tamaño poblacional de roedores y didélfidos se empleó el método del número mínimo de individuos vivos (NMIV; Krebs, 1966), ampliamente utilizado y probado como índice de abundancia en estudios demográficos de captura-marca-recaptura para pequeños mamíferos (Ceballos, 1989; Malcolm, 1990; Medellín, 1992; Mares y Ernest, 1995; Zarza, 2001, Davis *et al.*, 2003) ya que no es sensible a los cambios de porcentaje de recaptura y toma en cuenta a los individuos que por alguna causa no se capturaron en un período particular de tiempo pero sí en los subsecuentes; la desventaja de este método es que se puede subestimar a la población debido a los efectos de la heterogeneidad y la trampofilia (Nichols y Pollock, 1983; Ceballos, 1989). Las densidades poblacionales se calcularon a partir de I_{ha} para estandarizar el muestreo en

toda la comunidad, ya que sólo se obtuvo el área efectiva de trampeo de algunas especies (suficiente número de recapturas) y para que los datos fueran fácilmente aplicables a las unidades de biomasa estándar (g/ha).

La biomasa se define como la sumatoria de los pesos de todos los individuos por unidad de área (Malcolm, 1995; Mares y Ernest, 1995) y se calculó promediando el peso en la 1ª captura de cada período de muestreo de todos los individuos adultos de una misma especie. Si algún individuo no fue recapturado en un muestreo particular (habiendo sido capturado previamente), pero sí lo fue en un muestro subsecuente se le asignó el peso promedio entre dichos muestreos (previo y posterior) para el faltante (Mares y Ernest, 1995). La biomasa se calculó para cada grupo por separado y globalmente, en los diferentes hábitats y a través del período del muestreo con un área de 1 ha estándar en cada una de las parcelas.

La proporción sexual (hembras-machos) fue calculada para todas las especies en las que, al menos, se capturó un individuo de cada sexo dentro de los diferentes hábitats.

Para estimar la estructura de edades de la comunidad, los individuos capturados se agruparon dentro de tres clases distintas: jóvenes, subadultos y adultos (Medellín, 1992; Chávez 1993; Mares y Ernest 1995; Zarza, 2001) con base en sus características morfológicas como tipo de pelaje, tamaño y masa corporal para cada tipo de hábitat.

Algunos parámetros demográficos (número de machos y hembras capturados, proporción sexual, edad, densidad y biomasa) se resumen en el Apéndice III.

El reclutamiento se definió como la aparición de individuos sin marcar en la población, los cuales se incorporaron a ella por la reproducción *in situ* y/o por la inmigración de áreas aledañas (Ceballos, 1989; Chávez, 1993); en el supuesto de que la población residente sea marcada (animales capturados en distintos períodos), la aparición de nuevos

adultos y/o subadultos se debe a inmigraciones, mientras que la de jóvenes y/o subadultos es atribuida a individuos destetados en el sitio dentro de la parcela en el período de muestreo; el reclutamiento se calculó para todas las especies de roedores y didélfidos dentro de cada hábitat.

Se calculó el movimiento de todos los individuos capturados más de una vez agrupándolos en dos categorías: 1) Movimientos a Corto Plazo (MCP), que se refiere a la distancia promedio de las recapturas sucesivas en un mismo período de muestreo y 2) Movimientos a Largo Plazo (MLP), que es la distancia promedio del total de recapturas a lo largo de todos los períodos de muestreo. El resultado de la distancia promedio de los movimientos de los individuos de las especies más abundantes en recapturas sucesivas, nos da el área de influencia de la parcela, en el ámbito hogareño de las especies.

Para relacionar la estructura del hábitat y las variables de la vegetación dentro de cada parcela, con la densidad de la comunidad de pequeños mamíferos que habitan en ellas, se utilizó una correlación de Spearman (prueba no paramétrica) por medio del programa STATISTICA (StatSoft, 2000) que nos muestra que variable o variables fueron las que más influyeron en las densidades de pequeños mamíferos de acuerdo al tipo de hábitat.

VI. RESULTADOS

1. Datos climáticos

Los datos obtenidos en la estación de la Comisión Federal de Electricidad (CFE) de Playón de la Gloria, tanto de temperatura (°C) como de precipitación (mm) reflejan el comportamiento climático de la región durante el evento de El Niño de 1997-1998, en el lapso de la realización del presente estudio (2001-2002), y los promedios mensuales de 1992 a 2002 (Figura 3). Dichos datos exhiben la variación ocasionada por este fenómeno en las condiciones meteorológicas de la región: durante el período más seco (enero a abril) la precipitación fue casi nula, 47.88% (104.44mm) menor que el promedio de los últimos 10 años y de mayo a junio fue 41.95% (1138mm); para octubre los resultados de la precipitación de 1997-1998 fueron 59.44% (201.89mm) menor que el promedio de 1992-2002. Los resultados finales de la precipitación a lo largo de un año de muestreo en los diferentes períodos indican que en 1997-1998 fue 13.39% (411.8mm), menor al promedio de 1992-2002. Al compararse la precipitación entre los diferentes períodos (antes, durante y después de El Niño) se encontraron diferencias significativas durante la estación seca (ANOVA una vía, $F = 0.057274$, $gl = 2$, $p = 0.009947$), aunque no para la temperatura (ANOVA una vía, $F = 8.036725$, $gl = 2$, $p = 0.944677$). Se compararon los datos de la precipitación para los tres períodos entre sí, para comprobar en cuales había diferencias significativas y se encontró que entre el Preniño-Niño ($t' = -3.59511$, $gl = 6$, $p = 0.011434$) y el Postniño-Niño ($t' = -3.80888$, $gl = 6$, $p = 0.008875$) sí las hubo, mientras que entre el Preniño-Postniño ($t' = 1.374114$, $gl = 6$, $p = 0.218527$) no.

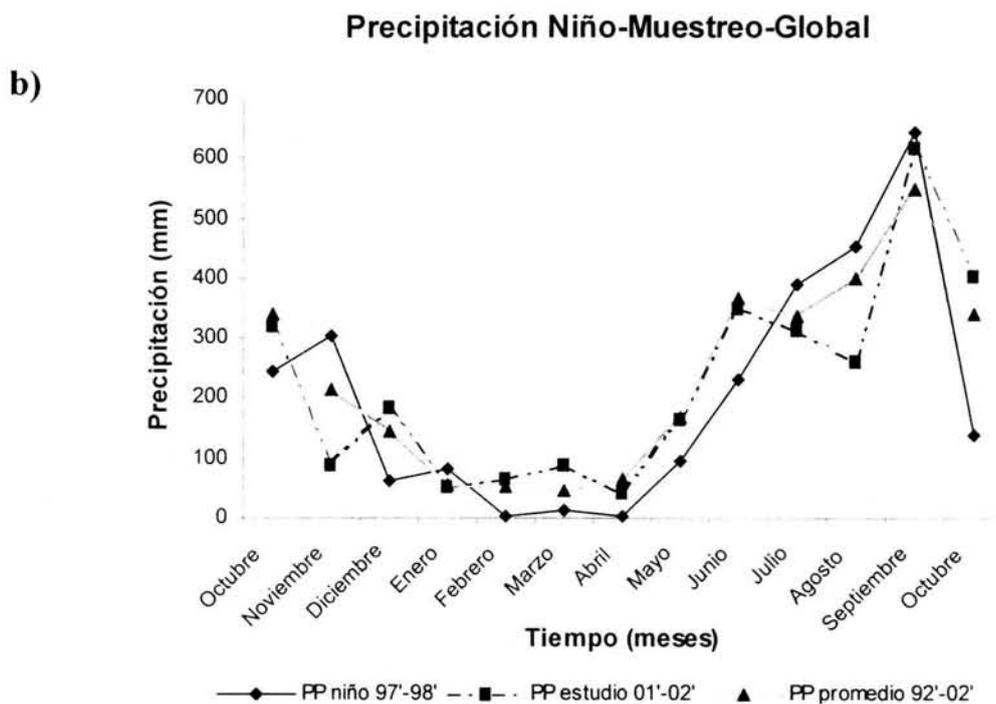
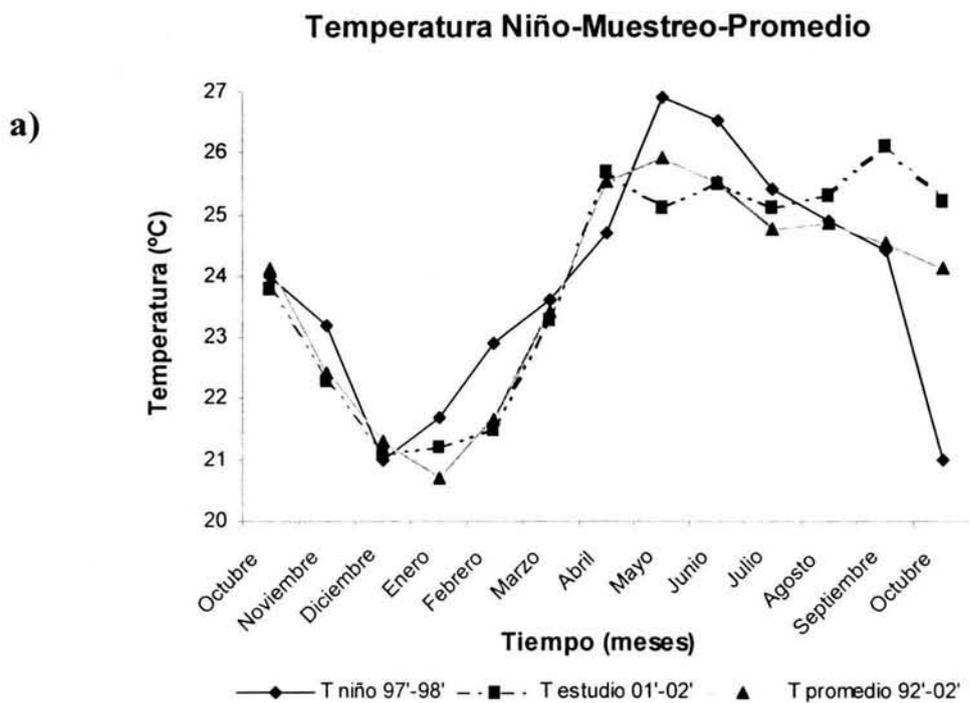


Figura 3. Comportamiento climático en la zona de estudio. Se observa la dinámica de la temperatura (a) y la precipitación (b) durante el evento de El Niño de 1997-1998 y posterior a él, así como el promedio mensual de 1992-2002. La precipitación total durante El Niño de 1997-1998 fue de 2665.9mm, por 2952.6mm del presente estudio y 3077.7mm del promedio de 1992-2002.

2. Base de datos y éxitos de captura

Se obtuvieron 682 capturas de 405 individuos, de 15 especies de pequeños mamíferos terrestres, semiarborícolas y arborícolas (didélfidos, roedores y un lagomorfo), así como dos especies de mamíferos medianos (Procyonidae), una asociada a cuerpos de agua y otra arborícola. El esfuerzo de trampeo total fue de 20,943 noches-trampa con porcentaje total de éxito de captura de 2.87%, el cual fue similar entre los tres tipos de hábitat (SAP, 7433; Acahual, 7307; y Cacao, 6203), distribuyéndose de la siguiente manera de acuerdo al tipo de trampa. Tabla 1.

Tabla 1. Noches-trampa y éxito de captura total por hábitat y por tipo de trampa de la comunidad de pequeños mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas. SAP = Selva Alta Perennifolia.

a) HABITAT	Noches-Trampa	# Capturas	# Individuos	Éxito de Captura
SAP	7433	232	159	4.05%
Acahual	7307	307	167	2.80%
Cacao	6203	143	79	1.76%
TOTAL	20943	682	405	2.87%

b) TIPO TRAMPA	Noches-Trampa	# Capturas	# Individuos	Éxito de Captura
Sherman	13987	484	270	3.49%
Sherman árbol	3286	58	38	1.91%
Tomahawk	3488	133	92	3.77%
Tomahawk árbol	182	7	5	2.31%
TOTAL	20943	682	405	2.87%

La relación entre el esfuerzo y el éxito de captura, de acuerdo al tipo de trampa nos indica que las diferencias no obedecen únicamente al número de trampas utilizadas (Figura 4).

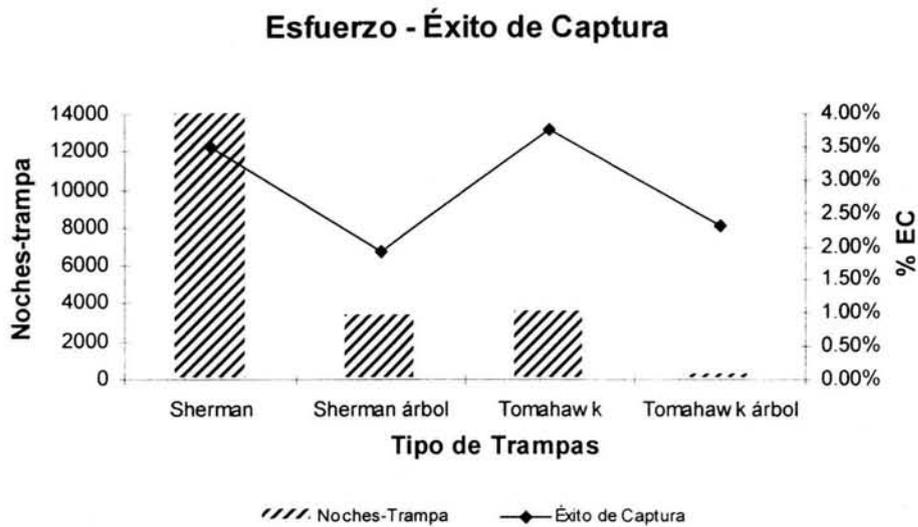


Figura 4. Relación entre el esfuerzo de captura (Noches-trampa) y el éxito de captura de pequeños mamíferos (% EC), de acuerdo al tipo de trampa en la Selva Lacandona, Chiapas.

Los éxitos de captura correspondientes a los diferentes hábitats y a cada tipo de trampa fueron mayores en la selva para las trampas Tomahawk y en el acahual para las Sherman (Figura 5).

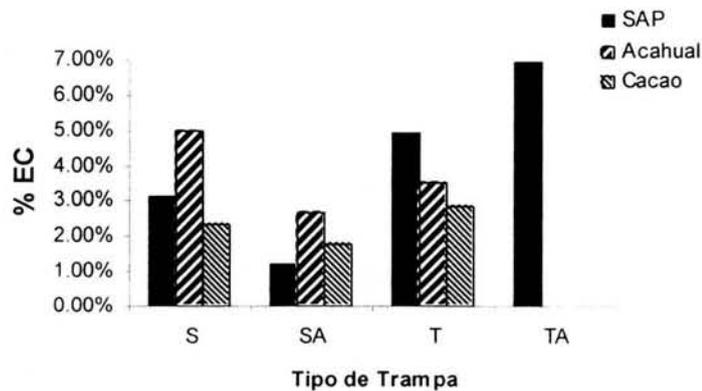


Figura 5. Éxito de captura de pequeños mamíferos interhábitat, en la Selva Lacandona, Chiapas. SAP = Selva Alta Perennifolia, S = Sherman, SA= Sherman Arborícola, T = Tomahawk y TA= Tomahawk Arborícola

La comparación del esfuerzo de trampeo actual con los datos correspondientes a los obtenidos durante el fenómeno de El Niño de 1997-1998 (Zarza, 2001), presentan los siguientes resultados (considerando el mismo esfuerzo de trampeo y tipo de trampas; Tabla 2); cabe mencionar que en el presente estudio se incorporó el muestreo dentro de otro tipo de vegetación (cacaotal) y se implementó el uso de otro tipo de trampa (Tomahawk árbol), con el fin de hacer más completo el estudio al abarcar tres dimensiones dentro de los hábitat.

Tabla 2. Noches-trampa y éxito de captura estandarizados, comparando los distintos hábitats, entre el último evento del Niño (1997-1998) y posterior a él (2001-2002) en la Selva Lacandona, Chiapas. S= Sherman, SA= Sherman Árbol y T=Tomahawk.

HABITAT	T. TRAMPA	CAPTURAS		INDIVIDUOS		NOCHES-TRAMPA		% ÉXITO	
		97'- 98'	01'- 02'	97'- 98'	01'- 02'	97'- 98'	01'- 02'	97'- 98'	01'- 02'
SAP	S	37	131	29	86	4200	4200	0.88%	3.12%
	SA	2	7	2	6	609	609	0.33%	1.15%
	T	22	59	13	44	1200	1200	1.83%	4.92%
	TOTAL	61	197	44	136	6009	6009	1.02%	3.28%
Acahual	S	83	202	56	98	4200	4200	1.98%	4.81%
	SA	1	13	1	9	472	472	0.21%	2.75%
	T	20	42	14	30	1200	1200	1.67%	3.50%
	TOTAL	104	257	71	137	5872	5872	1.77%	4.38%
Cacaotal	S	X	99	X	56	X	4200	X	2.36%
	SA	X	8	X	3	X	673	X	1.82%
	T	X	35	X	20	X	1099	X	2.92%
	TOTAL	X	142	X	79	X	5972	X	2.38%
GRAN TOTAL		165	596	115	352	11,881	17,853	1.395%	3.346%

El éxito de captura dentro de los hábitats estudiados durante y después del último evento de El Niño (SAP y Acahual), se incrementó en el presente estudio de manera drástica (Figura 6).

