



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTRUCTURA ESPACIAL DE LOS HÁBITAT DE LOS
MAMÍFEROS EN UN PAISAJE DE LA SELVA
LACANDONA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

FRANCISCO EMILIO ROLDÁN VELASCO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. ALFREDO DAVID CUARÓN OROZCO

2012





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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Roldán
Velasco
Francisco Emilio
54 43 24 40
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
094324615

2. Datos del tutor

Dr.
Alfredo David
Cuarón
Orozco

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Ella Gloria
Vázquez
Domínguez

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Tania Roswitha
Urquiza
Haas

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Susette Samí
Castañeda
Rico

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Noé
Pacheco
Coronel

7. Datos del trabajo escrito

Estructura espacial de los hábitat de los
mamíferos en un paisaje de la Selva
Lacandona
148 pp.
2012

*A mi mamá.
Gracias por todo, por la vida.....*

Agradecimientos

El presente estudio fue financiado con el apoyo económico del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental (SEMARNAT-CONACYT) dentro del proyecto SEMARNAT-2002-C01-0597 y del Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Universidad Nacional Autónoma de México (Proyecto IN208403). Parte de los datos de campo se tomaron dentro del proyecto Evaluación de especies clave de mastofauna mayor como indicadoras de la salud del ecosistema en Marqués de Comillas, región Selva Lacandona, Chiapas del Corredor Biológico Mesoamericano – México, CONABIO. En el 2009 se recibió una beca de fomento a la titulación por parte de la Secretaría de Educación Pública (SEP).

Agradezco a los ejidos chiapanecos de Loma Bonita (Mpio. Maravilla Tenejapa), Boca de Chajul, Adolfo López Mateos, José López Portillo, Zamora Pico de Oro y San Isidro (Mpio. Marqués de Comillas) su hospitalidad y todas las facilidades otorgadas para trabajar en sus tierras.

Al Rancho El Coyul por todo su apoyo y por las oportunidades de desarrollo profesional.

Al Dr. Alfredo Cuarón por darnos la oportunidad de trabajar en la Selva Lacandona. Por sus enseñanzas, consejos y paciencia. Por su amistad.

Al M. en C. Carlos Muench por invitarnos a participar en el proyecto del Corredor Mesoamericano. Por todo lo compartido en el campo y por abrirnos las puertas de su casa en Jovel. Por su amistad.

A la Biol. Elva Domínguez por su compañía durante toda esta odisea. Por su amistad.

A mis sinodales Dra. Ella Vázquez, Dra. Tania Urquiza, M. en C. Susette Castañeda y M. en C. Noé Pacheco por sus valiosos comentarios que ayudaron a que este trabajo tomara forma y se enriqueciera notablemente. Por todo lo que hacen en favor de la fauna de nuestro país.

Al laboratorio de Manejo de Fauna y Hábitat (MaFyHa) del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIECO) en sus versiones *in situ* y *ex situ* por albergarnos. A Adrel, César, Christopher, Denisse, Elisa, Eva, Gaby, Irene, Iris, José Carlos, Lupita, Marciano, Paloma, Sandra y todos los demás mafyhosos por su compañía y amistad.

Al Dr. Eduardo Naranjo y a sus alumnos Ana Laura, Ariadna, Ciro y Fernando por introducirnos a la Selva Lacandona y por todos los momentos agradables en el campo.

A todos en el Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Al Dr. Adolfo Navarro por sus enseñanzas y regaños. A los compañeros del taller de faunística,

sistemática y biogeografía de vertebrados terrestres de México. A Diana, Elisa, María Elena, Rocío y Susette por todos los momentos compartidos durante las salidas al campo, pero sobre todo por su amistad.

A todos en la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología de la UNAM. A la Dra. Patricia Escalante por darnos la oportunidad de colaborar en el proyecto de El Carricito en el que hicimos nuestro servicio social. A Isabel, Marek, Paco, Rosy y Vero por todas sus enseñanzas y momentos agradables compartidos en campo y en el IB.

A todos en el Laboratorio de Vertebrados de la Facultad de Ciencias. Al Biol. José León y al M. en C. Noé Pacheco por adentrarnos en el mundo del manejo de fauna y de la etnozología.

A todos los amigos de la Facultad de Ciencias de la UNAM. A las animaniacs, Elva, Margarita y Olga, por todos los momentos llenos de risas, gatos, protozoarios, mamíferos marinos, videojuegos, tareas, exposiciones, películas, hackys, tacos, quecas y demás. A los animalocos, Edgardo, Eduardo, Hugo y Sergio por lo mismo, pero con menos gatos y mamíferos marinos. A Arturo, Brenda, Citlalli, David, Daniel, Gabriel Otero, Iskra, Noé el valedor, Nohemí, Oyuki y demás biolocos, por todos los momentos compartidos durante la carrera.

A Gerardo del Olmo y Graciela García por darme la oportunidad de participar en Bruja de monte.

A todos los amigos. A la familia Manzanilla Méndez por todo su cariño, a Toño por su amistad durante todos estos años y a la Sra. Trinidad por ser un ejemplo de fortaleza. A Marlen y a Kirpal por todos los gratos recuerdos que espero se sigan acumulando más frecuentemente. A Nahiely por todas las pizzas que me hizo pagarle y que espero que aún le deba muchas. A Arístides, Arturo, Eduardo, Hugo, Jaime, José Luis, Julio, Leija, Matus, Misael, Moisés, *Muerto* y Omar por todos esos tochos y campamentos frustrados. A las familias Felipe Mejía y Torres San Juan por el cariño que nos han dado a mi mamá y a mi en gran parte de nuestra vida. A la familia Hernández Valdez por su amistad durante estos últimos años y por aguantar a los perros. A Dolores por las agradables pajareadas.

A mi familia. A mi tía Amelia por todos sus cuidados. A mis tíos Chabe y Pepe y Melania y Álvaro por todo su cariño y por darme unos primos y sobrinos maravillosos. A mi madrina Eloisa y a Migue por estar con nosotros siempre.

A ti, por tu interés en este trabajo.

A todos los seres vivos con los que he compartido, comparto y compartiré este hermoso paseo llamado vida. A los que ya no están, a los que vendrán.....

Los que por primera vez nombraron esta tierra la tuvieron entre su boca como suya. Y era un sabor de mazorca que dobla la caña con su peso. Y era la miel espesa y blanca de la guanábana. Y la pulpa lunar de la anona. Y la aceitosa semilla del zapote. Y el lento rezumar del jugo en el tronco herido de la palmera. Pero también hálito, niebla madrugadora que deja seña de su paso en el follaje. Y el caliente jadeo de la bestia pacífica y el furtivo aliento del animal dañino. Y la acompasada respiración de las llanuras por la noche. Pero también signo: el que traza el faisán con su vuelo alto, el que deja el reptil sobre la arena.

Los que por primera vez se establecieron en esta tierra llevaron cuenta de ella como de un tesoro. La extensión del milperío y las otras cosechas. La zona para la persecución del ciervo. La encrucijada donde el tigre salta sobre su presa. La cueva remota donde amenaza el hambre del leoncillo. Y el llano que ayuda la carrera cautelosa de la zorra. Y la playa donde deposita sus huevos el lagarto. Y la espesura donde juegan los monos. Y la espesura donde los muchos pájaros aletean huyendo del más leve rumor. Y la espesura de ojos feroces de pisada sigilosa, de garra rápida. Y la piedra bajo la que destila su veneno la alimaña. Y el sitio donde sesteaba la víbora.

No se olvidaron del árbol que llora lentas resinas. Ni del que echa mala sombra. Ni del que abre unas vainas de irritante olor. Ni del que en la canícula guarda toda la frescura, como en un puño cerrado, en una fruta de cáscara rugosa. Ni del que arde alegremente y chisporrotea en la hoguera. Ni del que se cubre de flores efímeras.