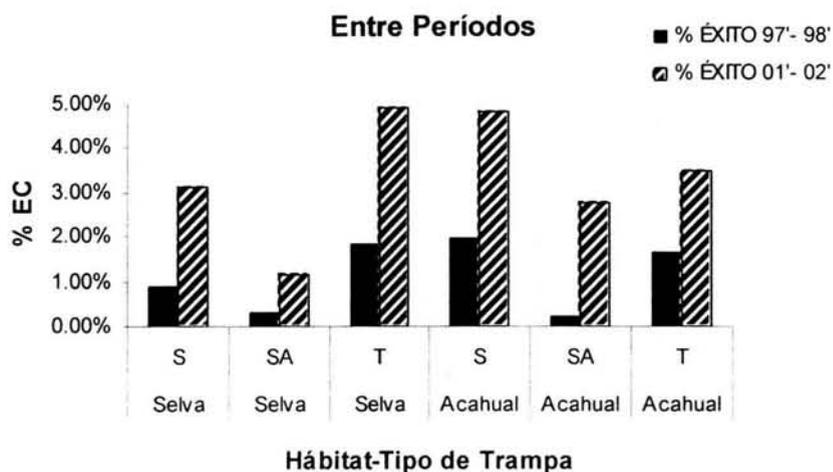


Figura 6. Éxito de captura comparado, entre el último evento severo del Niño a nivel mundial (1997-1998) y posterior a él (2001-2002) en dos hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas. S= Sherman, SA= Sherman Árbol, T= Tomahawk y TA= Tomahawk Árbol.

3. Diversidad y composición de especies

La comunidad de pequeños mamíferos estuvo compuesta por nueve especies de roedores (*Heteromys desmarestianus*, *Nyctomys sumichrasti*, *Oryzomys alfaroi*, *O. couesi*, *Ototylomys phyllotis*, *Peromyscus mexicanus*, *Sciurus deppei*, *Sigmodon hispidus* y *Tylomys nudicaudus*), cinco de marsupiales (*Didelphis marsupialis*, *D. virginiana*, *Marmosa mexicana*, *Metachirus nudicaudatus* y *Philander opossum*) y un lagomorfo (*Sylvilagus brasiliensis*), además de 2 mamíferos medianos (Procyonidae: *Potos flavus* y

Procyon lotor). La riqueza fue de 17 especies y varió dentro de cada hábitat (Tabla 3), siendo la SAP la más rica (13 spp.), seguida por el acahual y el cacaotal con 11 especies cada uno; para los didélfidos la SAP fue también la más rica (5 spp.), seguida a su vez por el acahual (4 spp.) y al último el cacaotal (2 spp.); por último para los roedores el hábitat más rico fue el cacaotal (7 spp.), seguido por la SAP y el acahual con 6 especies cada uno.

Tabla 3. Riqueza de la comunidad de pequeños mamíferos de acuerdo al tipo de hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. SAP = Selva Alta Perennifolia, Otros = Prociónidos y Lagomorfos y "X" = Especie presente.

	Especie	SAP	Acahual	Cacao
Didélfidos	<i>Didelphis marsupialis</i>	X	X	X
	<i>Didelphis virginiana</i>	X	X	X
	<i>Marmosa mexicana</i>	X	X	
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	X		
	<i>Philander opossum</i>	X	X	
Roedores	<i>Heteromys desmarestianus</i>	X	X	X
	<i>Nyctomys sumichrasti</i>	X		X
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	X	X	X
	<i>Oryzomys couesi</i>	X	X	X
	<i>Otodylomys phyllotis</i>	X	X	
	<i>Peromyscus mexicanus</i>			X
	<i>Sciurus deppei</i>		X	
	<i>Sigmodon hispidus</i>	X	X	X
	<i>Tylomys nudicaudus</i>			X
Otros	<i>Potos flavus</i>	X		
	<i>Procyon lotor</i>	X		
	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>		X	
TOTAL ESPECIES		13	11	11

Se elaboraron curvas acumulativas de especies en cada hábitat para comparar el número de especies acumuladas a través de los distintos períodos de muestreo y así, sucesivamente, hasta llegar al número máximo de especies al final de todo el estudio (un

año, equivalente a seis períodos; Figura 7). Para el caso de los didélfidos se alcanzó el 100% de especies en la selva ($n = 5$; máximo número) en el segundo período (diciembre, 2001), en el acahual ($n = 4$) en el primer período (octubre, 2001) y en el cacaotal ($n = 2$) hasta el cuarto período (abril, 2002). Con respecto a los roedores el 100% de especies en la selva ($n = 6$) se alcanzó hasta el último período de muestreo (septiembre, 2002), en el acahual ($n = 6$) en el quinto (julio, 2002) y en el cacaotal ($n = 7$, máximo número) también en el quinto período. De manera global, para todas las especies (incorporando los prociénidos y el lagomorfo) el 100% se alcanzó en la selva ($n = 13$; valor máximo) hasta el último período de muestreo (septiembre, 2002), en el acahual ($n = 11$) en el quinto período (julio, 2002) al igual que en el cacaotal ($n = 9$). Al elaborar las curvas acumulativas bajo el modelo de Clench (Figura 6) se obtuvieron los siguientes coeficientes de regresión (R) y asíntotas (A) para los taxa y de manera global en cada uno de los hábitats y para todos en general. Para los didélfidos en la selva y total de hábitats se obtuvo en el análisis de $R = 0.9963$, $A = 5.3962$, en acahual $R = 0.9999$, $A = 4.0372$ y en cacaotal $R = 0.9348$, $A = 3.5101$, en los roedores en la selva fue $R = 0.985$, $A = 5.3923$, en acahual $R = 0.9897$, $A = 6.3895$, en cacaotal $R = 0.9812$, $A = 10.2172$ y el total de hábitats $R = 0.9963$, $A = 9.8777$ y de manera global (incluyendo los prociénidos y el lagomorfo) en selva se obtuvo $R = 0.9982$, $A = 13.7688$, en el acahual $R = 0.9967$, $A = 11.0505$, en el cacao $R = 0.9848$, $A = 14.1586$ y el total de hábitats $R = 0.999$, $A = 19.404$.

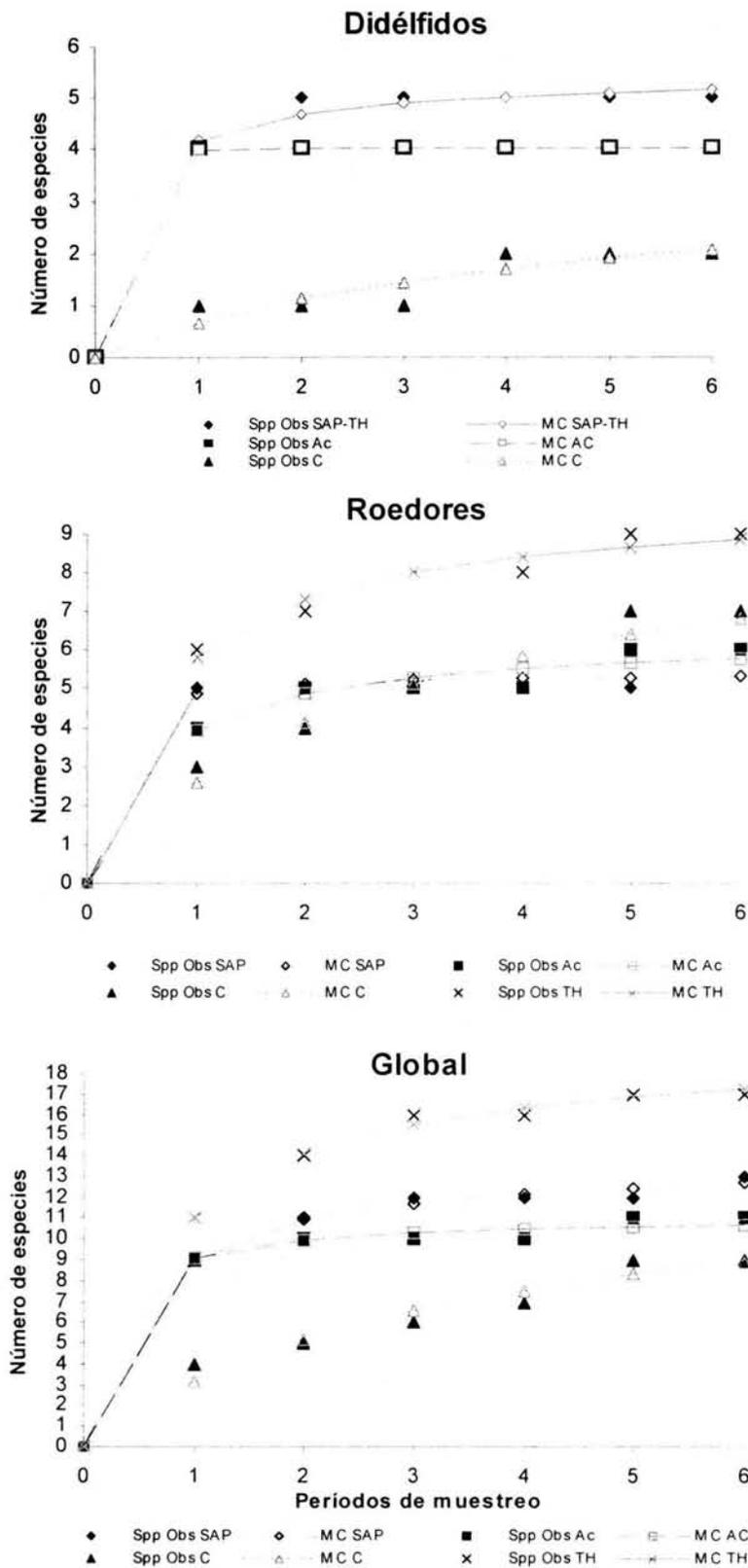


Figura 7. Curvas acumulativas de especies de los pequeños mamíferos por taxón y para toda la comunidad (incluidos los medianos), a lo largo de un año de muestreo (2001-2002) en la Selva Lacandona, Chiapas. Se elaboraron las curvas teóricas bajo el Modelo de Clench para cada caso (MC). Spp Obs= Especies observadas, SAP= Selva, Ac= Acahual, C= Cacao y TH= Total Hábitat.

De acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), el hábitat más diverso globalmente (en base a todas las especies capturadas durante el estudio), fue la SAP ($H' = 2.14$), seguido del acahual ($H' = 2.03$) y por último el cacaotal ($H' = 1.93$). Específicamente para el caso de los didélfidos el orden fue: SAP ($H' = 1.33$), acahual ($H' = 1.21$) y cacaotal ($H' = 0.49$) y para los roedores: cacaotal ($H' = 1.66$), SAP ($H' = 1.51$) y acahual ($H' = 1.45$; Tabla 3). A los resultados de diversidad obtenidos, se les aplicó la prueba de t de Hutcheson para evaluar si existen diferencias significativas entre los valores de diversidad de los distintos hábitats, y muestran que de manera global (para todas las especies) entre la selva y el acahual y entre el acahual y el cacaotal no la hubo, pero para la selva y el cacaotal sí hubo diferencias significativas ($t' = 2.434$, $gl = 206.79$). Analizando los taxa por separado para los didélfidos se observa que entre la selva y el acahual no se encontró que exista una mayor diversidad, pero entre la selva y el cacaotal sí existen diferencias significativas ($t' = 5.627$, $gl = 43.54$), al igual que entre el acahual y el cacaotal ($t' = 5.129$, $gl = 36.75$), mientras que para el caso de los roedores entre la selva y el acahual y la selva y el cacaotal no la hay, y para el acahual y el cacaotal sí existen diferencias significativas ($t' = 2.281$, $gl = 129.78$; Tabla 4).

Tabla 4. Índice de diversidad de Shanon-Wiener y prueba de t de Hutcheson ($P = 0.05$) para evaluar si existen diferencias significativas (DS), en los valores de diversidad de didélfidos, roedores y todas las especies capturadas en los distintos hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas. Número de individuos (N° Ind.), riqueza de especies (S'), diversidad de especies (H'), diversidad máxima ($H' max$), equitatividad (E), t' = valor observado y SAP = Selva Alta Perennifolia.

		SAP	Acahual	Cacao
GLOBAL	N° Ind.	152	167	86
	S'	13	11	9
	H'	2.14	2.03	1.93
	$H' max$	2.56	2.4	2.2
	E	0.83	0.85	0.88
		SAP-AC	SAP-C	AC-C
	t'	1.442	2.434	1.214
	DS	NO	SI	NO
		SAP	Acahual	Cacao
Didélfidos	N° Ind.	50	53	21
	S'	5	4	2
	H'	1.33	1.21	0.49
	$H' max$	1.6	1.39	0.69
	E	0.83	0.88	0.7
		SAP-AC	SAP-C	AC-C
	t'	1.031	5.627	5.129
	DS	NO	SI	SI
		SAP	Acahual	Cacao
Roedores	N° Ind.	100	113	65
	S'	6	6	7
	H'	1.51	1.45	1.66
	$H' max$	1.79	1.79	1.95
	E	0.84	0.81	0.85
		SAP-AC	SAP-C	AC-C
	t'	0.708	1.648	2.281
	DS	NO	NO	SI

El índice de similitud de Simpson mostró los siguientes valores para la comunidad en relación al hábitat primario (SAP): para los roedores SAP = 0.241, acahual-SAP = 0.253, cacaotal-SAP = 0.204, para los didélfidos SAP = 0.292, acahual-SAP = 0.321, cacaotal-SAP = 0.676 y para toda las especies capturadas SAP= 0.135, acahual-SAP = 0.147, cacaotal-SAP = 0.155 (en todos los casos los valores menores indican mayor similitud entre los taxa).

4. Abundancias

Se capturaron cinco especies de didélfidos cuya abundancia varió entre cada tipo de hábitat, siendo *Marmosa mexicana* y *Didelphis marsupialis* las abundantes, *Philander opossum* y *Didelphis virginiana* las comunes y *Metachirus nudicaudatus* la rara. Todas las especies estuvieron presentes en la selva, cuatro en el acahual y sólo dos en los cultivos de cacao; la 5 especies más abundantes por hábitat fueron *M. mexicana* (n= 24) en el acahual (especie más abundante en general), seguida por *D. marsupialis* (n= 22) en la selva y el cacaotal (n= 17); las especies de didélfidos presentes en los 3 hábitats fueron *D. marsupialis* y *D. virginiana*, mientras que *M. mexicana* y *P. opossum* estuvieron presentes en la selva y el acahual y *M. nudicaudatus* exclusivamente en la SAP (Figura 8).

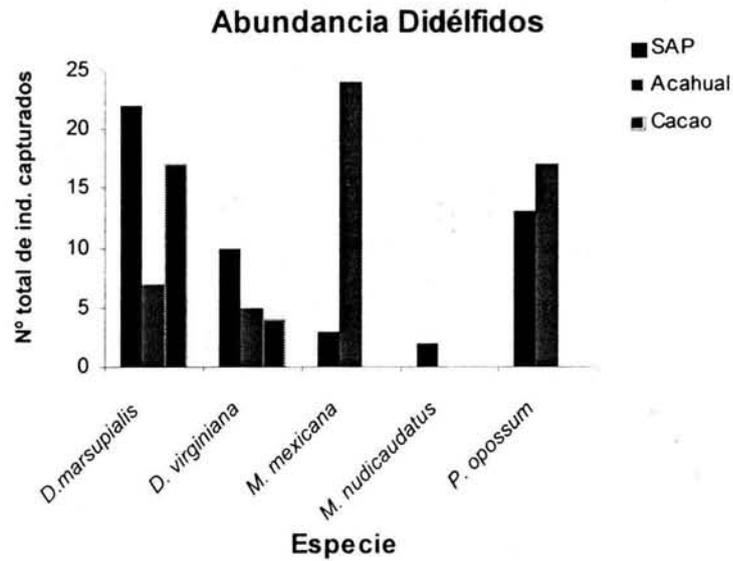


Figura 8. Abundancia de didélfidos en diferentes hábitats de La Selva Lacandona, Chiapas

Para el caso de los roedores se capturaron nueve especies, siendo *Sigmodon hispidus*, *Heteromys desmarestianus* y *Oryzomys alfaroi* las abundantes, *Oryzomys couesi* y *Otodylomys phyllotis* las comunes y *Peromyscus mexicanus*, *Nyctomys sumichrasti*, *Sciurus deppei* y *Tylomys nudicaudus* las raras, en donde las presentes en todos los hábitats fueron *S. hispidus*, *H. desmarestianus*, *O. alfaroi* y *O. couesi*; las especies más abundantes por hábitat fueron *S. hispidus* (n= 40) en el acahual (y en general), *H. desmarestianus* (n= 35) en la selva y *O. alfaroi* (n= 18) en el cacaotal (Figura 9).

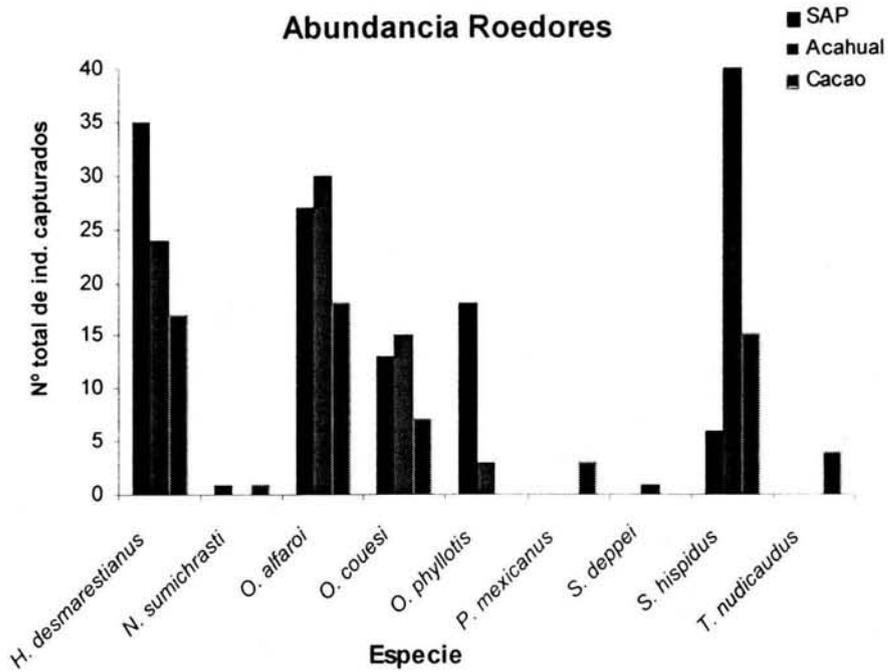


Figura 9. Abundancia de roedores en diferentes hábitats de La Selva Lacandona, Chiapas.

Existieron capturas ocasionales de especies raras, como ocurrió con los lagomorfos (*Sylvilagus brasiliensis*) en el acahual con sólo un individuo y los prociónidos (*Potos flavus* y *Procyon lotor*) en la selva con dos y un individuo respectivamente.

5. Densidades

Las densidades estimadas por el número mínimo de individuos vivos (Krebs, 1966; Chávez, 1993) de la comunidad de pequeños mamíferos exhibieron variaciones a través del período de muestreo y entre los hábitats. La mayor densidad para los didélfidos fue en el acahual (5.18 ± 3.85 ind/ha), seguido por la selva (4.27 ± 4.3 ind/ha) y el cacaotal (1.84 ± 1.66 ind/ha). En el caso de los roedores, el acahual también fue el hábitat con mayor densidad (11.91 ± 6.349 ind/ha), luego la SAP (9.64 ± 6.375 ind/ha) y por último en el cacaotal (6.74 ± 4.466 ind/ha). A nivel de especies se aprecia lo siguiente: Tabla 5).

Tabla 5. Densidades promedio (NMIV) de la comunidad de pequeños mamíferos en diferentes hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas. Otros = Prociónidos y Lagomorfos. Se indica el número de individuos por hectárea (ind/ha), la desviación estándar y se resalta las especies y grupos que dan el patrón de densidad en cada hábitat.

	Especie	SAP		Acahual		Cacao	
a) Didélfidos	<i>D. marsupialis</i>	1.84	+/- 1.6	0.59	+/- 1.02	1.50	+/- 1.26
	<i>D. virginiana</i>	0.92	+/- 0.49	0.42	+/- 0.5	0.34	+/- 0.4
	<i>M. mexicana</i>	0.25	+/- 0.42	2.50	+/- 1.83	-----	-----
	<i>M. nudicaudatus</i>	0.17	+/- 0.26	-----	-----	-----	-----
	<i>P. opossum</i>	1.09	+/- 1.53	1.67	+/- 0.5	-----	-----
	TOTAL	4.27	+/- 4.3	5.18	+/- 3.85	1.84	+/- 1.66
b) Roedores	<i>H. desmarestianus</i>	3.91	+/- 1.201	2.75	+/- 0.758	2.33	+/- 0.606
	<i>N. sumichrasti</i>	0.08	+/- 0.204	-----	-----	0.08	+/- 0.204
	<i>O. alfaroi</i>	2.25	+/- 1.508	2.83	+/- 2.113	1.33	+/- 1.169
	<i>O. couesi</i>	1.16	+/- 1.291	1.50	+/- 1.095	0.42	+/- 0.376
	<i>O. phyllotis</i>	1.66	+/- 1.506	0.25	+/- 0.418	-----	-----
	<i>P. mexicanus</i>	-----	-----	-----	-----	0.58	+/- 0.492
	<i>S. hispidus</i>	0.58	+/- 0.665	4.50	+/- 1.761	1.42	+/- 1.201
	<i>S. deppei</i>	-----	-----	0.08	+/- 0.204	-----	-----
	<i>T. nudicaudatus</i>	-----	-----	-----	-----	0.58	+/- 0.418
TOTAL	9.64	+/- 6.375	11.91	+/- 6.349	6.74	+/- 4.466	
c) Comunidad	Didélfidos	4.27	+/- 4.3	5.18	+/- 3.85	1.840	+/- 1.660
	Roedores	9.64	+/- 6.375	11.91	+/- 6.349	6.740	+/- 4.418
	Otros	0.25	+/- 0.462	0.083	+/- 0.204	-----	-----
	TOTAL	14.2	+/- 11.14	17.17	+/- 10.4	8.580	+/- 2.078

Las densidades temporales promedio de los tres hábitats para la comunidad de pequeños mamíferos alcanzaron su máximo en diciembre del 2001 (17.5 ind/ha) y la mínima se registro en abril de 2002 (8.33 ind /ha); para los didélfidos alcanzaron su máxima densidad en diciembre del 2001 (7.5 ind/ha) y la mínima en julio de 2002 (1.66 ind/ha), mientras que para el caso de los roedores la densidad máxima ocurrió en octubre de 2001 y febrero de 2002 (10.66 ind/ha) y la mínima se registro en abril del 2002 (5.66 ind/ha); para todos los casos se infiere que hubo diferencias significativas a través de los períodos de muestreo. Las densidades sin promediar dentro de casa hábitat muestran que en el acahual hubo mayor número de animales por hectárea (patrón dado por los roedores), seguido por la SAP (dado por los didélfidos) y por último el cacaotal (Figura 10).

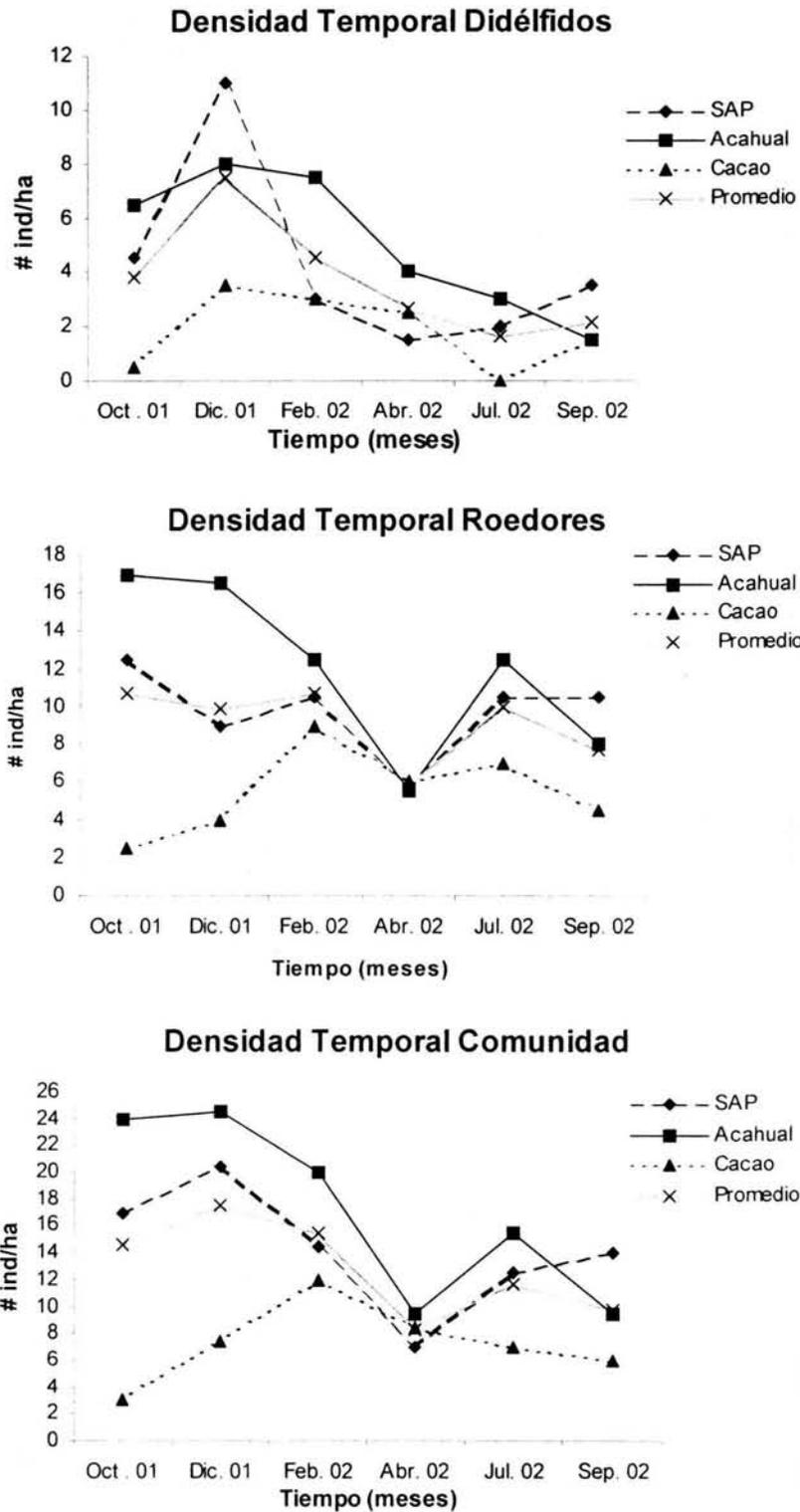


Figura 10. Densidades de la comunidad y de los taxa de pequeños mamíferos, de acuerdo al número mínimo de individuos vivo (NMIV) en diferentes hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas.

Las densidades temporales exhibieron un patrón específico para las especies más capturadas de didélfidos (Figura 11), ya que presentaron un pico (que indica el patrón) promedio entre los hábitats en diciembre del 2001 para *Didelphis marsupialis* (3.5 ind/ha), *D. virginiana* (0.66 ind/ha) y *Philander opossum* (3 ind/ha) y el nivel más bajo en julio de 2002 (0.5, 0.33, 0.75 ind/ha respectivamente); en el caso de *Marmosa mexicana* su pico se alcanzó en febrero de 2002 (3.25 ind/ha) y el nivel menor en septiembre del mismo año (0.25 ind/ha).

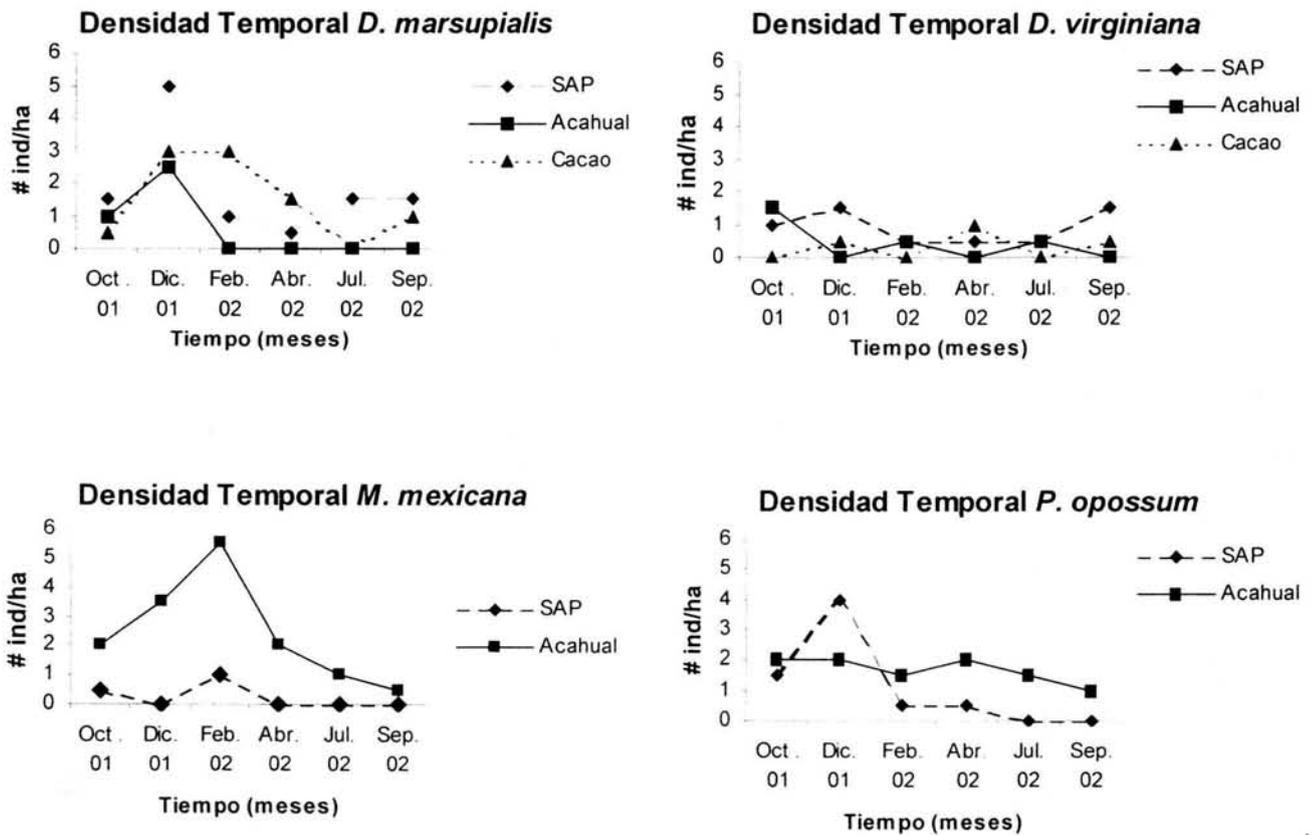


Figura 11. Densidad de didélfidos, de acuerdo al número mínimo de individuos vivo (NMIV) a través de un año de muestreo (2001-2002) en la Selva Lacandona, Chiapas.

Para el caso de los roedores, las densidades temporales de las cuatro especies presentes en los tres hábitats variaron a través del muestreo (Figura 12), presentando dos picos (que proporcionan el patrón de densidades) de acuerdo al promedio interhábitat de cada especie, siendo octubre del 2001 para *Oryzomys alfaroi* (3.33 ind/ha) y *Oryzomys couesi* (2.16 ind/ha) y febrero de 2002 para *Heteromys desmarestianus* (3.66 ind/ha) y *Sigmodon hispidus* (2.83 ind/ha); a su vez hubo períodos de bajas densidades, que variaron de acuerdo a la especie (Figura 12).

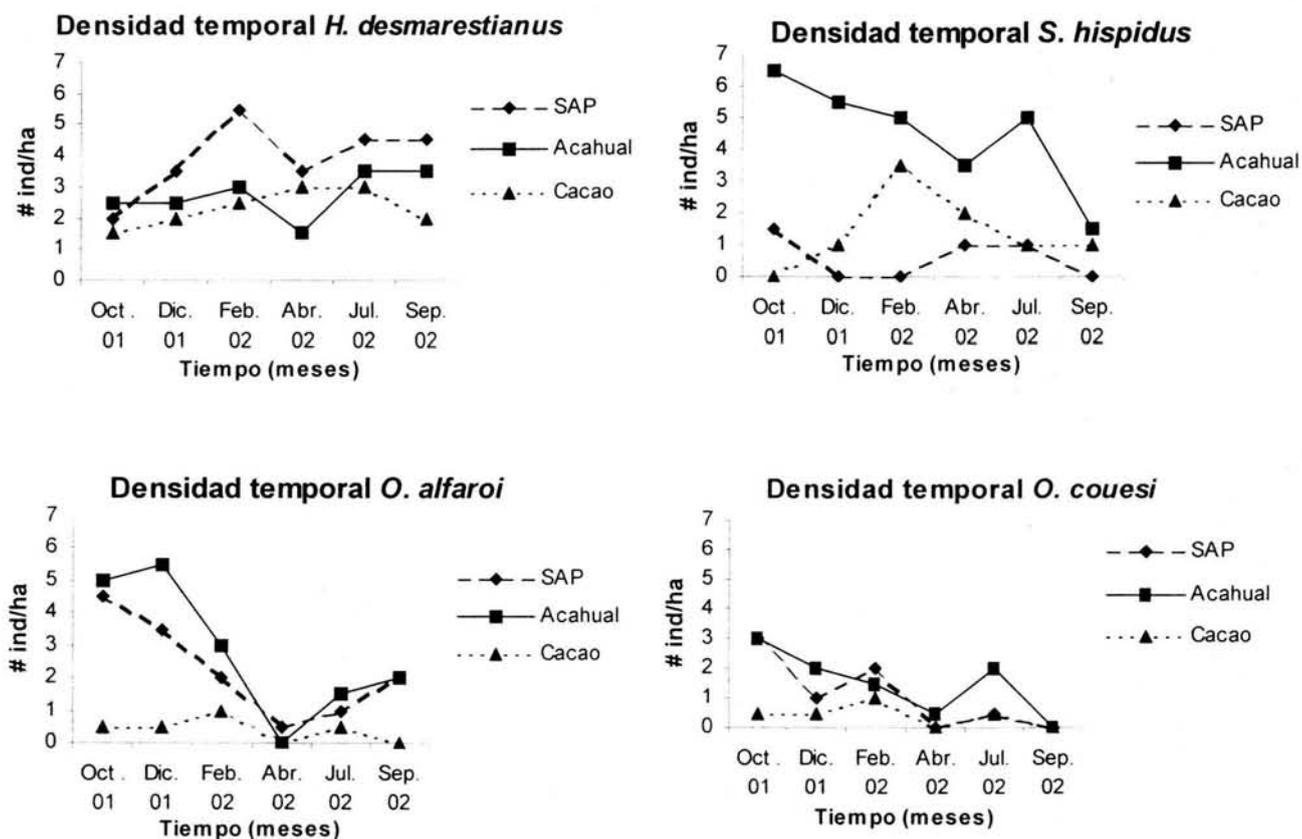


Figura 12. Densidad de roedores, de acuerdo al número mínimo de individuos vivo (NMIV) a través de un año de muestreo (2001-2002) en la Selva Lacandona, Chiapas.