Y añadían el matorral salvaguardado por sus espinas. Y la hojarasca pudriéndose y exhalando un vaho malsano. Y el zumbido del insecto dorado de polen. Y el parpadeo nervioso de las luciérnagas.

Y en medio de todo, sembrada con honda raíz, la ceiba, la nodriza de los pueblos.

Los que vinieron después bautizaron las cosas de otro modo.....

Balún-Canán (fragmento). Rosario Castellanos. 1957.

FCE. 3ª edición, 1990. Pp. 192-193.

CONTENIDO

RESUMEN	1
1.- INTRODUCCIÓN	2
2.- MARCO TEÓRICO	5
2.1.- ECOLOGÍA DEL PAISAJE	5
2.2.- CAMBIO DE COBERTURAS DEL SUELO Y SU EFECTO SOBRE EL HÁBITAT DE LAS ESPECIES	6
2.3.- MODELO PARCHE-CORREDOR-MATRIZ	7
2.4.- CUANTIFICACIÓN DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DEL PAISAJE	9
2.5.- PERCEPCIÓN REMOTA, FOTOGRAFÍAS AÉREAS Y ORTOFOTOS	13
2.6.- FOTOINTERPRETACIÓN	14
3.- ANTECEDENTES	17
3.1.- ESTUDIOS SOBRE ECOLOGÍA DEL PAISAJE EN EL SURESTE DE MÉXICO Y EN LA SELVA LACANDONA	17
3.2.- ESTUDIOS SOBRE CAMBIOS EN LAS COBERTURAS DEL SUELO EN LA SELVA LACANDONA	18
4.- OBJETIVOS	20
5.- ÁREA DE ESTUDIO	21
5.1.- UBICACIÓN	21
5.2.- CARACTERÍSTICAS FÍSICAS	24
5.3.- FLORA	25
5.4.- FAUNA	28
6.- MÉTODOS	29
6.1.- ELABORACIÓN DEL MAPA DE LAS COBERTURAS DEL SUELO	29
6.1.1.- <i>FOTOINTERPRETACIÓN PRELIMINAR Y CORROBORACIÓN EN EL CAMPO</i>	29
6.1.2.- <i>FOTOINTERPRETACIÓN DEFINITIVA</i>	37
6.2.- DESCRIPCIÓN DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DEL PAISAJE	41

6.3.- DESCRIPCIÓN DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LOS HÁBITAT DE LOS MAMÍFEROS TERRESTRES NO VOLADORES	45
6.3.1.- COMPARACIÓN DE HÁBITAT DE LOS DIFERENTES ENSAMBLAJES DE ESPECIES CON RESPECTO A UN ESCENARIO IDEAL	47
6.3.2.- IDENTIFICACIÓN DE LOS PRINCIPALES FRAGMENTOS DE HÁBITAT Y SUS CORREDORES DE VEGETACIÓN	48
7.- RESULTADOS	53
7.1.- ESTRUCTURA ESPACIAL DEL PAISAJE	53
7.2.- DESCRIPCIÓN DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LOS HÁBITAT DE LOS MAMÍFEROS TERRESTRES NO VOLADORES	59
7.2.1.- COMPARACIÓN DE HÁBITAT DE LOS DIFERENTES ENSAMBLAJES DE ESPECIES CON RESPECTO A UN ESCENARIO IDEAL	70
7.2.2.- IDENTIFICACIÓN DE LOS PRINCIPALES FRAGMENTOS DE HÁBITAT Y SUS CORREDORES DE VEGETACIÓN	72
8.- DISCUSIÓN	79
8.1.- COBERTURAS DEL SUELO Y ESTRUCTURA ESPACIAL DEL PAISAJE	79
8.2.- HÁBITAT DISPONIBLE PARA CADA ENSAMBLAJE DE ESPECIES Y SU ESTRUCTURA ESPACIAL	83
8.3.- IDENTIFICACIÓN DE LOS PRINCIPALES FRAGMENTOS Y SUS CORREDORES DE VEGETACIÓN	90
8.4.- CONSIDERACIONES FINALES Y RECOMENDACIONES	93
9.- CONCLUSIONES	98
10.- LITERATURA CITADA	100
11.- APÉNDICES	123

Índice de figuras

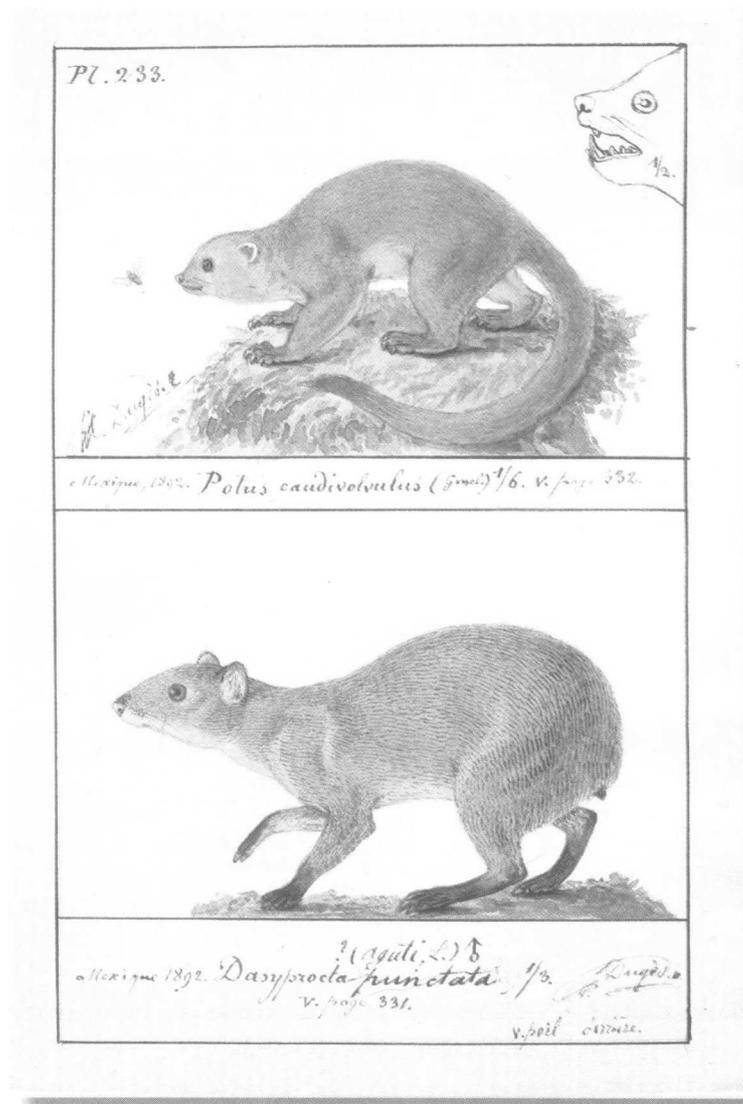
Figura 1 Conceptualización del hábitat de una especie de acuerdo con el modelo parche-corredor-matriz.....	8
Figura 2 Niveles a los que actúan las diferentes métricas del paisaje y ejemplos de ellos.....	11
Figura 3 Ubicación de la Selva Lacandona y las subregiones que la conforman.....	21
Figura 4 Subregión Marqués de Comillas y los municipios que la conforman.....	23
Figura 5 Área de estudio (oeste de la subregión Marqués de Comillas).....	24
Figura 6 Parte norte del área de estudio con la que se llevó a cabo la fotointerpretación preliminar.....	30
Figura 7 Ejemplos de la apariencia de las coberturas del suelo que fueron rodalizadas preliminarmente.....	31
Figura 8 Fotointerpretación preliminar de la parte norte del área de estudio y puntos donde se evaluó su exactitud....	33
Figura 9 Apariencia en campo y en ortofotos de las coberturas del suelo de la fotointerpretación definitiva.....	39
Figura 10 Comparación de tres hábitat con respecto a un escenario ideal usando tres métricas del paisaje.....	48
Figura 11 Método utilizado para identificar los corredores de vegetación.....	50
Figura 12 Mapa de coberturas del suelo en el oeste de Marqués de Comillas.....	54
Figura 13 Mapas de hábitat disponible para los mamíferos no voladores en el oeste de Marqués de Comillas.....	60
Figura 14 Principales fragmentos de hábitat de las especies “sombrija” de cada una de las categorías.....	72
Figura 15 Principales fragmentos de hábitat para el tigrillo (<i>Leopardus wiedii</i>) y su zona de conectividad.....	76
Figura 16 Principales fragmentos de hábitat para el jaguar (<i>Panthera onca</i>) y sus zonas de conectividad.....	77

Índice de cuadros

Cuadro 1 Estudios que han evaluado la superficie de las selvas lluviosas presentes en Marqués de Comillas.....	19
Cuadro 2 Matriz de error usada para evaluar la fotointerpretación preliminar con datos de 93 puntos de referencia....	34
Cuadro 3 Matriz de error usada para evaluar la fotointerpretación preliminar con datos de 71 puntos de referencia....	36
Cuadro 4 Nuevas categorías de cobertura del suelo consideradas en la fotointerpretación definitiva.....	38
Cuadro 5 Métricas del paisaje utilizadas en las diferentes partes del estudio.....	42
Cuadro 6 Categorías en las que clasifiqué a los hábitat de acuerdo con la tendencia de sus superficies.....	46
Cuadro 7 Características de composición del paisaje.....	53
Cuadro 8 Características de contagio, contraste, aislamiento y forma de las coberturas del suelo.....	55
Cuadro 9 Características de fragmentación y conectividad de las coberturas del suelo.....	56
Cuadro 10 Distribución de los fragmentos por categoría de tamaño y área que ocupaban.....	57
Cuadro 11 Área y métricas de configuración espacial del hábitat de cada ensamblaje de especies.....	63
Cuadro 12 Promedios del área y de las métricas de configuración espacial de las categorías de hábitat.....	67
Cuadro 13 Distancia geométrica entre los hábitat de cada ensamblaje y el escenario ideal.....	71
Cuadro 14 Características de la zona de conectividad de hábitat del tigrillo (<i>Leopardus wiedii</i>).....	78
Cuadro 15 Características de las zonas de conectividad de hábitat del jaguar (<i>Panthera onca</i>).....	78

Índice de apéndices

Apéndice I Fórmulas utilizadas en la evaluación de las fotointerpretaciones.....	124
Apéndice II Metadatos de las ortofotos utilizadas en el presente trabajo y su ubicación geográfica.....	129
Apéndice III Relación de los puntos de referencia utilizados en la corroboración de la fotointerpretación preliminar.....	131
Apéndice IV Especies de mamíferos consideradas en el presente estudio.....	135
Apéndice V Ensamblajes de especies de mamíferos agrupadas según sus afinidades a las coberturas del suelo.....	143
Apéndice VI Fórmula para calcular la distancia entre el hábitat de los ensamblajes y el escenario ideal.....	146
Apéndice VII Tabla de pesos de los contrastes entre las coberturas del suelo.....	146



Potus caudivolvulus (*P. flavus*), mico de noche; *Dasyprocta punctata*, guaqueque alazán. Alfredo Dugès. 1892. Tomados de Alfredo Dugès. *Notas de zoología tomadas durante mi estancia en México. Cuaderno 2*. 2008. Universidad de Guanajuato. p. 333.

Resumen

Los cambios sobre las coberturas del suelo de nuestro planeta como resultado de las actividades humanas, se traducen en pérdida de hábitat de una gran cantidad de especies y son la principal causa de disminución de la biodiversidad. México no es la excepción y en las últimas décadas un gran porcentaje de las coberturas del suelo naturales han sido reemplazadas por coberturas antropogénicas. El caso de las selvas lluviosas ha sido particularmente trágico, transformándose cerca del 80% de su superficie. La subregión Marqués de Comillas, perteneciente a la Selva Lacandona, una de las áreas con mayor riqueza de especies de nuestro país, ha seguido el mismo patrón. En el presente trabajo y con el objetivo de proporcionar información útil para su manejo, ofrezco un panorama de la estructura espacial del paisaje existente en el año 2002 en el oeste de la subregión y la relaciono con los requerimientos de hábitat de los mamíferos terrestre no voladores. Para hacerlo, interpreté visualmente fotografías aéreas digitalizadas de la zona y elaboré un mapa de las coberturas del suelo presentes, describiendo su estructura espacial mediante métricas del paisaje. Con el objetivo de relacionarla con el hábitat disponible para los mamíferos, los agrupé de acuerdo con sus afinidades a las diferentes coberturas del suelo y construí mapas de hábitat para cada uno de los ensamblajes, usando también métricas del paisaje para su descripción y comparación. Por último, identifiqué los fragmentos de hábitat más extensos, así como los principales corredores de vegetación que mantienen su conectividad estructural, proponiéndolos como áreas clave para su conservación. Las coberturas del suelo más extendidas fueron la vegetación arbórea y, en menor medida, la vegetación herbácea, ambas con condiciones de configuración espacial relativamente favorables, ya que obtuvieron los mejores valores para la mayoría de las métricas del paisaje consideradas. En cuanto a los mamíferos, las especies asociadas a la vegetación natural presentaron una mayor disponibilidad de hábitat con mejores condiciones de configuración espacial, mientras que las asociadas exclusivamente a las coberturas antropogénicas tuvieron una menor disponibilidad con condiciones de configuración espacial relativamente más adversas. Sin embargo, tomando en cuenta las tendencias de cambio de las coberturas del suelo en la región durante los últimos años, es probable que, actualmente o en poco tiempo, esta situación se haya revertido. Ante este panorama y considerando que la mayoría de las especies dentro de alguna categoría de riesgo de extinción están asociadas a los hábitat que están disminuyendo, la conservación de sus principales fragmentos y corredores de vegetación es prioritaria, lo cual se debe hacer a la par de programas que involucren a las comunidades humanas en dicho objetivo.

1.- Introducción

Los cambios provocados por la actividad humana en la cobertura y uso del suelo de nuestro planeta son parte central de los problemas ambientales más graves y actualmente la pérdida de hábitat de las especies es considerada la principal causa de disminución de la biodiversidad, lo cual se ve agudizado por otras alteraciones antropogénicas, como la sobreexplotación, la contaminación y la introducción e invasión de especies exóticas y enfermedades (Meyer y Turner 1994; Vitousek 1994; Primack *et al.* 2001).

La deforestación de las selvas lluviosas ha sido particularmente grave, ya que aunque ocupan solo 7% de la superficie del planeta, se estima que albergan más del 50% de las especies conocidas (Myers 1986). A finales del siglo XX, alrededor del 50% de este tipo de selvas habían desaparecido o se encontraban en un estado altamente perturbado, mientras que la superficie restante (1,100 millones de ha), se sigue perdiendo a una tasa anual del 0.52% (Achard *et al.* 2002; Hansen y DeFries 2004). Para el caso de México, la extensión original de este tipo de vegetación era aproximadamente de 9.1% del territorio nacional (17.8 millones de ha) (Rzedowski 1990). Sin embargo, para el año 2000, únicamente abarcaba 5.1% (9.9 millones de ha, de las cuales 66% son vegetación secundaria); esta cobertura remanente, se sigue perdiendo a un ritmo aproximado de 1.3% anual, para ser convertida principalmente en terrenos agropecuarios (Palacio-Prieto *et al.* 2000; Challenger *et al.* 2009).