Al comparar las densidades anuales promedio del presente estudio (2001-2002) estandarizadas con las obtenidas durante el fenómeno de El Niño de 1997-1998 se observó que hay un claro aumento en ambos grupos de pequeños mamíferos (roedores y didélfidos; Figura 13). Para el caso de los didélfidos se encontraron diferencias significativas en la selva ($t' = 2.54$, $gl = 6$, $P = 0.044$), pero no en el acahual ($t' = 2.4$, $gl = 6$, $P = 0.053$), mientras que para los roedores también hubo diferencias significativas en la selva ($t' = 2.783$, $gl = 8$, $P = 0.024$), más no en el acahual ($t' = 2.2$, $gl = 8$, $P = 0.058$).

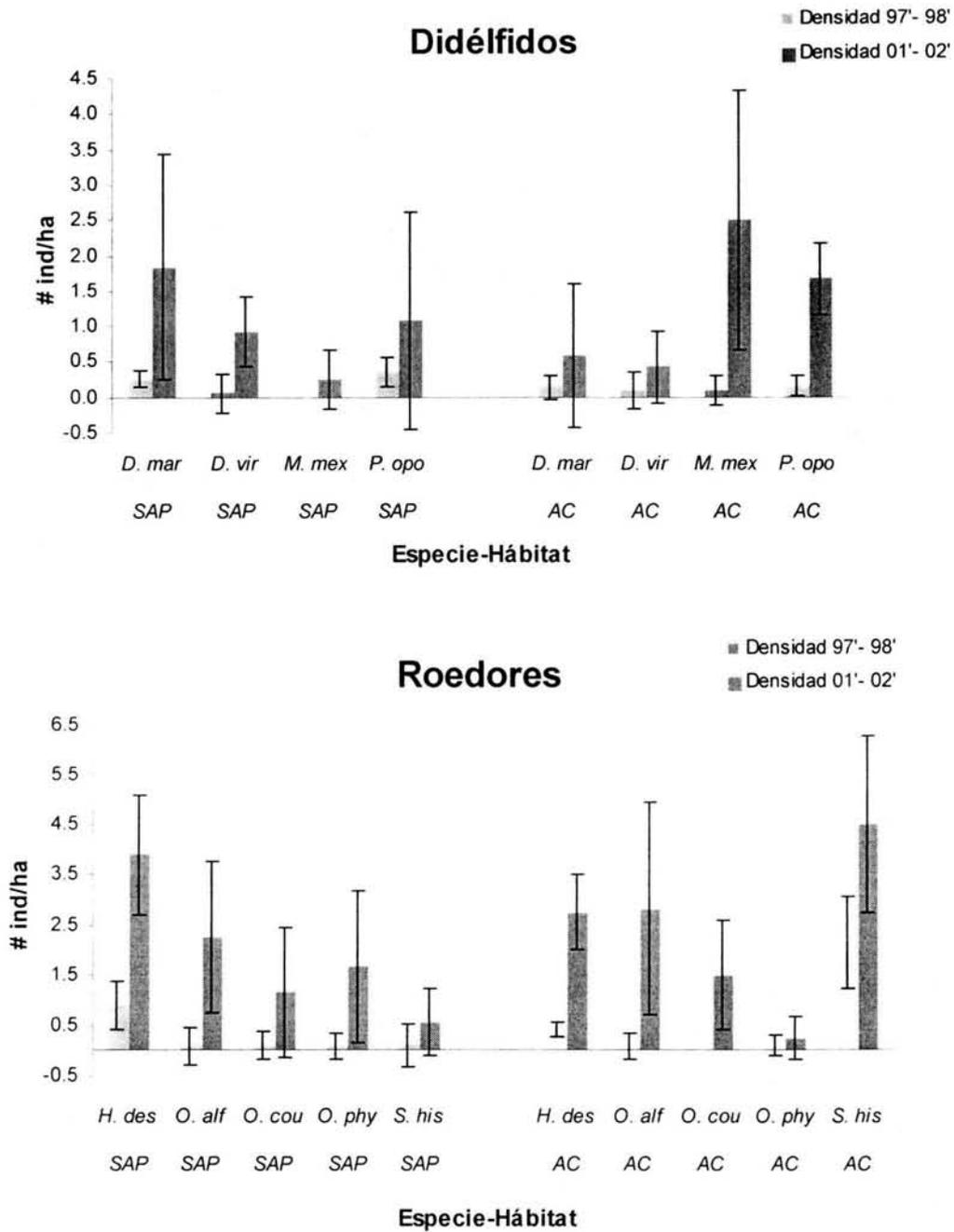


Figura 13. Densidades promedio (NMIV) comparadas, entre el último evento severo de El Niño a nivel mundial (1997-1998) y posterior a él (2001-2002) en la Selva Lacandona, Chiapas. SAP= Selva y AC= Acahual. Las barras de error (desviación estándar) son tan grandes debido a que el número de capturas no fue constante a través del muestreo de 2001-2002.

6. Biomasa

La biomasa total observada de las especies capturadas (incluyendo los prociónidos y el lagomorfo) fue de $55,405.79 \pm 4793.65$ gr/ha, de los cuales el mayor aporte $42,402.5 \pm 5907.5$ gr /ha (76.53%) fue dado por los didélfidos, seguido por los roedores con $8,403.28 \pm 482.7$ gr/ha (15.16%) y el resto (8.31%) por los otros grupos (Procyonidae y Lagomorpha). El hábitat que tuvo una mayor biomasa fue la SAP ($25,516.5 \pm 2097.91$ gr/ha), seguida por el cacaotal ($16,377.25 \pm 1739.26$ gr/ha) y por último el acahual ($13,512.04 \pm 956.48$ gr/ha). Los didélfidos son los que presentan una mayor biomasa en la SAP ($18,314.5 \pm 2709.36$ gr/ha), seguida por el cacaotal ($14,350 \pm 2026.68$ gr/ha) y el acahual (9738 ± 1171.41 gr/ha), mientras que resulta interesante notar que la mayor biomasa de roedores se encontró en el acahual (3599.03 ± 182.84), seguido por la SAP (2777 ± 154.74 gr/ha) y el cacaotal (2027 ± 145.12 gr/ha).

Comparando los datos promedio de la biomasa total obtenida en los hábitats en común (SAP y acahual) durante el estudio del fenómeno del Niño (1997-1998; Zarza, 2001) y el presente, es evidente que existió una mayor biomasa posterior a este fenómeno (2001-2002), ya que se observó que en la selva durante El Niño fue de 491.71 gr/ha por 2126 gr/ha en el actual y en el acahual en 1997-1998 fue de 366.89 gr/ha por 1111.42 gr/ha en 2001-2002. Las biomazas (gr/ha) comparadas por taxa y por hábitat siguen el mismo patrón que las totales (Tabla 6) por lo que se infiere que presentaron diferencias significativas.

Tabla 6. Biomosas comparadas por taxa y hábitat, entre el evento de El Niño de 1997-1998 y posterior a él (2001-2002) en la Selva Lacandona, Chiapas. SAP= Selva y AC= Acahual.

	SAP		Ac	
	97'- 98'	01'- 02'	97'- 98'	01'- 02'
Didélfidos	405.56 gr/ha	3052.42 gr/ha	203.79 gr/ha	1623 gr/ha
Roedores	86.15 gr/ha	462.83 gr/ha	157.1 gr/ha	599.84 gr/ha

7. Proporción sexual y estructura de edades

La proporción sexual (hembras:machos) de la comunidad varió de acuerdo a la especie y al hábitat evaluado (Tabla 7). Para la totalidad de didélfidos en los tres hábitats se encontró que la mayor parte de los individuos eran machos (63.71%), con una proporción sexual de (0.59:1). De hecho en la SAP esta proporción fue aún mayor con el 66% de machos por 44% de hembras (0.51:1), en el acahual 58.49% de machos por un 41.51% de hembras, (0.71:1) y en el cacaotal 66.66% de machos por un 33.33% de hembras, (0.59:1). Para el caso de los roedores en todos los hábitats se encontró un 53.21% de machos por un 46.79% de hembras, con una proporción sexual de (0.91:1); en la SAP el 54% fueron machos y el 46% hembras, (0.85:1), en el acahual 56.64% de machos por 43.36% de hembras, (0.77:1), mientras que en el cacaotal esta se invierte con 42.19% de machos por 57.81% de hembras, (1.37:1).

La estructura de edades varió dentro de cada grupo; de manera global (todos los hábitats y períodos de muestreo) la mayoría de didélfidos capturados (79.26%) fueron

67.38% fueron adultos, 19.69% subadultos y 12.92% jóvenes. El mayor número de roedores adultos (50) se registró en febrero del 2002 y el mínimo en abril del mismo año (21), para los jóvenes el mayor (18) fue en julio de 2002 (pico reproductivo) y el mínimo (2) en febrero de ese mismo año; para los didélfidos el mayor número de adultos (33) se obtuvo en diciembre del 2001 y el mínimo (5) en julio de 2002, mientras que el mayor número de jóvenes (3) se registró en ese mismo mes y el menor (0) en tres períodos distintos (octubre 2001, febrero y abril de 2002). Con lo que respecta a las especies más abundantes dentro de cada hábitat, la estructura de edades se muestra en la siguiente tabla (Tabla 7).

Tabla 7. Características de las especies con al menos un individuo de ambos sexos capturado dentro de cada hábitat de la comunidad de pequeños mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. H= Hembras, M= Machos, P. Sex= Proporción Sexual, A=Adultos, S=Subadultos, J=Jóvenes.

HÁBITAT	ESPECIE	P. Sex	Edad
		H-M	A-S-J
SAP	<i>Didelphis marsupialis</i>	0.47:1.00	10-10-2
	<i>Didelphis virginiana</i>	1.00:1.00	6-3-1
	<i>Marmosa mexicana</i>	0.50:1.00	3-0-0
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	1.00:1.00	2-0-0
	<i>Philander opossum</i>	0.30:1.00	9-2-2
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	1.69:1.00	25-7-3
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	0.93:1.00	21-2-4
	<i>Oryzomys couesi</i>	0.86:1.00	11-2-0
	<i>Ototylomys phyllotis</i>	0.12:1.00	5-5-8
	<i>Sigmodon hispidus</i>	1.00:1.00	3-0-3
Acahual	<i>Didelphis marsupialis</i>	0.17:1.00	6-1-0
	<i>Didelphis virginiana</i>	0.25:1.00	4-0-1
	<i>Marmosa mexicana</i>	1.18:1.00	23-1-0
	<i>Philander opossum</i>	0.70:1.00	14-3-0
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	1.40:1.00	14-7-3
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	0.43:1.00	21-6-3
	<i>Oryzomys couesi</i>	1.14:1.00	6-6-2
	<i>Sigmodon hispidus</i>	0.74:1.00	25-8-7
Cacao	<i>Didelphis marsupialis</i>	0.55:1.00	12-2-3
	<i>Didelphis virginiana</i>	0.33:1.00	4-0-0
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	4.33:1.00	10-5-2
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	1.57:1.00	12-4-2
	<i>Oryzomys couesi</i>	1.33:1.00	5-2-0
	<i>Peromyscus mexicanus</i>	2.00:1.00	2-0-1
	<i>Sigmodon hispidus</i>	0.77:1.00	11-1-3

8. Reclutamiento

Un elevado número de individuos nuevos (no marcados) se encontraron en los dos primeros períodos de muestreo (octubre-diciembre 2001), debido al inicio del trampeo. El reclutamiento global (total de individuos nuevos a lo largo de todos los períodos de muestreo) en los didélfidos se registró en el acahual con 42, seguido por la SAP con 41 y al final el cacaotal con sólo 7, mismo orden que los roedores con 109, 90 y 54 individuos respectivamente. En el caso de los didélfidos se observó una disminución en el reclutamiento a través de la época de secas y el inicio de la lluviosa (febrero-julio 2002) con sólo 9 individuos en la selva, 14 en el acahual y 4 en el cacaotal él cual se mantuvo bajo hasta mediados de la temporada húmeda (septiembre 2002) en donde se recuperó con 7 individuos en la selva, 2 en el acahual al igual que en el cacaotal (Figura 14); para los roedores el decremento del reclutamiento empezó en el segundo muestreo (diciembre 2001), alcanzando su punto álgido al final de la temporada seca (abril 2002) con sólo 8 individuos en la selva, 5 en el acahual y 7 en el cacaotal, recuperándose con el inicio de las lluvias (julio 2002) para volver a disminuir un poco al final del último período de muestreo (septiembre 2002; Figura 15).

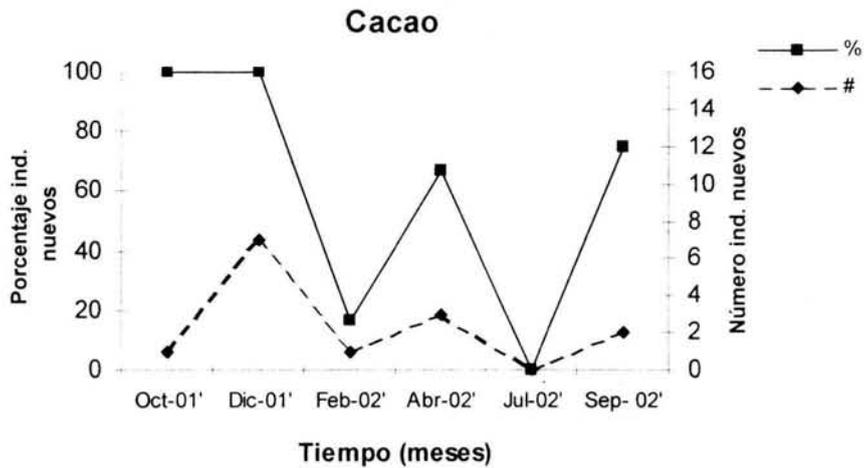
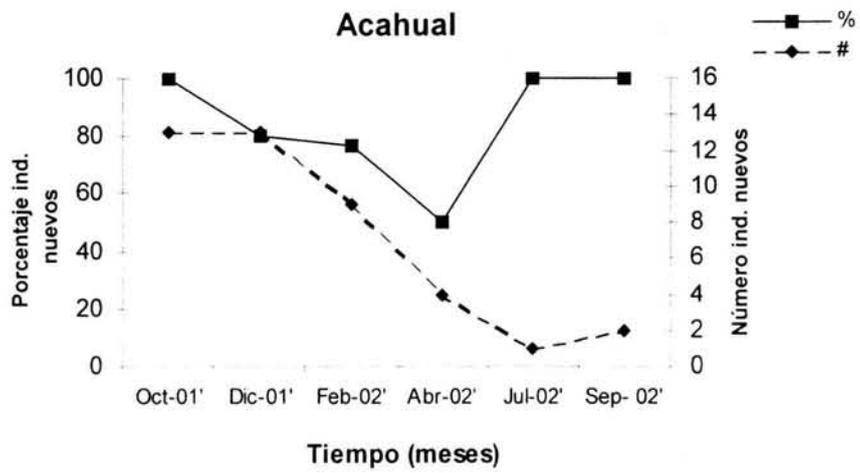
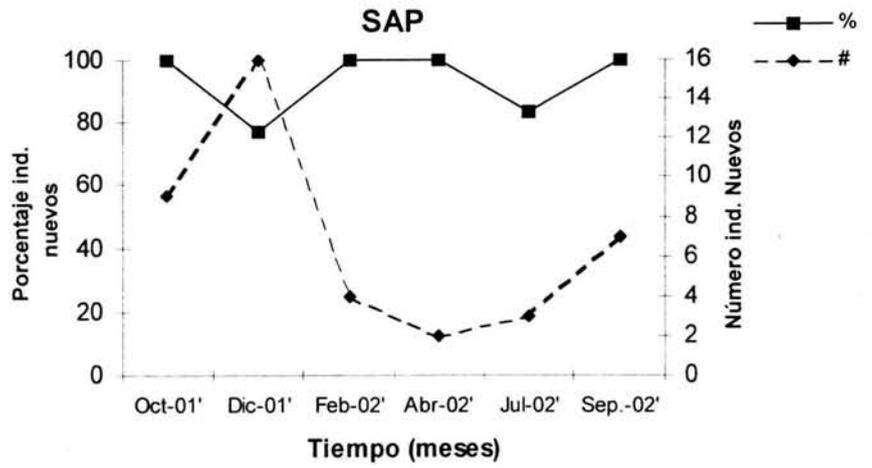


Figura 14. Reclutamiento de didélfdos por tipo de hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la proporción (%) y el número de nuevos individuos (#).