La Selva Lacandona alberga el remanente más extenso de selva alta perennifolia de México, el cual, a su vez, pertenece al mayor fragmento de tierras silvestres en el norte de Mesoamérica, sin embargo, al igual que en la mayor parte del sureste mexicano, la cobertura vegetal ha sido fuertemente afectada por la deforestación en las últimas décadas, en particular fuera de las áreas protegidas; aunado a esto, la región es una de las más diversas en nuestro país y la comunidad de mamíferos, con alrededor de 113 especies, es una de las más ricas a nivel nacional (Medellín 1994; Cuarón 1997; Mendoza y Dirzo 1999; INE-SEMARNAP 2000; De la Torre *et al.* 2009).

La subregión Marqués de Comillas, ubicada en el extremo sureste de la Selva Lacandona y colindante con la Reserva de la Biosfera Montes Azules, fue una de las últimas en ser colonizadas dentro de la región. Todavía durante la década de los 1970, contaba con un paisaje conformado predominantemente por selvas lluviosas. Sin embargo, en las últimas décadas, gran parte de ésta se ha ido transformando a coberturas de carácter agropecuario (Saldívar 1998; Muench 2006; Castillo-Santiago 2009; Domínguez 2011).

Dichos cambios en la cobertura del suelo, afectan la cantidad, estructura espacial y calidad de los hábitat de las especies, perjudicándoles o beneficiándoles dependiendo de las necesidades ecológicas de cada una de ellas (Cuarón 1997, 2000; Fischer y Lindenmayer 2007).

Entre las principales afectaciones sobre la estructura espacial de los hábitat de las especies se encuentra la fragmentación de su distribución en el paisaje y el posterior aislamiento de estas fracciones, ya que quedan inmersas en una matriz hostil. Esto divide a las poblaciones, limita la dispersión de los organismos e impide el flujo génico entre ellos, exponiéndolos a problemas demográficos y de variabilidad genética, además de que aumenta las probabilidades de que se presenten extinciones locales a lo largo del paisaje. La situación se agudiza con la presencia de caminos, ya que aparte de dejar el terreno sin ningún tipo de vegetación, el constante paso de vehículos ocasiona que algunos organismos se alejen lo más posible de ellos, propiciando su aislamiento, mientras que otros, mueren atropellados al intentar cruzarlos. Asimismo, la calidad del hábitat, puede verse afectada por el efecto de borde, que consiste en la influencia de factores bióticos y abióticos sobre la banda perimetral de los fragmentos, creándose condiciones adversas para algunas de las especies que viven en ellos (Saunders *et al.* 1991; Laurance *et al.* 2002; Santos y Tellería 2006; Laurance *et al.* 2009). Todas estas alteraciones influyen en la capacidad de las especies para utilizar el paisaje, por lo que es importante tenerlas en cuenta al hacer estimaciones de hábitat disponible para cierto taxón (Farina 2000; Turner *et al.* 2001).

Considerando la alta biodiversidad de la Selva Lacandona y los cambios a los que ha visto sometida su cobertura vegetal, es importante describir el paisaje de las zonas que han presentado mayor deforestación durante las últimas décadas y, a su vez, relacionarlo con los requerimientos de hábitat de las especies, ya que esto puede brindar información útil para su manejo. Utilizo a un conjunto de mamíferos como grupo de estudio, sin embargo, no hay que olvidar que los cambios sobre las coberturas del suelo afectan a todos los taxones.

El presente trabajo, dentro del marco teórico que brinda la ecología del paisaje, está enfocado en describir la disponibilidad y estructura espacial de hábitat para las especies de mamíferos terrestres no voladores presentes en el oeste de la subregión Marqués de Comillas. Asimismo, ubica los principales fragmentos y los corredores de vegetación que mantienen la conectividad entre ellos. Comienzo con una interpretación visual de fotos aéreas de la zona para obtener un mapa de las coberturas del suelo que conforman el paisaje. Posteriormente agrupo a las especies con base en sus afinidades a estas coberturas y obtengo así los mapas de hábitat para cada uno de estos ensamblajes; para su descripción y comparación utilizo diferentes métricas del paisaje. Por último, identifico los fragmentos de tamaño igual o mayor al ámbito hogareño de la especie más demandante de espacio dentro de los ensamblajes, al igual que los corredores de vegetación que los unen, ubicando así las áreas de mayor importancia, tanto en extensión, como en mantenimiento de la conectividad. Con lo anterior me es posible ubicar áreas clave para el manejo de hábitat de los diferentes ensamblajes de especies.

2.- Marco teórico

2.1.- Ecología del paisaje

La ecología del paisaje se basa en la noción de que la estructura espacial de la cobertura del suelo influye fuertemente sobre los procesos ecológicos y busca elucidar las relaciones que existen entre ellos (Turner 1989). Un paisaje se define como una superficie terrestre compuesta por una serie de ecosistemas que se repiten de manera similar a lo largo de ésta (Forman y Godron 1986). Desde la perspectiva de la vida silvestre, también se puede definir como un área de superficie terrestre que contiene un mosaico de parches de hábitat, dentro de los cuales se encuentra un tipo de hábitat “focal” que es ocupado por cierta especie (Dunning *et al.* 1992) o como una porción de terreno arbitrariamente delimitada por el humano con relación al proceso u organismo de interés (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2009).

La heterogeneidad de los pasajes interactúa con la percepción y conducta de los organismos que los habitan, moldeando los procesos a niveles más altos de organización, como la dinámica de poblaciones y la estructura de comunidades (Johnson *et al.* 1992). Esto se debe a que diferentes coberturas del suelo varían en su capacidad para ser usadas por un organismo, de acuerdo con la disponibilidad de recursos que posean, los diferentes grados de exposición a la depredación o las distintas oportunidades de apareamiento y probabilidades de éxito reproductivo que ofrezcan (Wiens 2000).

Las características de los paisajes se pueden deber a factores abióticos, como el clima, a interacciones bióticas, como la competencia entre especies y a la influencia del ser humano, determinada principalmente por el uso que se le da al suelo. En ocasiones, las actividades antropogénicas rompen su integridad estructural, lo cual puede impedir o facilitar ciertos flujos ecológicos a lo largo del área en cuestión (*e.g.*, el movimiento de los organismos), lo que a su vez llega a interferir con procesos necesarios para la persistencia y el mantenimiento de las poblaciones (Saunders *et al.* 1991; Turner *et al.* 2001).

2.2.- Cambio de coberturas del suelo y su efecto sobre el hábitat de las especies

Las transformaciones en las coberturas del suelo, ya sean naturales o inducidas, resultan en múltiples trayectorias de cambio, afectando a las especies de diferentes maneras (Cuarón 1997). Algunas se ven perjudicadas al perder parte de su hábitat, ya que no están adaptadas para vivir en las coberturas resultantes; este es el caso de los primates mexicanos, los cuales se han visto seriamente afectados por la conversión de las selvas lluviosas en terrenos agropecuarios, en los que no pueden encontrar las condiciones mínimas para sobrevivir, como alimento o un medio adecuado para desplazarse (Cuarón 1991). Otras, por el contrario, se ven beneficiadas, ya que estos mismos cambios pueden hacer que se incrementen sus tamaños poblacionales o rangos de distribución, debido a que se encuentran mejor adaptadas a las coberturas antropogénicas; en el sureste de nuestro país esta es la situación del coyote (*Canis latrans*), el cual ha podido colonizar nuevas áreas porque tiene una dieta muy amplia y se desplaza sin problemas en espacios abiertos (Hidalgo-Mihart *et al.* 2004a). Por último, a algunas especies no les perjudican ni les benefician de manera importante tales cambios, ya que son generalistas y además de tener una dieta muy amplia, se pueden desplazar sin problemas en una gran gama de coberturas del suelo; en los trópicos mexicanos, mamíferos como el tlacuache común (*Didelphis marsupialis*) o la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) tienen dichas características (Cuarón 2000).