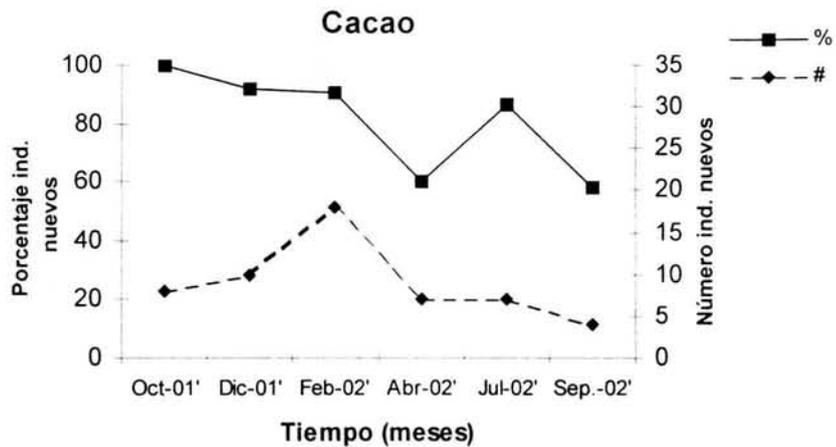
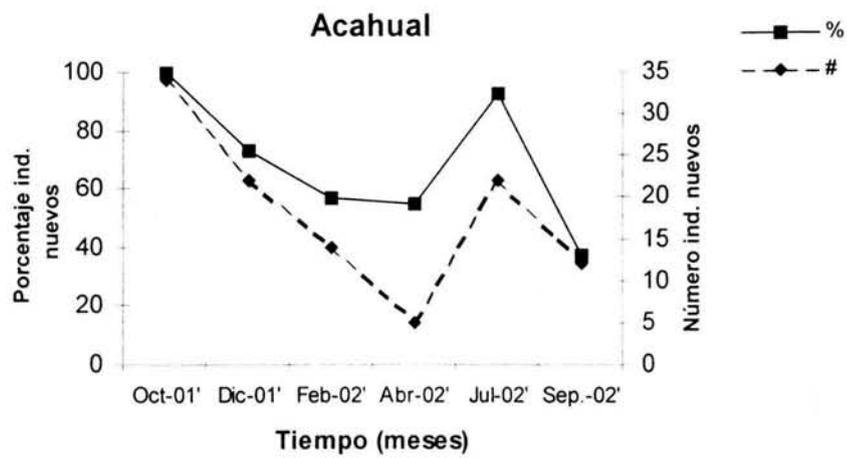
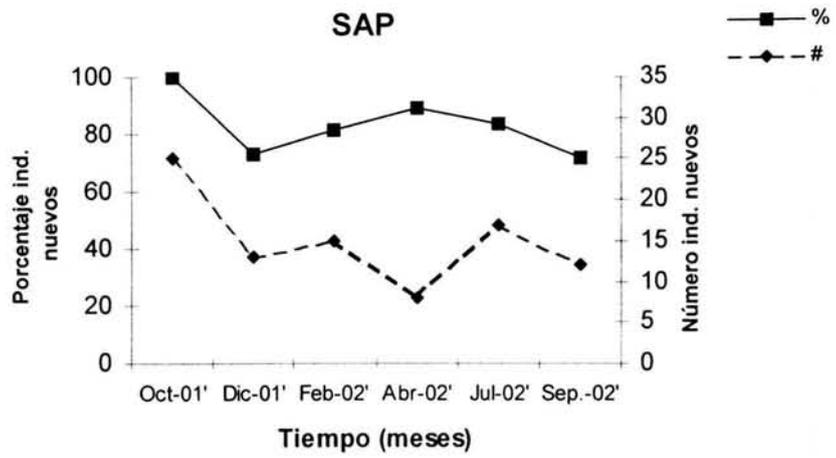


Figura 15. Reclutamiento de roedores por tipo de hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. Se muestra la proporción (%) y el número de nuevos individuos (#).

9. Movimientos

Los movimientos fueron mejor evaluados en los roedores debido a que tuvieron un mayor índice de recaptura que los didélfidos. El promedio de los movimientos de los roedores en los tres hábitats fue de $36.38 \pm 24.24\text{m}$ a corto plazo y $41.06 \pm 19.25\text{m}$ a largo plazo. De las especies presentes en los tres hábitats, *Heteromys desmarestianus* tuvo un promedio (MCP-MLP que determina el área de influencia de la especie) de $40 \pm 16.78\text{m}$ y *Sigmodon hispidus* con $34.07 \pm 28.36\text{m}$; las otras especies sólo estuvieron presentes en alguno(s) de los hábitats (Tabla 8). Para los didélfidos el promedio de todos los hábitats fue de $38.33 \pm 27.54\text{m}$ a corto plazo y $31 \pm 18.32\text{m}$ a largo plazo; las especies con más recapturas fueron *Didelphis marsupialis* en el cacaotal con un movimiento promedio de $35 \pm 15.77\text{m}$, *Marmosa mexicana* con $51.66 \pm 18.86\text{m}$ (especie semiarborícola pero con un alto número de recapturas) y *Philander opossum* con 28.33 ± 32.24 (ambas en el acahual; Tabla 8).

Tabla 8. Movimientos a corto plazo (MCP) y a largo plazo (MLP) de las especies de pequeños mamíferos con mayor índice de recapturas por hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas. SAP= Selva, Ac= Acahual y C= Cacaotal. Los movimientos se indican en metros (m) y se incluye la desviación estándar.

	SAP		Ac		C	
	MCP	MLP	MCP	MLP	MCP	MLP
Roedores						
<i>H. desmarestianus</i>	25.8+/-16.87	32.86+/-26.9	75+/-5	51+/-23.56	23.33+/-10.41	31.99+/-28.15
<i>O. alfaroi</i>	-----	-----	52.5+/-10.61	77.5+/-37.75	-----	-----
<i>O. couesi</i>	-----	-----	55+/-0.00	20+/-28.28	-----	-----
<i>O. phyllotis</i>	50+/-14.14	20+/-14.14	-----	-----	-----	-----
<i>S. hispidus</i>	45+/-0.00	20+/-0.00	37.14+/-20.1	47.27+/-36.9	-----	55+/-35.35
<i>P. mex</i>	-----	-----	-----	-----	-----	55+/-77.78
Didélfidos						
<i>D. marsupialis</i>	-----	-----	-----	-----	40+/-20	30+/-11.55
<i>M. mexicana</i>	-----	-----	65+/-0.00	38.33+/-30.14	-----	-----
<i>P. opossum</i>	-----	-----	10+/-14.14	46.66+/-50.33	-----	-----

10. Vegetación

El área total cubierta por los transectos de vegetación fue de 1800m², abarcando 600m² por cada tipo de hábitat. En total se registraron 171 especies de plantas vasculares correspondientes a 61 familias (Apéndice II), así como dos especies de no vasculares, un helecho (Pteridophyta) y un licopodio (Lycopodiaceae). El hábitat más diverso fue la SAP con 94 especies de 44 familias, seguido por el cacaotal con 88 spp. de 41 familias y al final el acahual con 83 spp. de 39 familias. El hábitat con la mayor abundancia de individuos fue el acahual con 1260, seguido por la SAP con 1217 y por último el cacaotal con sólo 541. La familia más abundante dentro de la clase Magnoliopsida (dicotiledóneas) y en general para todas fue Leguminosae con 9 spp. en la selva, 12 spp. en el acahual y 16 spp. en el cacaotal, seguida por Moraceae y Piperaceae con 4 spp. en selva y acahual y 5 spp. en el cacaotal (ambas familias); dentro de la clase Liliopsida (monocotiledóneas) fue Palmae con 8 spp. en la selva y 3 spp. en el acahual y Marantaceae con 3 spp. en selva, 2 spp. en el acahual y 3 spp. en el cacaotal.

De acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), el hábitat más diverso globalmente fue la SAP ($H' = 3.46$), seguido por el acahual ($H' = 3.37$) y el cacaotal ($H' = 3.35$). Los resultados obtenidos aplicando la prueba de t' de Hutcheson para evaluar si existen diferencias significativas entre los valores de diversidad de los distintos hábitats, muestran que de manera global (para todas las especies) hubo diferencias significativas para todos los tipos de vegetación presentando los siguientes valores de t' : entre la selva y el acahual ($t' = 1.903$, $gl = 161.248$), entre la selva y el cacaotal ($t' = 1.866$, $gl = 155.407$) y entre el acahual y el cacaotal ($t' = 0.124$, $gl = 168.76$).

Las otras variables como altura y DAP de árboles, cobertura del dosel y hojarasca, número de estratos y forma de vida (hierba, arbusto, liana o árbol), se tomaron para cada parcela (dos por hábitat), los cuales se resumen en la siguiente tabla (Tabla 9):

Tabla 9. Variables de vegetación analizadas para cada parcela en los diferentes hábitats, en la región de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. SAP = Selva Alta Perennifolia, Ac = Acahual, C = Cacaotal, # ind. = Número de individuos, Alt. A. = Altura de Árboles, DAP A. = Diámetro a la Altura del Pecho de Árboles, C. H. = Cobertura Hojarasca, C. D. Cobertura Dosel. El número de individuos por estrato corresponden sólo a árboles. Los datos se extrapolaron para el total de la superficie de cada parcela ($10,000 \text{ m}^2 = 1 \text{ ha}$).

Parcela	# ind.	Alt. A. (m)	DAP A. (m)	C. H.	C. D.
SAP I	20533	17.50	0.4214	50%	80.0%
SAP II	20033	16.30	0.2212	70%	52.5%
Ac I	17866	12.75	0.3422	50%	27.5%
Ac II	24133	14.70	0.4152	60%	45.0%
C I	11033	17.60	0.4518	80%	53.0%
C II	7000	12.40	0.2420	10%	22.0%

Parcela	Forma de vida				# individuos por estrato			
	Herbácea	Arbusto	Liana	Árbol	2m - 5m	5m - 10m	10m - 25m	>25m
SAP I	4000	6400	533	9600	0	4	7	2
SAP II	5133	5900	1233	7766	0	5	5	2
Ac I	500	5333	2300	9733	0	0	4	0
Ac II	2400	6566	2266	12900	0	1	9	0
C I	1400	2366	966	6300	0	1	1	2
C II	1600	1900	333	3166	0	0	2	0

Se correlaciono la estructura del hábitat y las variables de la vegetación dentro de cada parcela, con la densidad de la comunidad de pequeños mamíferos que habitan en ellas, por medio de una correlación de Spearman (prueba no paramétrica) con el programa STATISTICA (StatSoft, 2000), donde se encontró que la variable que más influyo (positivamente) en las densidades de didélfidos fue el número de árboles ($n = 6$, $r = 0.94285715$, $p = 0.00480466$), mientras que a nivel de especie la únicas correlaciones se dieron entre *Marmosa mexicana* con el número de individuos ($n = 6$, $r = 0.81167942$, $p = 0.0498576$), así como con el número de árboles ($n = 6$, $r = 0.98561078$, $p = 0.00030908$); para el caso de los roedores no hubo correlaciones a nivel de grupo, pero sí a nivel específico con *Oryzomys alfaroi* y el número de árboles ($n = 6$, $r = 0.82857144$, $p = 0.04156267$) y *Oryzomys couesi* con el número de árboles ($n = 6$, $r = 0.81167942$, $p = 0.0498576$); en el caso de *Sigmodon hispidus* se observaron dos correlaciones negativas, una con la cobertura de la hojarasca ($n = 6$, $r = -0.81167942$, $p = 0.0498576$) y otra con la altura de los árboles ($n = 6$, $r = -0.88571429$, $p = 0.01884548$).

VII. DISCUSIÓN

1. Diversidad y riqueza de especies

La composición de la comunidad de pequeños mamíferos del presente estudio fue de 5 especies de didélfidos y 9 de roedores (1 más para cada grupo que en el estudio de 1997-1998; Zarza, 2001), además de dos prociónidos y una de lagomorfo; el número de especies esta en el rango de otros trabajos realizados con pequeños mamíferos neotropicales que va de 8-10 especies de roedores y de 4-6 de marsupiales (Medellín, 1992; Mares y Ernest, 1995). Al tratarse de una localidad tropical se puede encontrar una mayor riqueza que en otras latitudes del país ya que la riqueza específica disminuye conforme el gradiente latitudinal avanza, a partir de zonas tropicales a no tropicales (Willig *et al.*, 2003).

Analizando las curvas de acumulación de especies, se observó que se alcanzó una asíntota (la cual representa el punto de inflexión de la curva, donde la posibilidad de que aparezca una nueva especie a través del tiempo es muy baja y la intensidad del trampeo tendría que ser muy grande para acumular otra especie) para cada taxón en particular y para toda la comunidad y, aunque no fue en el mismo tiempo, ésta nos indica que el esfuerzo de captura fue el adecuado para conocer a la gran mayoría de especies presentes en los diferentes hábitats; el modelo que mejor se ajusta es el de Clench (modelo dependiente del tiempo de inicio del muestreo) ya que resulta improbable encontrar nuevas especies; los taxa estudiados son bien conocidos y el área es relativamente pequeña (Soberón y Llorente, 1993) y, por lo tanto, la probabilidad de encontrar nuevas especies disminuye al incrementarse el esfuerzo de trampeo (al acercarse a la asíntota).

Lo más relevante del presente estudio en cuanto a la diversidad y riqueza de especies es que la estructura del hábitat estuvo directamente relacionada con ellas. La tipificación de los hábitats se fundamenta principalmente en la vegetación, ya que integra los efectos locales (suelo, relieve, perturbaciones) y globales (macroclima) y suministra a la fauna alimento y cobertura (esta los resguarda de extremos climáticos y depredadores, entre otros el hombre), por lo que algunas especies de vertebrados terrestres tienen afinidad con determinados tipos de cobertura vegetal (especificidad de hábitat); está, a su vez influye en el microclima tropical donde evita la radiación, el calor o el desecamiento excesivos y adquiere un valor adicional para la fauna arborícola que la utiliza también como sustrato. En base a esto la diversidad de especies fue mayor en la SAP, debido probablemente a la condición de hábitat primario (no perturbado) que le confiere características únicas, como una mayor abundancia de recursos ambientales, una complejidad estructural que ofrece una mayor variedad de nichos (Malcolm, 1995) y que influyen en la composición de especies ya que los organismos responden mediante adaptaciones evolutivas especializadas, aumentando su diferenciación y diversidad (Martínez-Ramos, 1994; Challenger, 1998). Dichas características se ven reducidas en los distintos hábitats, de acuerdo al grado de perturbación humana, lo cual se evidencia con la menor diversidad de especies en el acahual, que es un hábitat en regeneración después de una fuerte alteración antropogénica y, en el cacaotal, que es un hábitat modificado con fines agrícolas (agroecosistema).

2. Abundancias y uso de hábitat

Con base en las abundancias relativas de las especies dentro de cada hábitat y a la relación esfuerzo-éxito de captura obtenido por tipo de trampa (Tomahawk-SAP, Sherman-Acahual) se puede inferir que hay un uso de hábitat diferencial por parte de los diversos taxa de mamíferos (didélfidos y mamíferos medianos por la SAP y roedores y didélfidos pequeños por el acahual), lo cual puede estar directamente relacionado con la estructura de la vegetación de cada tipo de hábitat y nos habla de los requerimientos específicos que necesitan las especies para su permanencia en cierto lugar.

Por ejemplo la eliminación o la reducción de la masa arbórea, favorece el incremento en las abundancias relativas de las especies comunes y abundantes que son poco sensibles a las perturbaciones antrópicas, e inclusive se favorecen con la conversión de la selva en acahuales y cultivos, ejemplos de estas especies son los roedores y didélfidos omnívoros, como *Sigmodon hispidus* y *Marmosa mexicana* (en mayor grado), y *Oryzomys alfaroi* y *O. couesi* (en menor grado), los cuales tienen preferencias por la depredación de semillas, brotes de plantas e invertebrados (Ochoa, 2000), condiciones que se encuentran en un hábitat perturbado en regeneración como el acahual (con más de 15 años de abandono), debido en parte a la abundancia de semillas, frutos y otros tipos de materia vegetal producida por las especies secundarias, así como de artrópodos de dichos sitios (fuentes de alimentación) y, en menor medida, en un monocultivo introducido como el cacao (a excepción de *Marmosa mexicana*), el cual comparte con la SAP y el acahual algunas especies vegetales, lo que permitió la presencia de especies asociadas a ambos hábitats como *Nyctomys sumichrasti* (capturada también en la SAP), *Tylomys nudicaudus* y *Peromyscus mexicanus* (ambas asociadas a árboles remanentes de SAP, aunque sólo capturadas en el cacaotal) y *Sigmodon hispidus* (característica de acahual).

Los mamíferos medianos (prociónidos) podrían ser consumidores primarios dependientes de la vegetación remanente o de los elementos de la regeneración natural de la selva (plantas típicas de estadios sucesionales tempranos) y, por ende, presentaron diferencias significativas en el uso de los diferentes hábitats, ya que sólo estuvieron presentes en el no perturbado (SAP), debido a las necesidades específicas de alimentación, cobertura, refugios, etc. de cada especie, como es el caso de la martucha (*Potos flavus*), que es estrictamente arborícola y necesita de una muy buena cobertura arbórea para tener disponibilidad de frutos (alimento), corredores en el dosel para poder desplazarse y huecos y/o horquillas en los árboles como refugios (Kays, 1999a), o del mapache (*Procyon lotor*) que habita en lugares cercanos a cuerpos de agua (asociados a la SAP) para obtención de alimento (peces y crustáceos, principalmente) y troncos caídos como refugios (Reid, 1997).

Por otro lado, hubo especies que estuvieron presentes en los tres hábitats pero fueron más abundantes en la selva (tolerantes a la perturbación) como, *Heteromys desmarestianus* entre los roedores y *Didelphis marsupialis* y *D. virginiana* entre los tlacuaches y, otras, como *Philander opossum* y *Ototylomys phyllotis* (didélfido y roedor, respectivamente) que no se encontraron en cacaotal, ya que son características de ciertos hábitats el primero más numeroso en el acahual y *O. phyllotis* en la SAP.