Cuando cambios en las coberturas del suelo, como la deforestación, disminuyen la extensión del hábitat de una especie, este simultáneamente puede estar pasando por un proceso de fragmentación, en el que su disposición en el paisaje se ve afectada por tres cambios distintivos: una reducción en el área, un incremento del aislamiento de los fragmentos resultantes y la creación de bordes en los que los fragmentos colindan con coberturas que tienen características estructurales diferentes, que les son hostiles a las especies (Kupfer *et al.* 2006). Entre las consecuencias que tienen estos cambios se encuentran:

- **Reducción de hábitat:** Ocasiona una disminución de los recursos base, reflejándose en un menor número de especies presentes y con poblaciones más pequeñas, las cuales son más vulnerables a la extinción y a cambios genéticos negativos (MacArthur y Wilson 1967; Templeton *et al.* 1990; Tilman *et al.* 1994). Asimismo, se incrementan los efectos de algunos factores abióticos, como los fuertes vientos, los cuales causan mayor daño en fragmentos pequeños que en áreas del mismo tamaño que se encuentran inmersas en bosque continuo (Esseen 1994).
- **Incremento del aislamiento de los fragmentos:** Disminuye la dispersión de los organismos, alterando sus patrones de movimiento e impidiendo el flujo génico, lo cual a su vez influye en las interacciones y la composición de las comunidades; para evitar las extinciones en los fragmentos es importante que éstos se encuentren cercanos entre sí, en especial de los fragmentos más grandes o fragmentos fuente, de manera que así puedan ser recolonizados (Kupfer *et al.* 2006).
- **Efecto de borde:** al fragmentarse el hábitat se va incrementando el contacto que sus bordes tienen con coberturas que tienen características estructurales diferentes, lo cual ocasiona que a lo largo de su perímetro haya cambios bióticos y abióticos; entre estos se pueden encontrar cambios microclimáticos, alteraciones en la composición de las especies presentes, invasiones de especies exóticas, entre otros (*e.g.*, Murcia 1995; Fuentes-Montemayor *et al.* 2009). La distancia que penetran estos efectos dentro de los fragmentos es variable, sin embargo se ha visto que en la selva alta perennifolia su intensidad se concentra en los primeros 100 m de borde (Laurance *et al.* 2002). Se considera hábitat de interior a la parte del fragmento que no se ve influida por estos efectos de borde.

2.3.- Modelo parche-corredor-matriz

Los paisajes pueden ser conceptualizados de diferentes maneras dependiendo de los aspectos que nos interesen de ellos. De acuerdo con la percepción de las especies, pueden dividirse de forma binaria en “hábitat”

(donde se incluyen todas las coberturas del suelo en las que es capaz de vivir cierta especie) y “no hábitat” (coberturas en las que no es capaz de vivir). Posteriormente, su estructura espacial puede ser conceptualizada de acuerdo con el modelo parche-corredor-matriz. Éste divide a los fragmentos de hábitat en parches y corredores, siendo los primeros las partes no lineales y los segundos las partes lineales o angostamientos que unen a los parches, mientras que la matriz estaría conformada por todas las coberturas consideradas “no hábitat”. Debido a que la percepción de los paisajes varía entre las especies, la división de hábitat en parches y corredores depende de las respuestas conductuales de cada una de ellas. Teóricamente, los corredores facilitan el movimiento de los organismos entre los parches, pero debido a su forma lineal, van a recibir una mayor influencia de la matriz, mientras que los parches, dependiendo de su tamaño y lo compacto que sean, tienen áreas en su interior que son menos afectadas por ésta y por lo tanto presentan mejores condiciones para que cierta especie viva en ellos (Merriam 1984; Forman y Godron 1986) (Fig. 1).

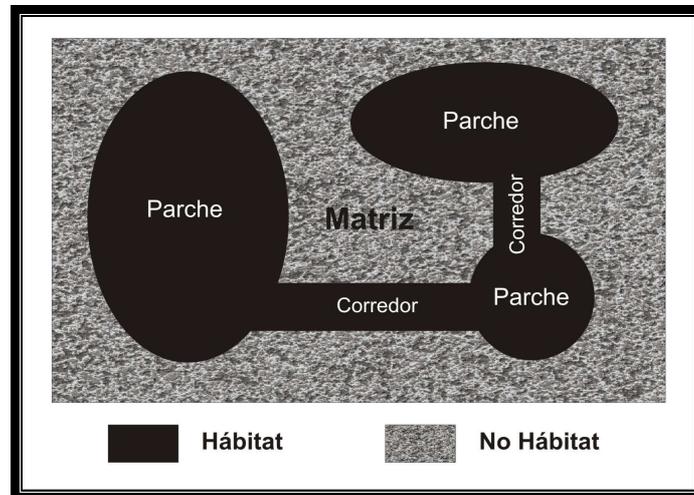


Figura 1. Conceptualización del hábitat de una especie de acuerdo con el modelo parche-corredor-matriz.

La matriz interactúa de diferentes maneras con los organismos y su hábitat. En ocasiones, algunas especies son capaces de aprovecharla parcialmente, ya sea como fuente de alimento o área de reproducción (e.g., Lindenmayer *et al.* 2001). También puede llegar a funcionar como barrera diferencial para los organismos que intentan moverse de un fragmento a otro, ya que, dependiendo

de sus características, les será más hostil a ciertas especies que a otras y por lo tanto influirá en el aislamiento de las poblaciones (e.g., Lord y Norton 1990; Wiens 1995). Igualmente, tiene efecto sobre los cambios microclimáticos de los bordes del hábitat, lo cual depende de que tanto contrastan la estructura y el albedo¹ de su cobertura del suelo con las de los fragmentos, ya que mientras más diferentes sean entre sí, mayores cambios habrá (e.g., Didham y Lawton 1999; Cadenasso *et al.* 2003). En el caso de las especies invasoras, les puede llegar a servir como hábitat o como conducto para colonizar nuevas áreas (e.g., Usher 1988; Janzen 1996).

2.4.- Cuantificación de la estructura espacial del paisaje

Los cambios en las coberturas del suelo alteran características del paisaje que pueden ser cuantificadas para inferir el efecto que tienen sobre ciertos aspectos de la ecología de las especies (Turner *et al.* 2001).

Al analizar un paisaje se deben considerar los siguientes aspectos: la estructura, que son las relaciones espaciales entre las diferentes coberturas del suelo; la función, que se refiere a las interacciones entre los elementos espaciales (como flujos de energía, materiales u organismos); el cambio, que se refiere a la alteración en la estructura y la función de los mosaicos ecológicos a través del tiempo; y la escala, ya que la medida de las características espaciales y de la heterogeneidad dependen de la magnitud de ésta (Turner 1989).

Con la finalidad de inferir las consecuencias ecológicas que puedan tener las características estructurales observadas en el paisaje, se han desarrollado métodos para cuantificarlas (e.g., métricas del paisaje y estadísticas espaciales), los cuales son utilizados como base para el estudio de las relaciones entre la estructura espacial y los procesos. Las métricas del paisaje están enfocadas en caracterizar las propiedades geométricas y espaciales de mapas categóricos, en los cuales los paisajes son representados como un

¹ Fracción reflejada de la energía incidente sobre un cuerpo.

mosaico de coberturas del suelo discretas (desde una perspectiva ecológica, una categoría de cobertura del suelo es un área con condiciones ambientales relativamente homogéneas a una escala determinada). Los límites de las coberturas del suelo se distinguen cuando hay discontinuidades abruptas en las características del ambiente circundante, las cuales deben tener tal magnitud que sean relevantes para el fenómeno bajo consideración. La elección de las categorías de cobertura del suelo incluidas en un análisis del paisaje debe hacerse con base en los objetivos del estudio en cuestión, utilizando siempre los mismos criterios para delimitarlas; estas coberturas pueden ser clasificadas y delineadas cualitativamente a través de la interpretación visual de los datos (e. g., delineando polígonos de vegetación por medio de la observación de fotografías aéreas), como es el caso de los mapas vectoriales² creados a partir de imágenes digitales (Wiens 1976; O'Neill *et al.* 1988; Turner y Gardner 1991; Turner *et al.* 2001; McGarigal *et al.* 2002).

Las métricas del paisaje se calculan mediante algoritmos³ y cuantifican características espaciales a tres diferentes niveles: a nivel de fragmento; a nivel de categorías completas de cobertura del suelo (incluyendo todos los fragmentos de dicha cobertura); y a nivel de mosaicos completos del paisaje (incluyendo todas las coberturas del suelo con todos sus fragmentos) (Fig. 2). Al igual que el esquema de clasificación de las coberturas del suelo y la escala espacial de las imágenes utilizadas, las métricas utilizadas deben ser escogidas con base en los objetivos del estudio; es importante que se utilice más de una métrica para caracterizar los paisajes, sin embargo, hay que tener cuidado de que estas sean independientes entre sí para evitar obtener información redundante. Estas métricas se pueden clasificar dentro de dos categorías generales: las métricas de composición, que nos dan una idea de qué coberturas están presentes en el paisaje, la riqueza de éstas y el área que ocupan, pero sin considerar la ubicación espacial de sus fragmentos dentro del mosaico; y las métricas de configuración, que cuantifican el arreglo en el espacio de los fragmentos de estas coberturas, en términos de contagio, contraste, fragmentación, conectividad, grado de aislamiento y

² Imágenes digitales compuestas por elementos geométricos como puntos, líneas o polígonos.

³ Conjuntos de instrucciones, ordenadas y finitas que permiten realizar un cálculo.

complejidad de sus formas (Gustafson 1998; Turner *et al.* 2001; McGarigal *et al.* 2002; Metzger 2004).

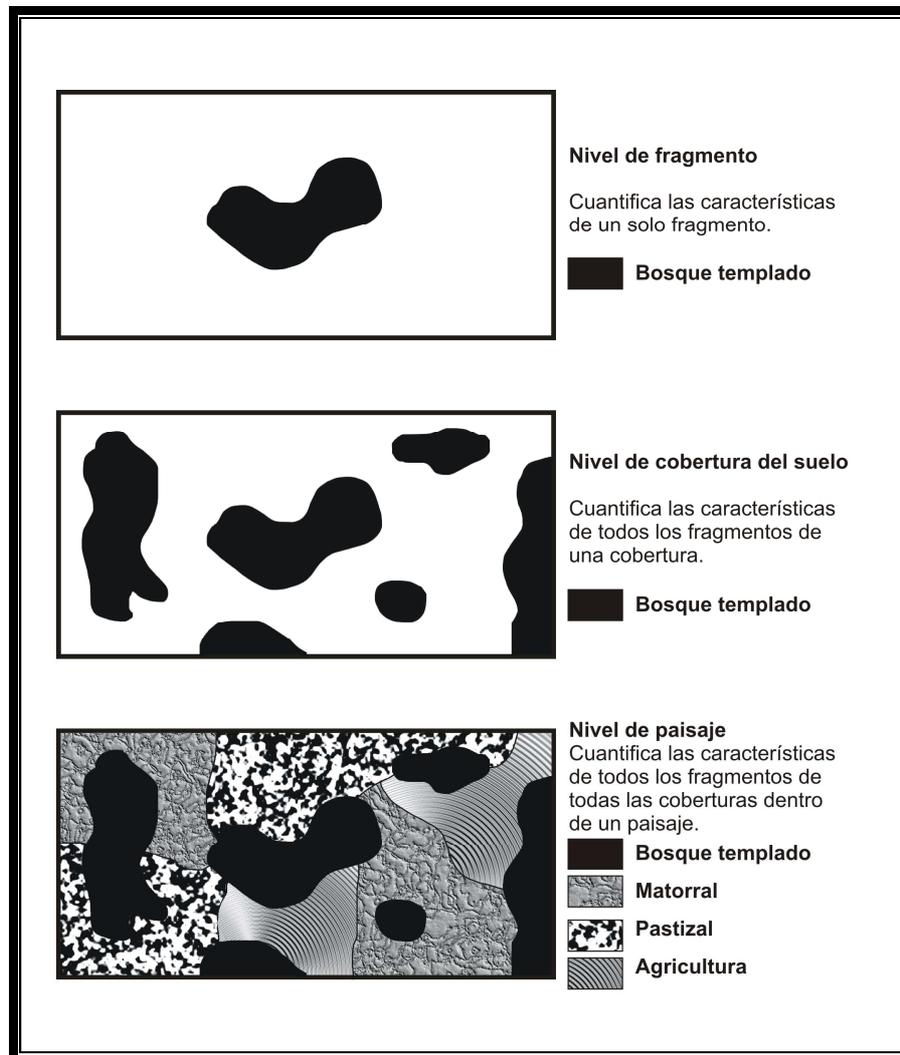


Figura 2. Niveles a los que actúan las diferentes métricas del paisaje y ejemplos de ellos.

Las relaciones que existen entre las diferentes categorías de las métricas del paisaje y algunos procesos ecológicos son los siguientes (McGarigal *et al.* 2002):

- **Composición:** entre las variables del paisaje que se encuentran dentro de esta categoría tenemos: el área que ocupa cada una de las coberturas, la cual está directamente relacionada con la cantidad de hábitat disponible para las diferentes especies; y la diversidad de coberturas que tiene el

paisaje, ya que paisajes más diversificados favorecen el desenvolvimiento de especies generalistas, depredadoras y parásitas, aumentando así la mortalidad de especies especialistas (e.g., Metzger 2004).

- **Contagio:** mide la tendencia de los fragmentos a estar espacialmente agregados, lo cual se puede hacer calculando la probabilidad de que un pixel de cierta cobertura colinde con otro de la misma cobertura. Esto es importante para las especies ya que nos puede dar una idea de que tan agregado se encuentra su hábitat. Cuando el contagio disminuye, significa que el hábitat se encuentra más fragmentado, disminuyendo la dispersión y por lo tanto las tasas de colonización entre fragmentos, lo cual puede aumentar la probabilidad de extinción regional de la especie a lo largo del paisaje (e.g., Saunders *et al.* 1991; With y King 1999).
- **Contraste:** mide la magnitud de la diferencia entre tipos de coberturas adyacentes con respecto a uno o más atributos ecológicos que sean relevantes para la especie considerada. Este contraste puede influir en diferentes procesos ecológicos como la magnitud del efecto de borde, patrones de dispersión de las especies, permeabilidad del paisaje, depredación, parasitismo, etc. (e.g., Brittingham y Temple 1983; Wiens *et al.* 1985; Forman y Godron 1986).
- **Fragmentación/conectividad estructural:** cuantifican el grado de discontinuidad o continuidad que tiene una cobertura mediante el número de fragmentos en los que se encuentra dividida, el tamaño de éstos o su grado de agregación; al aumentar la fragmentación se pueden ver interrumpidos ciertos flujos ecológicos como la dispersión, el intercambio genético, la recolonización de fragmentos, etc. (e.g., Harris 1984; Lindenmayer y Fischer 2006).
- **Aislamiento:** dan información acerca de que tan distanciados están los fragmentos entre sí; esto es importante ya que si la distancia es muy grande puede impedir el movimiento de organismos entre los fragmentos,

incrementándose así los efectos de la fragmentación, como podría ser una reducción en el número de especies y sus poblaciones (e.g., Metzger 2004).