Por último, hubo capturas incidentales, en las que el método no estaba dirigido a ciertas especies, como *Sylvilagus brasiliensis* y *Sciurus deppei* (ambas en el acahual), con las que no se puede establecer el uso de hábitat con precisión, debido a la falta de recapturas, aunque con base en la literatura y observaciones personales, el conejo estaba en su hábitat característico y la ardilla, aunque habita predominantemente en la selva,

puede encontrarse en acahuales y otros lugares con vegetación secundaria e, incluso, en cultivos (Reid, 1997).

Es importante resaltar la contribución del cacaotal a la riqueza de especies, lo que se debe principalmente que se encuentran en contacto con fragmentos de selva que ofrecen refugio a la fauna silvestre, además de proporcionarles alimento y lugares con cobertura vegetal adecuados para que se desplacen; esto nos indica que los cacaotales son una alternativa para el mantenimiento de algunas especies de selva (hipótesis postulada desde 1965 para el trópico húmedo; Álvarez del Toro, 1985), ya que aunque tienen valores de diversidad menores, mantienen algunos restos de la vegetación original en donde subsisten algunas de ellas (situación que merece particular atención ante el avance de la transformación de los terrenos selváticos hacia monocultivos o potreros); estos a su vez integran a otras especies que son típicas de acahual o zonas perturbadas (con niveles de diversidad similares), lo que les confiere un interesante mosaico de especies que interactúan entre sí, formando un nicho ecológico peculiar dentro de un hábitat modificado con valores de diversidad mayores a los de otros agroecosistemas, como las milpas (lo que supone una fuente de ingresos para las personas de la región).

En general se puede afirmar que las faunas del acahual y del cacao son subgrupos anidados (*nested subsets*; Patterson, 1987) de la fauna de la SAP, ya que representan una fracción del total de especies de la selva que era el hábitat primario en la región. Dichas especies no son un grupo aleatorio de la fauna selvática, sino subgrupos “anidados” del hábitat más rico e intacto que representa la selva; estas especies tienden a ser las más abundantes y generalistas, las cuales necesitan en menor grado de una calidad de hábitat óptima, aunque no dejan de depender de la SAP para subsistir.

3. Éxito de captura

El éxito de captura del presente estudio (2.87%) estuvo dentro del rango esperado en estudios poblacionales de pequeños mamíferos en selvas húmedas tropicales, en las cuales bajo óptimas condiciones no alcanza el 10% (Voss y Emmons, 1996); al compararlos con los estudios previos en la zona, se encontró que fue menor al obtenido en 1990-1991 (3.97%; Medellín, 1992) y mayor al obtenido durante el evento de El Niño de 1997-1998 (2.09%; Zarza, 2001), aunque la metodología y los sitios de muestreo variaron entre sí (problemas frecuentes inherentes a cuestiones logísticas). Al analizar los valores comparados de los éxitos de captura del presente estudio con los obtenidos durante el fenómeno de El Niño de 1997-1998 (esfuerzo de captura y hábitats homologados), se observó un notable incremento (se triplicaron los valores como mínimo) en cuanto al tipo de trampas y hábitats estudiados en común, lo que demuestra que dicho fenómeno tiene una influencia negativa (en conjunto con otros factores como fluctuaciones poblacionales de cada especie) en la comunidad de pequeños mamíferos, lo cual coincide con los resultados de otros autores (Holmgren *et al.*, 2001; Hernández, *et al.*, 2002; Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 2003).

El mayor éxito de captura total se obtuvo en la SAP (el porcentaje se incrementó debido al gran éxito de captura de las trampas Tomahawk arborícolas), seguida del acahual y, por último, el cacaotal, pero el número de capturas fue superior en el acahual debido a la abundancia de roedores presentes en dicho hábitat; asimismo de acuerdo al tipo de trampa se encontró que se obtuvo un mayor éxito de captura en la selva para las trampas Tomahawk (suelo y aéreas) en la selva, mientras que para las Sherman (ambos tipos) fue en el acahual, lo que nos muestra una tendencia del tipo de mamíferos presentes en cada sitio y algunos rasgos de su conducta.

4. Densidad y biomasa

La rareza de un animal (para el caso de la biología de la conservación) se refiere a aquellas especies con bajas densidades locales, un rango geográfico reducido y una selección de hábitats restringida (Arita *et al.*, 1990). Para los mamíferos neotropicales (la mayor parte de selvas húmedas), aquellas especies de mayor tamaño tienden a poseer densidades más bajas y áreas de distribución más amplias (e.g. felinos, grandes herbívoros), mientras que las de menor tamaño son localmente abundantes con una distribución restringida (e.g. algunos roedores y marsupiales), lo que nos indica que la rareza a nivel regional está asociada con el tamaño del animal (Arita, *et al.*, 1990), aunque esta condición no siempre se cumple a escalas locales.

Las densidades obtenidas en el presente estudio superaron a las de los años previos para la Selva Lacandona, ya que se obtuvo un promedio de 9.42 ind/ha para todos los hábitats, mientras que fue de 7.21 ind/ha previo al fenómeno de El Niño de 1997-1998 (Medellín, 1992) y de 1.12-6.13 ind/ha durante el fenómeno (Zarza, 2001). Dichas densidades varían de acuerdo al tipo de hábitat y al sitio estudiados en otros trabajos con pequeños mamíferos neotropicales, ya que en un bosque de galería en Brasil fue de 13-28.5 ind/ha (Mares y Ernest, 1995); de 0.38-1.05 ind/ha en una selva alta en Manaus, al norte del mismo país (Malcolm, 1990); y 11.3 ind/ha en otra selva alta en Panamá (Fleming, 1975).

La comparación de los datos de las densidades promedio y las biomásas del presente estudio con los obtenidos durante el fenómeno de El Niño nos muestran un claro aumento en ambas, lo que supone una recuperación de las poblaciones en ambos grupos de pequeños mamíferos (roedores y didélfidos).

Aunque recientemente, Pearson *et al.*, 2003, han sugerido que el trampeo intensivo afecta la biomasa de los pequeños mamíferos al observarse una disminución del peso corporal, esto se debe más bien a las condiciones inherentes al trampeo, como deshidratación, estrés e hipotermia, las cuales desaparecen al terminar el período de muestreo, además de que ese estudio se llevó a cabo en el Neártico, cuyas condiciones son distintas a las imperantes en el Neotrópico, por lo que la estimación de la biomasa sigue siendo un parámetro muy confiable para estimar el tamaño poblacional de los pequeños mamíferos.

En un estudio muy reciente (Davis *et al.*, 2003), en el que se comparó la abundancia de 12 poblaciones de ratones domésticos (*Mus musculus*) en Australia por medio de estimadores para poblaciones cerradas, se sugiere que para poblaciones silvestres (abiertas) es necesario un trampeo mínimo de cinco noches para obtener al intervalo de confianza. Dicho trabajo respalda la noche extra de muestreo que se implementó durante el presente estudio para caracterizar mejor mis sitios de estudio (parcelas), ya que no fue posible caracterizar un mayor número (caracterización del hábitat) debido a cuestiones logísticas y metodológicas (realizar comparaciones válidas entre los diferentes años de estudio). El resultado de la noche extra de muestreo me brindó mayor información sobre la diversidad y riqueza de la comunidad de pequeños mamíferos, aunque las densidades no variaron. Asimismo queda manifiesto la efectividad del método de Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV; Krebs, 1966) que sigue funcionando correctamente como un índice de abundancia, lo que justifica su popularidad en estudios con poblaciones silvestres de pequeños mamíferos.

En el caso de los didélfidos en la Selva Lacandona, los valores fueron de 0.55 ind/ha antes del evento de El Niño de 1997-1998 (Medellín, 1992), de 0.52 ind/ha durante dicho

fenómeno y de 3.88 ind/ha después del mismo (presente estudio); estos valores fluctúan con los reportados en otras localidades del Neotrópico de acuerdo al hábitat y al lugar, siendo de 6.5-11.5 ind/ha en un bosque de galería en Brasil (Mares y Ernest, 1995); de 0.048-2.56 ind/ha en una selva húmeda en Manaus (Malcolm, 1990); por 2.1 ind/ha en otra de Panamá (Fleming, 1975).

En lo que se refiere a las biomásas en la Selva Lacandona, las contribuciones roedores y didélfidos variaron temporalmente, siendo del 49% (850 gr/ha) y 51% (880 gr/ha; Medellín, 1992) previo al fenómeno de El Niño de 1997-1998; del 17 al 42% (80-150 gr/ha) de roedores y del 50 al 80% (200-400 gr/ha; Zarza, 2001) de tlacuaches durante dicho evento; y, de sólo un 18.52% (1063 gr/ha) para roedores por 81.48% (4675 gr/ha) de tlacuaches, posterior al evento (presente estudio); estos registros indican que su aporte es variable y coincide con lo que ocurre en otros sitios del Neotrópico, ya que van de un 33% (200-1000 gr/ha) y menor al 60% (1000-2000 gr/ha; Charles-Dominique *et al.*, 1981), respectivamente, en un bosque secundario de la Guyana Francesa, hasta un 41% (1800 gr/ha) y 59% (2600 gr/ha; Mares y Ernest, 1995) en uno de galería en Brasil. Dichos valores exhiben la gran variabilidad que puede presentar la comunidad de pequeños mamíferos a través del tiempo.

5. Reclutamiento y movimientos

Se observó una variación temporal en la proporción sexual y el reclutamiento de los animales; se capturaron mayor número de adultos que de jóvenes y más machos que hembras durante todo el muestreo y para los dos grupos de mamíferos (didélfidos y roedores) lo que se explica entre otros factores por la dispersión de los machos después del destete y la busca de territorios y de hembras al inicio de la época de apareamiento

(inicio de la estación húmeda). Únicamente los individuos residentes fueron capturados (cuando las hembras fueron recapturadas casi siempre ocurría en un área cercana al sitio de captura original) en distintos períodos a lo largo del muestreo, ya que cuando se captura a un animal adulto y no se le recaptura posteriormente, es probable que haya provenido de áreas adyacentes a la parcela o haya muerto; para el caso de los individuos que nacen dentro de la parcela, existe una alta probabilidad de que sean capturados después del destete y debido a esto aquellos juveniles y subadultos presentes en cada parcela, pueden haber nacido en esta o en su defecto provenir de lugares cercanos (Chávez, 1993; Zarza 2001).

Los movimientos, como ya se ha dicho, obedecen a las necesidades de dispersión, establecimiento de territorio, búsqueda de refugios, alimento y parejas reproductivas (los machos se mueven más que las hembras), los cuales fueron mejor evaluados en los roedores debido a su menor ámbito hogareño y mayor tasa de recaptura.

Para *Heteromys desmarestianus* se registró un movimiento mayor (40m) al reportado previo (26.5m; Medellín, 1992) y durante el fenómeno del Niño de 1997-1998 (28.5m; Zarza, 2001), lo que puede explicarse ya que aunque la mayoría de individuos recapturados fueron hembras, algunos machos dispararon el promedio al ubicarse a grandes distancias del sitio original (hasta 80m). *Sigmodon hispidus* también tuvo movimientos mayores (34m) a los registrados antes del evento del Niño de 1997-1998 (23.9m; Medellín, 1992) y durante el mismo (29.6m; Zarza, 2001). Una posibilidad que podría explicar este resultado sería la competencia intraespecífica que se incrementa en condiciones de altas densidades (Zarza, 2001) o la falta de disponibilidad de recursos.

Debido a que los didélfidos y mamíferos medianos, aparte de necesitar mayores extensiones de terreno para cubrir sus necesidades básicas, sufrieron una mayor pérdida

de aretes producto de encuentros antagonistas con otros congéneres o simplemente debido a lo delicado de sus orejas, lo que impidió evaluar con mayor precisión los movimientos entre recapturas.

Para *Didelphis marsupialis* se obtuvo un valor menor (35m) al registrado antes de El Niño de 1997-1998 (64.4m; Medellín, 1992) y en otras regiones del Neotrópico como Panamá (68-82m; Fleming, 1972) o Brasil (84m; Malcolm, 1990), pero ligeramente mayor al obtenido durante dicho evento en la región (33.7m; Zarza, 2001). En el caso de *Philander opossum* la situación fue similar, ya que el promedio (28.3m) fue menor al obtenido previo al fenómeno de 1997-1998 (47.1m; Medellín, 1992) en la región y al reportado en la zona del canal de Panamá (108-125m; Fleming, 1972), aunque ligeramente mayor al valor registrado durante El Niño (25.7m; Zarza, 2001). La baja movilidad de ambas especies se podría deber a una búsqueda intensiva de alimento en cada parcela, antes de trasladarse a nuevos sitios de forrajeo (búsqueda de recursos) y/o a la ubicación de las madrigueras dentro del área muestreada para incrementar el éxito reproductivo (Zarza, 2001).

No se obtuvieron recapturas suficientes para calcular los movimientos de *Marmosa mexicana* en la región previo y durante el fenómeno de El Niño, por lo que el único dato promedio disponible en la región (51.6m) es del presente estudio; esta distancia es muy similar a lo reportado para otra especie del género, como *M. robinsoni*, en la zona del canal de Panamá (52.55m; Fleming, 1972).

6. El Niño

El Niño es capaz de modificar los patrones normales del clima alrededor del mundo; junto con su contraparte La Niña, modifican también los patrones de precipitación en México. En general, durante los inviernos de El Niño, la precipitación aumenta en el noroeste de México, mientras que disminuye en el Istmo de Tehuantepec; en contraste durante La Niña las lluvias disminuyen en el noroeste y aumentan en el Istmo de Tehuantepec (Magaña *et al.*, 2003). El desplazamiento hacia el sur de la corriente de chorro subtropical y el aumento en el número de Nortes sobre la parte sur del Golfo de México, constituyen algunos de los mecanismos que modulan la variabilidad del clima invernal. Por otro lado, El Niño en verano, en México, se refleja como déficit de precipitación. Existen varios mecanismos asociados con El Niño que resultan en anomalías negativas de precipitación sobre la mayor parte de México. Una subsidencia reforzada por causa de un desplazamiento hacia el sur de la Zona Inter-Tropical de Convergencia (ZITC), los vientos alisios más intensos de lo normal, un menor número de ciclones tropicales en los Mares Intra Americanos y una reducción en la humedad relativa, pueden resultar en severas sequías. Estos elementos se combinaron en el verano de 1997 para producir grandes pérdidas socioeconómicas relacionadas con El Niño. Por otra parte, durante los años de La Niña, las condiciones del clima en México regresan a la normal e incluso pueden resultar en una precipitación por encima de la media.

En 1998 se registró una de las peores temporadas de incendios forestales en México, ya que las condiciones meteorológicas asociadas al fenómeno del El Niño (catalogado como el más severo del siglo XX; Mc Phaden, 1999), determinaron una fuerte estación seca, particularmente durante los primeros meses de 1998, lo que propició la ocurrencia de muchos incendios que sobrepasaron los registros de años anteriores y causaron

grandes daños en diversos ecosistemas del país (Jiménez-Rosenberg, *et al.*, 2004); se calcula que ocurrieron 14,445 que afectaron 849,000 ha y provocaron la muerte de 70 personas (CNF, 2004).

En particular, dentro de la Selva Lacandona durante el evento de 1997-1998, se registró una drástica disminución en la precipitación pluvial; durante el período más seco (enero a abril) la precipitación fue casi nula, 47.88% (104.44mm) menor que el promedio de los últimos 10 años y de mayo a junio fue 41.95% (1138mm); para octubre los resultados de la precipitación de 1997-1998 fueron 59.44% (201.89mm) menor que el promedio de 1992-2002. Los resultados finales de la precipitación a lo largo de un año de muestreo en los diferentes períodos indican que en 1997-1998 fue 13.39% (411.8mm), menor al promedio de 1992-2002.

La ausencia de lluvias provocó una sequía que afectó principalmente a las plantas del sotobosque (provocando el marchitamiento y/o la muerte), limitando el éxito reproductivo de la vegetación en general (escasez de semillas) así como una baja producción de frutos, lo que probablemente repercutió sobre la abundancia de pequeños mamíferos; por otro lado la sequía provocó muchos incendios forestales a principios de 1998. Al concluir dicha sequía y con ella los efectos negativos ocasionados por dicho evento en la región, se observó un incremento de las densidades poblacionales de pequeños mamíferos (postfenómeno) en los diversos hábitats, lo que demuestra que el fenómeno del Niño tiene influencias en la comunidad de pequeños mamíferos a través del tiempo, ya que las densidades poblacionales muy bajas provocan un alto riesgo de extinción.

Aunque los efectos de El Niño no tengan influencia directa en las poblaciones de pequeños mamíferos, su interacción con las condiciones climáticas (e.g. temperatura y

precipitación) nos pueden dar una idea las alteraciones que causa en ellas y sus marcados impactos en los organismos (Glynn, 1988), es decir El Niño afecto a la vegetación y esto tuvo repercusiones con los pequeños mamíferos (influencia indirecta).

Estudios a largo plazo en la isla de Barro Colorado, en Panamá a lo largo de 49 años indican que ocurre una escasez de frutos en la estación seca posterior al Niño, debido a que la producción de ellos durante el Niño consume las reservas energéticas de las plantas, y muchos mamíferos frugívoros (arborícolas, semiarborícolas o terrestres) como monos, tlacuaches, roedores y sufren alta mortandad (Wright, *et al.*, 1999; Holmgren *et al.*, 2001).