- **Complejidad de las formas:** cuantifican si la forma de los fragmentos es compacta o irregular, lo cual es un indicador de que tanto su área va a estar sujeta a los efectos de borde (e.g., Metzger 2004).

Hay que ser cautos al aplicar e interpretar los valores obtenidos con estas métricas, ya que la correlación de los valores de algunos de estos estimadores con los procesos ecológicos no se conocen bien (Turner *et al.* 2001; Li y Wu 2004).

2.5.- Percepción remota, fotografías aéreas y ortofotos

La percepción remota es la ciencia de obtener información acerca de un objeto, área o fenómeno a través del análisis de datos adquiridos por un sensor que no está en contacto con lo investigado (Lillesand *et al.* 2004). Dentro del contexto del estudio de las coberturas del suelo la percepción remota es la obtención de información de la superficie terrestre mediante sensores colocados en satélites o aeronaves, junto con el equipo para la adquisición y el procesamiento de estos datos (Rodrigues *et al.* 2004). Entre los productos más populares para obtener información mediante la percepción remota se encuentran las fotografías aéreas y las imágenes satelitales, aunque también se utilizan los radares, las imágenes térmicas y los radares de visión lateral (Naveh y Lieberman 1993). Esta tecnología ofrece una manera práctica y económica de estudiar las coberturas del suelo, especialmente cuando se trabaja con áreas de gran tamaño (Xie *et al.* 2008).

Las fotografías aéreas son tomadas por pequeños aviones que llevan cámaras de mapeo en el piso; dichos vehículos vuelan a alturas fijas a lo largo de rutas predeterminadas tomando fotos en intervalos de tiempo regulares, para así ir formando un mosaico de imágenes con cierto solapamiento entre ellas; debido a las características de la superficie terrestre y a aspectos propios de este método, las fotografías aéreas presentan distorsiones, inclinaciones y

desplazamientos topográficos, los cuales deben ser corregidos para que puedan ser usadas como un mapa (Naveh y Lieberman 1993). Las ortofotos digitales son fotografías aéreas digitalizadas que han sido corregidas para no presentar las deformaciones que presentan las imágenes originales mediante un proceso llamado rectificación diferencial; tienen la ventaja de que se puede trabajar directamente con ellas en un sistema de información geográfica (SIG) dentro del cual es posible llevar a cabo su interpretación y posterior análisis (Baltsavias 1996; Paine y Kiser 2003).

2.6.- Fotointerpretación

La fotointerpretación visual o rodalización⁴, consiste en examinar de manera sistemática las imágenes bajo estudio para indicar la naturaleza física de los objetos y fenómenos que se observan en las imágenes, con base en el criterio del interpretador, pero también apoyándose en otros materiales como mapas y observaciones de campo (Lillesand *et al.* 2004). Las características que hay que considerar al llevar a cabo la fotointerpretación son: formas, tamaños, patrones, tonalidades, texturas, sombras, asociaciones y la resolución de la imagen (Olson 1960).

Una manera de evaluar la calidad de una interpretación de imágenes de percepción remota es mediante una matriz de error (Paine y Kiser 2003; Lillesand *et al.* 2004). Dicha matriz es un conjunto de números dispuestos en filas y columnas que reflejan los resultados de la fotointerpretación por categoría de cobertura del suelo y su relación con lo encontrado *in situ*. Por lo general, las columnas representan los datos que se vieron en campo, mientras que en las filas se incluyen los datos de la interpretación (véase Métodos). A lo largo de la diagonal principal se encuentran las unidades muestreadas que fueron correctamente interpretadas, mientras que fuera de ella están los errores de omisión y de comisión. Un error de omisión se da cuando no se pone una unidad muestreada dentro de la categoría a la que realmente pertenece, lo cual a su vez crea un error de comisión, que es cuando se pone

⁴ Delimitación de las coberturas del terreno de acuerdo con las características que nos interesen de ellas.

una unidad muestreada dentro de una categoría a la que no pertenece. A partir de esta matriz se pueden calcular las exactitudes del productor y del usuario (las cuales miden los errores de omisión y de comisión respectivamente), al igual que la exactitud general (que es el porcentaje de unidades de muestreo que fueron interpretadas correctamente) (Congalton 1991) (véanse fórmulas en el Apéndice I a-c).

De igual manera es posible estimar el estadístico KHAT (\hat{K}), el cual es una estimación que se obtiene al realizar un análisis KAPPA, técnica multivariada discreta utilizada para medir la concordancia o exactitud de una matriz (Cohen 1960) (véase fórmula en el Apéndice I d). El estadístico KHAT, a diferencia de la exactitud general, considera que algunas de las unidades de muestreo fueron interpretadas correctamente de manera fortuita y por lo tanto considera las probabilidades de que esto pase al calcular la exactitud de la matriz, siendo así un mejor indicador de la calidad de la interpretación (Congalton 1991). Por lo general el valor de KHAT oscila entre 0 y 1, acercándose a la unidad cuando una interpretación coincide bastante con lo visto en el campo y al 0 cuando lo hace pobremente. Se considera que una interpretación de buena calidad debe tener por lo menos un KHAT de 0.80 (Congalton y Green 1999).

También existe el estadístico KHAT condicional (\hat{K}_i), el cual es utilizado para calcular la concordancia que existe entre los datos de referencia y lo fotointerpretado para cada una de las coberturas por separado; al igual que \hat{K} , elimina la concordancia provocada por el azar (Congalton y Green 1999) (véase fórmula en el Apéndice I e).

Para que los resultados de la evaluación de la fotointerpretación sean fiables, es muy importante que los datos que conforman la matriz sean correctos y representen la clasificación entera. Esto se puede lograr poniendo atención en los siguientes aspectos (Congalton 1991; Congalton y Green 1999; Paine y Kiser 2003; Lillesand *et al.* 2004):

- **Esquema de clasificación.** Éste debe establecerse con base en los objetivos que se tengan, de manera que las categorías de coberturas del suelo que se consideren en la clasificación sean significativas para el estudio y puedan ser diferenciadas en las fotografías aéreas.
- **Calidad de los datos tomados en el campo.** Las diferentes categorías consideradas en la interpretación deben estar conceptualmente muy bien delimitadas, de manera que sea posible distinguirlas en el campo sin problemas.
- **Autocorrelación espacial.** Las unidades de muestreo con las que se elabore la matriz deben ser independientes y tienen que estar alejadas entre sí lo más que sea posible, de manera que la autocorrelación espacial⁵ no sesgue los resultados del análisis. Si se hacen los muestreos muy cercanos entre sí, se incrementan mucho las probabilidades de que se encuentre el mismo tipo de cobertura, ya que estas tienden a estar agrupadas, alterándose así la evaluación de la fotointerpretación.
- **Tamaño de la muestra.** Para un área con extensión menor a 400,000 ha y en la que su fotointerpretación se consideren como máximo 12 categorías diferentes, se sugiere que debe haber por lo menos 50 unidades de muestreo para cada una de ellas. En el caso de áreas más grandes y/o fotointerpretaciones con más de 12 categorías, este número debe aumentarse a 75 o 100 unidades de muestreo por categoría.
- **Esquema de muestreo.** Se propone que éste sea una combinación entre sistemático y aleatorio. Al inicio del estudio se puede hacer un muestreo sistemático para obtener datos que sirvan para la fotointerpretación preliminar. Una vez completada, se puede usar un muestreo aleatorio estratificado de manera que se cubran las unidades necesarias para cada categoría.

⁵ Correspondencia entre los valores de una variable en un lugar determinado y los que se encuentran en su entorno próximo.