7. Vegetación

La cobertura vegetal juega un papel muy importante en la dinámica poblacional y en la estructura de la comunidad de los pequeños mamíferos, los cuales responden espacial y temporalmente (Rosenzweig y Winakur, 1969; Adler, 1985; Chávez, 1993). La selección y el uso del hábitat (a nivel de macrohábitat) son dos de las principales razones para la coexistencia de las especies (Price y Kramer, 1984; Adler, 1985; Chávez, 1993; Zarza, 2001).

El índice de diversidad de Shanon-Wiener nos confirma que el hábitat más diverso es la SAP, lo que resulta lógico ya que es el hábitat primario de la región, seguido por el acahual cuya diversidad se explica ya que presenta especies propias de selva (de la cual esta rodeado) junto con especies pioneras características de vegetación secundaria y el cacaotal presenta la menor diversidad ya que se trata de un monocultivo introducido (debido a los ingresos económicos que reditúa a los pobladores), aunque resguarda algunas especies remanentes de selva y otras típicas de acahual en las zonas con menor

cobertura. Cabe mencionar que hubo diferencias significativas en la composición de especies entre todos los hábitats y que el área analizada fue la misma.

La abundancia no exhibió el mismo patrón ya que el acahual tuvo mayor número de individuos debido a que se trata de especies colonizadoras que tienen que reproducirse con rapidez ante la competencia por los recursos, seguida por la selva con una diferencia pequeña y el cacaotal que es un agroecosistema. Aunque los transectos realizados no reflejan el número de estratos en el que se dividió la vegetación de cada hábitat (fueron realizados en un punto dado por el azar dentro de cada parcela), la SAP es la que ocupa el mayor número de estratos superiores y el cacaotal muestra en su división especies remanentes de la selva existente antes de la intervención humana.

Respecto a la forma de vida de las especies, los hábitats siguen un patrón lógico en cuanto al número de hierbas, arbustos, lianas y árboles presentes, ya que aunque el acahual tiene un alto porcentaje de lianas, arbustos típicos de una sucesión secundaria y de árboles, la mayoría de estos son plántulas que prosperarán hasta que este hábitat en recuperación, llegue a su madurez.

Al analizar las correlaciones entre la vegetación con las densidades de los didélfidos, se encontró que la única que influyó fue el número de árboles ya que a mayor número de estos en cada hábitat se incrementaban las densidades; analizando las correlaciones a nivel de especie se encontró que en realidad *Marmosa mexicana* fue la que dio el patrón densidades-número de árboles para todo el taxón (fue la única especie correlacionada significativamente con la vegetación), ya que exhibió los mismos valores, lo que resulta lógico debido a las grandes densidades que presentaron y a que es una especie predominantemente arborícola; asimismo se correlacionó con el número de individuos de plantas dentro de cada hábitat. Para el caso de los roedores no hubo correlaciones a nivel

de grupo, pero sí a nivel específico en el caso de *Oryzomys alfaroi* y *O. couesi* con el número de árboles de cada hábitat, lo que supone que estos brindan alimento o refugios a estas especies, mientras que en el caso de *Sigmodon hispidus* se observaron dos correlaciones negativas, una con la cobertura de la hojarasca y otra con la altura de los árboles, lo que nos indica que esta especie prospera en aquellos lugares con árboles de poca altura (probablemente en el estrato arbustivo) y con poca hojarasca, características que se encuentran en hábitats perturbados como potreros o acahuales en donde puede incluso convertirse en plaga.

VIII. CONCLUSIONES

- La composición y diversidad de la comunidad de pequeños mamíferos está directamente relacionada con los niveles de perturbación, ya que a mayor perturbación menor diversidad y viceversa, así como con la estructura de cada hábitat.
- La abundancia de ciertas especies generalistas de pequeños mamíferos, como *Sigmodon hispidus* y *Didelphis marsupialis*, nos puede indicar el grado de perturbación de los diversos hábitats de la región, ya que tienden a ser más abundantes en hábitats como el acahual o el cacaotal.
- El fenómeno de El Niño de 1997-1998 tuvo una severa influencia negativa en la comunidad de pequeños mamíferos de la región, ocasionando un drástico descenso en las densidades poblacionales, las cuales tuvieron un significativo incremento al concluir dicho fenómeno.
- En general la selva sustenta la mayor diversidad de especies, lo que es notorio con la presencia de los mamíferos medianos arborícolas, cuyo uso de hábitat depende de los requerimientos específicos de cada especie, que sólo son satisfechos dentro del hábitat primario de la región.

- Los cacaotales son una alternativa para la conservación de pequeños mamíferos terrestres y el desarrollo sustentable de la región, ya que se infiere que tienen altos valores de diversidad con respecto a otros hábitats perturbados y por los ingresos obtenidos por los habitantes, debiendo de promoverseles como un agroecosistema viable en el futuro dentro del Neotrópico.

- El poder determinar una causalidad entre las densidades poblacionales y los factores ambientales es crítico para implementar algunas medidas de conservación.

- La extensión del presente trabajo junto con el realizado en 1997-1998, nos brinda una continuidad en el conocimiento de como afecta el fenómeno del Niño a la comunidad de pequeños mamíferos en el último macizo de Selva Alta Perennifolia del país, por lo que es necesario seguir con la evaluación a una escala temporal mayor, antes de que las actividades agropecuarias, las invasiones y los programas de desarrollo mal planeados acaben con ella.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Adler, G. H. 1985. Habitat selection and species interactions: an experimental analysis with small mammal populations. *Oikos*, 45(2): 380-390.
- Álvarez del Toro, M. 1985. ¡Así era Chiapas! Universidad Autónoma de Chiapas, México, 543 pp.
- Arita, H. T., J. G. Robinson y K. H. Redford. 1990. Rarity in Neotropical Forest Mammals and Its Ecological Correlates. *Conservation Biology*, 4 (2): 181-192.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones Terrestre Prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 609 pp.
- August, P. V. 1983. The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities. *Ecology*, 64 (6): 1495-1507.
- Barker, M. G. y M. A. Pinard. 2001. Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. *Plant Ecology*, 153: 23-38.
- Bonaccorso, J. F. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24: 359-408.
- Brown, V. K. 1984. Secondary Succession: Insect-Plant Relationships. *Bioscience*, 11:710-716.
- 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, E.U.A. 158pp.

- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1995. Global Patterns of Mammalian Diversity, Endemism, and Endangerment. *Conservation Biology*, 9(3): 559-568.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002a. Mamíferos de México. Pp. 377- 413, in *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales* (G. Ceballos y J. Simonetti eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México 582pp.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002b. The Mammals of México: Composition, Distribution and Conservation Status. Occasional Pappers, Museum of Texas Tech University, Number 218:1-27.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y Futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, S. C. México, 847pp.
- Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, A. Hladik, C. M. Hladik y M. F. Prevost. 1981. Les mamifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: interrelations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 35: 341-435.
- Charles-Dominique, P. 1993. Speciation and Coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio*. 107/108: 75-84
- Chávez, C. 1993. Dinámica poblacional y uso de hábitat por roedores de un matorral de palo loco (*Senecio precox*). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 63 pp.
- Comisión Nacional Forestal. 2004. Prevención y Combate de Incendios. *Biodiversitas*, 52: 11-15.

- Correa, G. y R. Monge. 1991. De lo que era la Selva Lacandona sólo queda la tercera parte. *Proceso*, 777: 16-23
- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2003. Rodent density anomalies in scrub vegetation areas as a response to ENSO 1997-98 in Baja California Sur, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42 (3): 547-551.
- Davis, S. A., L. Akison, L. Farroway, G. Singleton y K. Leslie. 2003. Abundance Estimators and Truth: Accounting for Individual Heterogeneity in Wild House Mice. *Journal of Wildlife Management*, 67(3): 634-645.
- De Vos, J. 1981. La Paz de Dios y del Rey. La conquista de la Selva Lacandona. 2ª edición. Secretaría de Educación y Cultura de Chiapas y Fondo de Cultura Económica, México. 504 pp.
- De Vos, J. 1988. Oro Verde: La conquista de la Lacandona por los Madereros Tabasqueños, 1822-1949. Fondo de Cultura Económica y Secretaría de Educación Pública, México, 330 pp.
- De Vos, J. 2002. Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona 1949- 2000. Fondo de Cultura Económica, 505 pp.
- Dirzo, R y A. Miranda. 1990. Contemporary Neotropical Defaunation and Forest Structure, Function, and Diversity-A Sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, 4 (4): 444-447.
- Dirzo, R. y E. Mendoza. 2002. Extinciones de Procesos Ecológicos: Las Interacciones entre Plantas y Mamíferos Tropicales. Pp. 153-155, in *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas latinoamericanas* (R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo eds.). Fondo de Cultura Económica, México. 797 pp.

- Emmons, L. H. 1995. Mammals of Rain Forests Canopies. Pp. 199-223, in Forest Canopies (M. D. Lowman y N. M. Nadkarni eds.). Academic Press, E.U. A. 624 pp.
- Estrada, A., L. Luecke, S. Van Belle, K. French, D. Muñoz, Y. García, L. Castellanos y A. Mendoza. 2002. The Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) and Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*) in the Mayan Site of Yaxchilán, Chiapas, Mexico: A Preliminary Survey. *Neotropical Primates*, 10: 89-95.
- Fleming, T. H. 1972. Aspects of the populations dynamics of three species of opossum in Panama canal zone. *Journal of Mammalogy*, 53: 619-623.
- Fleming, T. H. 1973. Number of Mammal Species in North and Central American Forest Communities. *Ecology*, 54(3): 555-563.
- Fleming, T. H. 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. Ryszkowsky, eds.). Cambridge University Press. E. U. A. 451 pp.
- Fleming, T. H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and ecological play. Pp. 119-144, in Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions (P. Price, G. Fernández y W. Benson eds.). John Wiley and Sons Inc. E. U. A. 639 pp.
- Fleming, T. H., R. Breitswisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrates frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 91-109.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México 439 pp.

- Gallina, S., S. Mandujano y A. González-Romero. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of Central Veracruz, México. *Agroforestry Systems*, 33: 13-27.
- Gaona, O. 1997. Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 59 pp.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75 (1): 1-34.
- Glynn, P. W. 1988. El Niño Southern Oscillation 1982-1983: Nearshore Population, Community, and Ecosystem Responses. *Annals of Review of Ecology Systematic*, 19: 309-345.
- Graipel, M. E. 2003. A Simple Ground-Based Method for Trapping Small Mammals in the Forest Canopy. *Journal of Tropical Mammalogy*, 10 (1): 177-181.
- Greenberg, R., P. Bichier y A. C. Angon. 2000. The Conservation Value for birds of cacao plantations with diverse planted shade in Tabasco, México. *Animal Conservation*, 3: 105-112.
- Hernández, B., Y. Domínguez, G. Ceballos y A. Mendoza. 2002. Efecto del fenómeno "El Niño" en las poblaciones de *Lyomys pictus* en el Oeste de México. Resúmenes del VI Congreso Nacional de Mastozoología, Oaxaca, México.

- Herrera-MacBryde, O. y R. A. Medellín. 1997. Lacandon Rainforest Region. Pp. 125-129, in Centers of Plant Diversity, Vol. 3, The Americas (S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villalobos 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, Inglaterra. 525 pp.
- Hilton-Taylor, C. 2000. 2000 IUCN red list of threatened species, Glanz, Suiza.
- Hoffman, R. 1992. La importancia ecológica y económica de las tecnologías tradicionales de agri- y silvicultura en áreas de bosque tropical húmedo en México. Pp. 110-122, in Changing tropical forests: Historical perspectives on today's challenges in Central and South America (H. Steen y R. Tucker eds.). Forest History Society. E.U.A. 302 pp.
- Holmgren, M., M. Scheffer, E. Ezcurra, J. Gutiérrez y G. Mohren. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. Trends in Ecology & Evolution, 16(2):89-94.
- Huerta, E. 2003. Dispersión de semillas por murciélagos y aves en la regeneración de hábitats perturbados en un bosque tropical. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México 77 pp.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, 2004. Extensión territorial. INEGI, México. Disponible en: <http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/datosgeogra/extterri/frontera.cfm?c=154> (Fecha de consulta 26-I-2004).
- Jacksic, F., S. Silva, P. Meserve y J. Gutiérrez. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. Oikos, 78:341-354.

- Jáuregui, E. 1997. Climate variability and climate change in Mexico: A review. *Geofísica Internacional*, 36(3).
- Jiménez-Rosenberg, R., Cruz, I., Schmidt, M., Ressler, R., Ressler, S. y López, G. 2004. Detección Temprana de Incendios. *Biodiversitas*, 52:1-7.
- Jornada La. 1990. Destruído, el 76% de la Selva Lacandona. *La Jornada*, 21 de julio de 1990, México, p. 1.
- Kays, R. W. 1999a. Food Preference of Kinkajous (*Potos flavus*): A Frugivorous Carnivore. *Journal of Mammalogy*, 80(2): 589- 599.
- Kays, R. W. 1999b. A hoistable mammal trap. *Wildlife Society Bulletin*, 27(2): 298-300.
- Kays, R. W. y A. Allison. 2001. Arboreal tropical forest vertebrates: current knowledge and research trends. *Plant Ecology*, 153: 109-120.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, 36: 239-273.
- Lancia, R.A., J. D. Nichols y K. H. Pollock. 1996. Estimating the Number of Animals in Wildlife Populations. Pp. 215-270, in *Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats* (T. A. Bookhout ed.). The Wildlife Society, E.U.A. 740 pp.
- Lima, M. y F. M. Jaksic. 1999. Population dynamics of three Neotropical small mammals: Time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. *Australian Journal of Ecology*, 24: 25-34.
- Lima, M., J. E. Keymer y F. M. Jaksic. 1999. El Niño Southern Oscillation- Driven Rainfall Variability and Delayed Density Dependence Cause Rodents Outbreaks in Western South America: Linking Demography and Population Dynamics. *The American Naturalist*, 153: 476-491.

- Lyons, S. K. y M. R. Willig. 2002. Species Richness, Latitude and Scale-Sensitivity. *Ecology*, 83(1): 47-58.
- Magaña, V. O., J. L. Vázquez, J. L. Pérez y J. B. Pérez. 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofísica Internacional*, 42(3): 313-330.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, E.U.A., 179 pp.
- Malcolm, J. R. 1990. Estimation of Mammalian Densities in Continuous Forests North of Manaus. Pp. 339-357, *in* *Four Neotropical Rainforests* (A. H. Gentry ed.). Yale University Press, E.U.A. 627 pp.
- Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of Neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy*, 72(1): 188-192.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest Structure and the Abundance and Diversity of Neotropical Small Mammals. Pp. 179-197, *in* *Forest Canopies* (M. D. Lowman y N. M. Nadkarni eds.). Academic Press, E.U. A. 624 pp.
- 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(3): 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-Ramos, M. y C. H. Ramos. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): Una nueva familia en México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76: 128-135.
- Martínez-Ramos, M., C. H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54:99-107.
- McPhaden, M. J. 1999. El Niño: The Child Prodigy of 1997-1998. *Nature*, 398(6728): 559-562.

- Medellín R. A. 1991. The Selva Lacandona: An Overview. Tropical Conservation and Development Program. TCD Newsletter, 24:1-5.
- Medellín, R.A. 1992. Community ecology and conservation of mammals in a Mayan tropical rainforest and abandoned fields. Tesis de Doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida, E.U.A. 333pp.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8:780-799.
- Medellín, R. A. 1996. Reserva de la Biosfera Montes Azules. *Gaceta Ecológica primavera*, 38:23-26.
- Medellín, R. A. 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.
- Medellín, R. A. y K. H. Redford. 1992. The role of mammals in neotropical forest-savanna boundaries. Pp. 519-548, in *Nature and Dynamics of Forest-Savannas Boundaries* (P. Furley, J. Procyor, y J. Ratter eds.). Chapman & Hall, Inglaterra.
- Medellín, R. A. y J. Sarukhán. 2000. Emergencia en la Selva Lacandona. *Proceso*, 1228: 42- 44.
- Meserve, P. L., J. A. Yunker, J. R. Gutierrez, 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. Jacksic. 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(2): 580-595.

- Mittermeier, R. A., N. Myers, J. B. Thomsen, G. A. Da Fonseca y S. Olivieri. 1998. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology*, 12(3): 516-520.
- Nichols, J. D. y K. H. Pollock. 1983. Estimation Methodology in Contemporary Small Mammals Capture-Recapture Studies. *Journal of Mammalogy*, 64(2): 253-260.
- Nott, M. P., D. F. Desante, R. B. Siegel y P. Pyle. 2002. Influences of the El Niño/Southern Oscillation on Avian Productivity in forests of the Pacific Northwest of North America. *Global Ecology & Biogeography*, 11: 333-342.
- Ochoa, J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica*, 32(1): 146-164.
- Ojasti, J. 2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SIMAB Series No.5. Smithsonian Institution/MAB Program, E. U. A. 290 pp.
- Patterson, B. D. 1987. The Principle of Nested Subsets and Its Implications for Biological Conservation. *Conservation Biology*, 1(4): 323-334.
- Pearson, D. E., Y. K. Ortega y L. F. Ruggiero. 2003. Trapp-Induced Mass Declines in Small Mammals: Mass As a Population Index. *Journal of Wildlife Management*, 67(4): 684-691.
- Price, M. y K. A. Kramer. 1984. On measuring microhabitat affinities with special reference to small mammals. *Oikos*, 42(2): 349-354.
- Pollock, K.H., J. D. Nichols, C. Brownie, y J. E. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107: 1-97.
- Redford, K. H. 1992. The Empty Forest. *Bioscience*, 42 (6): 412-423.

- Reid, F. A. 1997. A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. E.U.A. 334 pp.
- Rosenberg, D. K., B. R. Noon y E. C. Meslow. 1997. Biological Corridors: Form, Function, and Efficacy. *BioScience*, 47(10): 677-687.
- Rosenzweig, M. L. y J. Winakur. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitat and environmental complexity. *Ecology*, 50 (2): 558-572.
- Rzedowsky, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México. 432 pp.
- Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1995. Reservas de la Biosfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México. SEMARNAP-CONABIO, México. 159 pp.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, protección ambiental – especies nativas de México de flora y fauna silvestres – categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – lista de especies de riesgo. Diario Oficial de la Federación, Segunda sección, Miércoles 6 de marzo de 2002:1-80.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The Use of Species Accumulation Function for the Prediction of Species Richness. *Conservation Biology*, 7(3): 480-488.
- StatSoft, Inc., 2000. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK, E.U.A.
- Supple, C. 1999. El Niño/La Niña. El círculo vicioso de la naturaleza. *Nacional Geographic*, en español, marzo, 4(3):72-95.
- Toledo, A. 1983. Como destruir el paraíso. Centro de Ecodesarrollo y Océano. México.
- Turati, M. 2003. Tiene hotel en medio de Reserva. *Reforma*, Sección Nacional, 9 de Junio de 2003, México, p. 9.

- Voss, R. S. y L. H. Emmons. 1996. Mammalian Diversity in Neotropical Lowland Rainforests: A Preliminary Assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 230: 1-115.
- Wilkerson, J. K. 1985. The Usumacinta river: Troubles in a wild frontier. *National Geographic* 168(4): 514-543.
- Williamson, G. B., W. F. Laurance, A. A. Oliveira, P. Delamônica, C. Gascon, T. E. Lovejoy y L. Pohl. 2000. Amazonian Tree Mortality during the 1997 El Niño Drought. *Conservation Biology*, 14(5):1538-1542.
- Willig, M. R. y K. W. Selcer. 1989. Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*, 16: 189-195.
- Willig, M. R. y M. R. Gannon. 1997. Gradient of Species Density and Turnover in Marsupials: A Hemispheric Perspective. *Journal of Mammalogy*, 78(3): 756-765.
- Willig, M. R., D. M. Kaukman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale and Synthesis. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 273-309.
- Wilson, D. E. y D. A. M. Reeder (eds.). 1993. *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, EUA. 1206 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(5):1632-1647.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2ª edición. Prentice Hall. E.U.A. 718 pp.

Zarza, H. 2001. Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México 129 pp.

APÉNDICE I

Lista de especies de mamíferos reportada de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Se listan taxonómicamente de acuerdo con Wilson y Reeder (1993) y Ceballos *et al.* (2002b). Los géneros y especies de cada familia se ordenan alfabéticamente; la inclusión de *Micronycteris schmidtorum* se debe a un registro reciente (Arroyo-Cabrales, com. per.).

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
Dasypus novemcinctus

Myrmecophagidae

Cyclopes didactylus
Tamandua mexicana

CHIROPTERA (69 spp.)

Emballonuridae

Balantiopteryx io
Balantiopteryx plicata
Diclidurus albus
Peropteryx kappleri
Peropteryx macrotis

Rynchonycteris naso
Saccopteryx bilineata

Noctilionidae

Noctilo albiventris
Noctilo leporinus

Mormoopidae

Mormoops megalophylla
Pteronotus davyi
Pteronotus gymnonotus
Pteronotus parnelli

Phyllostomidae

Phyllostominae

Chrotopterus auritus
Lonchorhina aurita
Macrophyllum macrophyllum
Macrotus waterhousii
Micronycteris brachyotis
Micronycteris megalotis
Micronycteris schmidtorum
Mimon bennettii
Mimon crenulatum
Phylloderma stenops
Phyllostomus discolor
Tonatia brasiliensis
Tonatia evotis
Tonatia saurophila
Trachops cirrosus
Vampyrum spectrum

Glossophaginae

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 bilobulatum
Vampyressa pusilla
Vampyrodes caraccioli

Desmodontinae

Desmodus rotundus
Diaemus youngi
Diphylla ecaudata

Natalidae

Natalus stramineus

Thyroptera

Thyroptera tricolor

Vespertilionidae

Baureus dubiaquercus
Eptesicus furinalis
Lasiurus borealis
Lasiurus ega

Myotis albescens
Myotis elegans
Myotis fortidens
Myotis keaysi
Pipistrellus subflavus

Molossidae

Eumops hansae
Molossops greenhalli
Molossus molossus
Molossus rufus

PRIMATES (2 spp.)

Cebidae

Allouatta pigra
Ateles geoffroyi

CARNIVORA (13 spp.)

Canidae

Urocyon cinereoargenteus

Felidae

Herpailurus yagouaroundi
Leopardus pardalis
Leopardus wiedii
Panthera onca
Puma concolor

Mustelidae

Conepatus semistriatus
Eira barbara
Lontra longicaudis

Procyonidae

Bassariscus sumichrasti
Nasua nasua
Potos flavus
Procyon lotor

PERISSODACTYLA (1 spp.)

Tapiridae

Tapirus bairdii

ARTIODACTYLA (4 spp.)

Tayassuidae

Tayassu pecari

Tayassu tajacu

Cervidae

Mazama americana

Odocoileus virginianus

RODENTIA (17 spp.)

Sciuridae

Sciurus aureogaster

Sciurus deppei

Sciurus yucatanensis

Geomyidae

Orthogeomys hispidus

Heteromyidae

Heteromys desmarestianus

Muridae

Nyctomys sumichrasti

Oligoryzomys fulvescens

Oryzomys alfaroi

Oryzomys couesi

Oryzomys melanotis

Otodylomys phyllotis

Peromyscus mexicanus

Sigmodon hispidus

Tylomys nudicaudus

Erethizontidae

Coendou mexicanus

Agoutidae

Agouti paca

Dasyproctidae

Dasyprocta punctata

LAGOMORPHA (1 sp.)

Leporidae

Sylvilagus brasiliensis

APÉNDICE II

Lista de especies de plantas vasculares registradas durante los censos de vegetación, para la caracterización de los hábitats del presente estudio en la región de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas. Se listan taxonómicamente de acuerdo con Martínez-Ramos *et al.*, (1994). Los géneros y especies de cada familia se ordenan alfabéticamente.

LILIOPSIDA (Monocotiledóneas)

- | | |
|------------------------------|--|
| | <i>Calathea macrochlamys</i>
<i>Calathea microcephala</i> |
| Araceae (5 spp.) | |
| <i>Anthurium</i> sp. | |
| <i>Dieffenbachia seguine</i> | |
| <i>Monstera acuminata</i> | |
| <i>Spatiphyllum</i> sp. | |
| <i>Syngonium podophyllum</i> | |
| | Musaceae (1 spp.) |
| | <i>Heliconia</i> sp. |
| | Palmae (9 spp.) |
| | <i>Bactris mexicana</i> |
| | <i>Cryosophila argentea</i> |
| | <i>Chamaedorea alternans</i> |
| | <i>Chamaedorea oblongata</i> |
| | <i>Chamaedorea tepejilote</i> |
| | <i>Desmoncus ferox</i> |
| | <i>Geonoma mexicana</i> |
| | <i>Reinhartia gracilis</i> |
| | <i>Schelea liebmannii</i> |
| Comelinaceae (1 spp.) | |
| <i>Commelina difusa</i> | |
| Dioscoroaceae (2 spp.) | |
| <i>Dioscorea composita</i> | |
| <i>Dioscorea</i> sp. | |
| Gramineae (6 spp.) | |
| <i>Lasiacis</i> sp. | |
| <i>Lasiacis divaricata</i> | |
| <i>Lasiacis nigra</i> | |
| <i>Pharus latifolius</i> | |
| <i>Phragmires</i> sp. | |
| | Smilacaceae (2 spp.) |
| | <i>Smilax</i> sp. |
| | <i>Smilax spinosa</i> |
| | Zingiberaceae (2 spp.) |
| | <i>Costus</i> sp. |
| | <i>Costus scaber</i> |
| Haemodoraceae (1 spp.) | |
| <i>Xiphidium caeruleum</i> | |
| Marantaceae (4 spp.) | |
| <i>Calathea</i> sp. | |
| <i>Calathea ionocephala</i> | |

MAGNOLIOPSIDA (Dicotiledóneas)

Acanthaceae (1 spp.)

Blechum brownei

Amaranthaceae (3 spp.)

Chamissoa altissima

Iresine arbuscula

Iresine celosia

Anacardiaceae (2 spp.)

Astronium graveolens

Spondias radlkoferi

Annonaceae (2 spp.)

Annona scleroderma

Cymbopetalum mayarum

Apocynaceae (1 spp.)

Stemmadenia donell-smithii

Araliaceae (1 spp.)

Dendropanax sp.

Asclepiadaceae (2 spp.)

Gonolobus sp.

Marsdenia laxiflora

Begoniaceae (1 spp.)

Begonia sp.

Bignoniaceae (4 spp.)

Amphitecna sp.

Arrabidaea sp.

Arrabidaea florida

Tabeuia guayacan

Bombaceae (3 spp.)

Pachira acuatica

Quararibea funebris

Quararibea yunkceri

Boraginaceae (3 spp.)

Cordia sp.

Cordia alliodora

Cordia stellifera

Burseraceae (2 spp.)

Bursera simaruba

Protium schippii

Cecropiaceae (1 spp.)

Cecropia peltata

Chrysobalanaceae (2 spp.)

Hirtella racemosa

Licania platypus

Compositae (6 spp.)

Melanthera aspera

Mikania sp.

Mikania micrantha

Neurolaena sp.

Neurolaena lobata

Vermonia patens

Connaraceae (1 spp.)

Rourea glabra

Convolvulaceae (1 spp.)

Ipomoea sp.

Dilleniaceae (1 spp.)	Loganiaceae (1 spp.)
<i>Tetracera volubilis</i>	<i>Strychnos tabascana</i>
Euphorbiaceae (3 spp.)	Magnoliaceae (1 spp.)
<i>Acalypha diversifolia</i>	<i>Talauma mexicana</i>
<i>Cortón schiedeanus</i>	
<i>Dalechampia heteromorpha</i>	Malpighiaceae (2 spp.)
Flacourtiaceae (1 spp.)	<i>Malpighia glabra</i>
	<i>Tetrapterys</i> sp.
	Malvaceae (1 spp.)
	<i>Hampea stipitata</i>
Guttiferae (1 spp.)	Melastomataceae (3 spp.)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Miconia</i> sp.
Lauraceae (3 spp.)	<i>Miconia blaberrima</i>
<i>Licaria alata</i>	<i>Mouriri myrtilloides</i>
<i>Nectandra belizensis</i>	
<i>Nectandra reticulata</i>	Meliaceae (4 spp.)
Leguminosae (21 spp.)	<i>Guarea glabra</i>
<i>Acacia mayana</i>	<i>Guarea grandifolia</i>
<i>Acacia usumacintensis</i>	<i>Trichilia havanensis</i>
<i>Albizia leucocalyx</i>	<i>Trichilia mexicana</i>
<i>Canabalia</i> sp.	Menispermaceae (1 spp.)
<i>Cojoba arborea</i>	<i>Abuta panamensis</i>
<i>Dalbergia glabra</i>	Monimiaceae (1 spp.)
<i>Desmodium</i> sp.	<i>Mollinedia viridiflora</i>
<i>Dialium guianense</i>	Moraceae (7 spp.)
<i>Eritrina folkersii</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>
<i>Inga</i> sp.	<i>Brosimum costaricanum</i>
<i>Inga pavoniana</i>	<i>Castilla elastica</i>
<i>Inga vera</i>	<i>Ficus insipida</i>
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	<i>Pseudolmedia</i> sp.
<i>Machaerium</i> sp.	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>
<i>Platymiscium pinnatum</i>	<i>Trophis racemosa</i>
<i>Pterocarpus rohrii</i>	
<i>Schizolobium parahybum</i>	
<i>Senna</i> sp.	
<i>Swartzia</i> sp.	
<i>Swartzia guatemalensis</i>	
<i>Vatairea lundellii</i>	

Myristicaceae (1 spp.)

Virola koschny

Myrsinaceae (2 spp.)

Parathesis sp.

Parathesis membranacea

Nyctaginaceae (1 spp.)

Pisonia aculeata

Ochnaceae (1 spp.)

Ouratea lucens

Passifloraceae (1 spp.)

Passiflora sp.

Piperaceae (8 spp.)

Piper sp.

Piper aequale

Piper amalago

Piper auritum

Piper hispidum

Piper lapathifolium

Piper pansomalannum

Piper yzabalanum

Rhamnaceae (1 spp.)

Gouania lupuloides

Rhizophoraceae (1 spp.)

Cassipourea guianensis

Rubiaceae (6 spp.)

Posoqueria latifolia

Psychotria sp.

Psychotria chiapensis

Psychotria limonensis

Psychotria papantlensis

Randia armata

Sapindaceae (4 spp.)

Cupania belizansis

Paullinia clavigera

Sapindus saponaria

Serjania goniocarpa

Sapotaceae (3 spp.)

Pouteria sp.

Pouteria durlandi

Pouteria sapota

Solanaceae (6 spp.)

Cestrum glanduliferum

Cestrum nocturnum

Cestrum racemosum

Lycianthes nitida

Solanum sp.

Solanum tampicense

Sterculiaceae (2 spp.)

Byttneria aculeata

Theobroma cacao

Tiliaceae (1 spp.)

Luehea seemannii

Ulmaceae (3 spp.)

Ampelocera hotlei

Celtis iguanaea

Trema micrantha

Urticaceae (2 spp.)

Urera caracasana

Urera eggersii

Violaceae (1 spp.)

Rinorea hummeli

Vitaceae (1 spp.)

Cissus gossypifolia

Vochysiaceae (1 spp.)

Vochysia guatemalensis

NO VASCULARES

Pteridophyta

Lycopodiaceae

Selaginellaceae

APÉNDICE III

Parámetros demográficos más importantes de la comunidad de pequeños mamíferos en diferentes hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas. M = Machos, H = Hembras, # ind. = Número de individuos capturados, P. Sex = Proporción Sexual, A = Adultos, S = Subadultos, J = Jóvenes y SAP = Selva Alta Perennifolia.

HÁBITAT	ESPECIE	M # ind.	H # ind.	P. Sex H-M	Edad A-S-J	BIOMASA (g/ha)	DENSIDAD (ind/ha)
SAP	<i>Didelphis marsupialis</i>	15	7	0.47:1.00	10-10-2	15,129+/-2634.11	1.84+/-1.6
	<i>Didelphis virginiana</i>	5	5	1.00:1.00	6-3-1	17,000+/-1989.03	0.92+/-0.49
	<i>Marmosa mexicana</i>	2	1	0.50:1.00	3-0-0	463+/-173.56	0.25+/-0.42
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	1	1	1.00:1.00	2-0-0	552+/-69.30	0.17+/-0.26
	<i>Philander opossum</i>	10	3	0.30:1.00	9-2-2	3485+/-879.44	1.09+/-1.53
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	13	22	1.69:1.00	25-7-3	2864+/-220.84	3.91+/-1.201
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	14	13	0.93:1.00	21-2-4	784+/-65.89	2.25+/-1.508
	<i>Oryzomys couesi</i>	7	6	0.86:1.00	11-2-0	482+/-79.71	1.16+/-1.291
	<i>Otodylomys phyllotis</i>	16	2	0.12:1.00	5-5-8	1050+/-134.79	1.66+/-1.506
	<i>Sigmodon hispidus</i>	3	3	1.00:1.00	3-0-3	310+/-42.72	0.58+/-0.665
Acahual	<i>Didelphis marsupialis</i>	6	1	0.17:1.00	6-1-0	7040+/-2093.04	0.59+/-1.02
	<i>Didelphis virginiana</i>	4	1	0.25:1.00	4-0-1	4200+/-353.55	0.42+/-0.5
	<i>Marmosa mexicana</i>	11	13	1.18:1.00	23-1-0	1002+/-131.39	2.5+/-1.83
	<i>Philander opossum</i>	10	7	0.70:1.00	14-3-0	7234+/-329.15	1.67+/-0.5
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	10	14	1.40:1.00	14-7-3	2024+/-143.18	2.75+/-0.5
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	21	9	0.43:1.00	21-6-3	836.42+/-98.15	2.83+/-2.113
	<i>Oryzomys couesi</i>	7	8	1.14:1.00	6-6-2	569+/-43.37	1.5+/-1.095
	<i>Sigmodon hispidus</i>	23	17	0.74:1.00	25-8-7	3434.65+/-215.63	4.5+/-1.761
Cacao	<i>Didelphis marsupialis</i>	11	6	0.55:1.00	12-2-3	21,550+/-3095.64	1.5+/-1.26
	<i>Didelphis virginiana</i>	3	1	0.33:1.00	4-0-0	7150+/-837.16	0.34+/-0.4
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	3	13	4.33:1.00	10-5-2	1679+/-112.26	2.33+/-0.606
	<i>Oryzomys alfaroi</i>	7	11	1.57:1.00	12-4-2	481+/-60.37	1.33+/-1.169
	<i>Oryzomys couesi</i>	3	4	1.33:1.00	5-2-0	227+/-23.98	0.42+/-0.376
	<i>Peromyscus mexicanus</i>	1	2	2.00:1.00	2-0-1	149.5+/-4.64	0.58+/-0.492
	<i>Sigmodon hispidus</i>	9	7	0.77:1.00	11-1-3	1250+/-168.44	1.42+/-1.201