3.- Antecedentes

3.1.- Estudios sobre ecología del paisaje en el sureste de México y en la Selva Lacandona

A finales del siglo XX los trabajos que incorporaron el enfoque de la ecología del paisaje se incrementaron como resultado de la disponibilidad de imágenes de percepción remota y el desarrollo de métodos para analizarlos (Turner 2005). En los trópicos de nuestro país se han realizado estudios dentro de dicho marco teórico, los cuales han abordado diferentes tipos de preguntas. Con respecto a los cambios de cobertura del suelo, Cuarón (2000) los relacionó con la disponibilidad de hábitat para las especies de mamíferos presentes en una región del sureste de México, encontrando que las especies fuertemente asociadas a la vegetación natural han sido las más perjudicadas, mientras que especies oportunistas, capaces de vivir en las coberturas antropogénicas, han sido las más beneficiadas.

Respecto al establecimiento de la relación existente entre el tamaño y la estructura espacial de los fragmentos de vegetación y la capacidad de las especies para utilizarlos como parte de su hábitat, Anzures-Dadda y Manson (2007) analizaron la distribución y abundancia del saraguato (*Alouatta palliata*) como una función de la calidad de los parches y de la conectividad de un paisaje compuesto por 119 fragmentos de selva en el norte de Chiapas, encontrando una correlación positiva entre la presencia y abundancia de la especie con el número de corredores y el tamaño y cantidad de los fragmentos; de igual manera, Urquiza-Haas *et al.* (2009) examinaron la probabilidad de presencia de 35 especies de grandes mamíferos y aves en 147 parches de selva a lo largo de la Península de Yucatán y su relación con variables del hábitat y de perturbación, encontrando que las variables que mejor explicaban la riqueza, composición y presencia de las especies en los parches fueron la densidad de la población humana y la extensión y calidad de la cobertura forestal, asimismo, el número de parches ocupados por parte de las especies estuvo relacionado con el tamaño corporal y con su especificidad de hábitat, siendo los más grandes y los más especializados, los más vulnerables.

En la Selva Lacandona Muench (2006), utilizó al tapir (*Tapirus bairdii*) como especie de estudio y propuso un método para describir paisajes poco modificados con base en el modelo parche-corredor-matriz, identificando los elementos que permiten mantener la conectividad del paisaje (corredores) y estableció también (de acuerdo con su funcionalidad) un orden de prioridad para la conservación de los corredores; de igual manera, Domínguez (2011), evaluó la disponibilidad de hábitat para los felinos silvestres en el oeste de la subregión Marqués de Comillas mediante el análisis de la conectividad del hábitat y la estimación de la viabilidad poblacional; los resultados de este estudio mostraron que las especies estrechamente asociadas con la selva y los humedales son las que han perdido la mayor cantidad de hábitat y sus poblaciones son las que menor viabilidad presentan a corto plazo.

La mayoría de estos trabajos analizan el hábitat de las especies focales, dejando de lado la estructura espacial de la matriz. Dado que la matriz puede determinar la presencia de las especies en los fragmentos, en el presente estudio analizo también la estructura de las coberturas antropogénicas. Dicho enfoque, no sólo permite localizar áreas clave para las coberturas que están disminuyendo y en las que se podrían llevar a cabo acciones de conservación, sino que también permite identificar áreas de la matriz que podrían ser restauradas para unir fragmentos de selva o aumentar el tamaño de los corredores de vegetación.

3.2.- Estudios sobre cambios en las coberturas del suelo en la Selva Lacandona

Las alteraciones en las coberturas del suelo de la Selva Lacandona y sus alrededores han sido documentadas en varios años, a diferentes escalas y por diferentes autores (e.g., Cuarón 1991, 1997; Mendoza y Dirzo 1999; De Jong *et al.* 2000; De Vos 2002; CI 2003; Castillo-Santiago *et al.* 2007; Castillo-Santiago 2009; Kolb y Galicia 2012). Los resultados de todos estos trabajos coinciden en que grandes áreas de vegetación natural han sido transformadas en terrenos agropecuarios desde principios de los 1960 y en que el cambio

más extendido fue la transición de las selvas lluviosas a pastizales para la producción ganadera. Algunos de estos trabajos, también han detectado zonas que se han comenzado a regenerar de manera natural, sin embargo, su área total es mucho menor que la de los terrenos deforestados, además de que tardarán ciento de años en alcanzar características estructurales y funcionales similares a las de las selvas que les precedieron (Guariguata y Ostertag 2001).

La subregión Marqués de Comillas, para la cual se llevó a cabo el presente estudio, no es la excepción a esta tendencia de pérdida de selvas lluviosas. En los diferentes trabajos que se han realizado para la zona con respecto al tema, es evidente la disminución del área que ocupan (Cuadro 1).

Cuadro 1. Estudios que han evaluado la superficie de las selvas lluviosas presentes en Marqués de Comillas (*Área de la subregión completa: 200,000 ha; **Área del lado oeste: 75,000 ha).

Estudio	Año y tipo de imágenes utilizadas	Extensión del área estudiada	Porcentaje de selvas lluviosas presentes
Saldívar (1998)	1975 Fotos aéreas (Triplay de Palenque 1976)	Subregión completa*	95%
	1988 Landsat TM (García-Gil y Lugo 1992)	Subregión completa*	92.5%
	1993 Landsat TM	Subregión completa*	69%
De Jong <i>et al.</i> (2000)	1976 Fotos aéreas (INEGI 1988)	Subregión completa*	95%
	1996 Landsat TM	Subregión completa*	56%
Muench (2006)	2000 Landsat ETM+ (IG-SEMARNAT 2001)	Subregión completa*	44%
Domínguez (2011)	2002 Ortofotos digitales (INEGI 2002)	Lado oeste de la subregión**	58%
Castillo-Santiago (2009)	2005 SPOT-5	Subregión completa*	35.4%

Estos cambios, relativamente recientes, evidencian la necesidad de analizar la estructura espacial de las diferentes coberturas del suelo y relacionarla con los requerimientos de las especies que las habitan, con el objetivo de que se produzca información útil para su manejo.

4.- Objetivos

Objetivos generales:

- Describir la estructura espacial del paisaje del oeste de la subregión Marqués de Comillas y relacionarlo con el hábitat disponible para las diferentes especies de mamíferos terrestres no voladores.
- Identificar los principales fragmentos de hábitat para dichas especies y los corredores de vegetación que mantienen su conectividad estructural.

Objetivos particulares:

- Elaborar un mapa de las coberturas del suelo presentes en el área mediante la interpretación visual de fotografías aéreas digitalizadas de la zona.
- Realizar una descripción de la estructura espacial de las coberturas mediante métricas del paisaje.
- Elaborar mapas de hábitat disponible para los mamíferos terrestres no voladores agrupados en ensamblajes con base en sus afinidades a los diferentes tipos de coberturas del suelo.
- Realizar una descripción de la estructura espacial del hábitat disponible para cada ensamblaje de mamíferos mediante métricas del paisaje y compararlos entre sí.
- Identificar para los ensamblajes de mamíferos sus principales fragmentos de hábitat y sus corredores de vegetación.

5.- Área de estudio

5.1.- Ubicación

La Selva Lacandona se ubica en el noreste del estado de Chiapas, pero sus límites geográficos varían dependiendo de los criterios que se tomen en cuenta. Con base en aspectos socio-históricos se calcula que la zona tiene una extensión aproximada de 1,500,000 ha (De Vos 1995). Dicha delimitación coincide, a grandes rasgos, con las realizadas por otros autores e instituciones que han utilizado información altitudinal, climática, agrícola y socioeconómica para demarcar el área (De Vos 2002). Entre éstas se encuentra la presentada por INE-SEMARNAP (2000), la cual se ha utilizado en diversos planes de manejo de la región (Fig. 3).

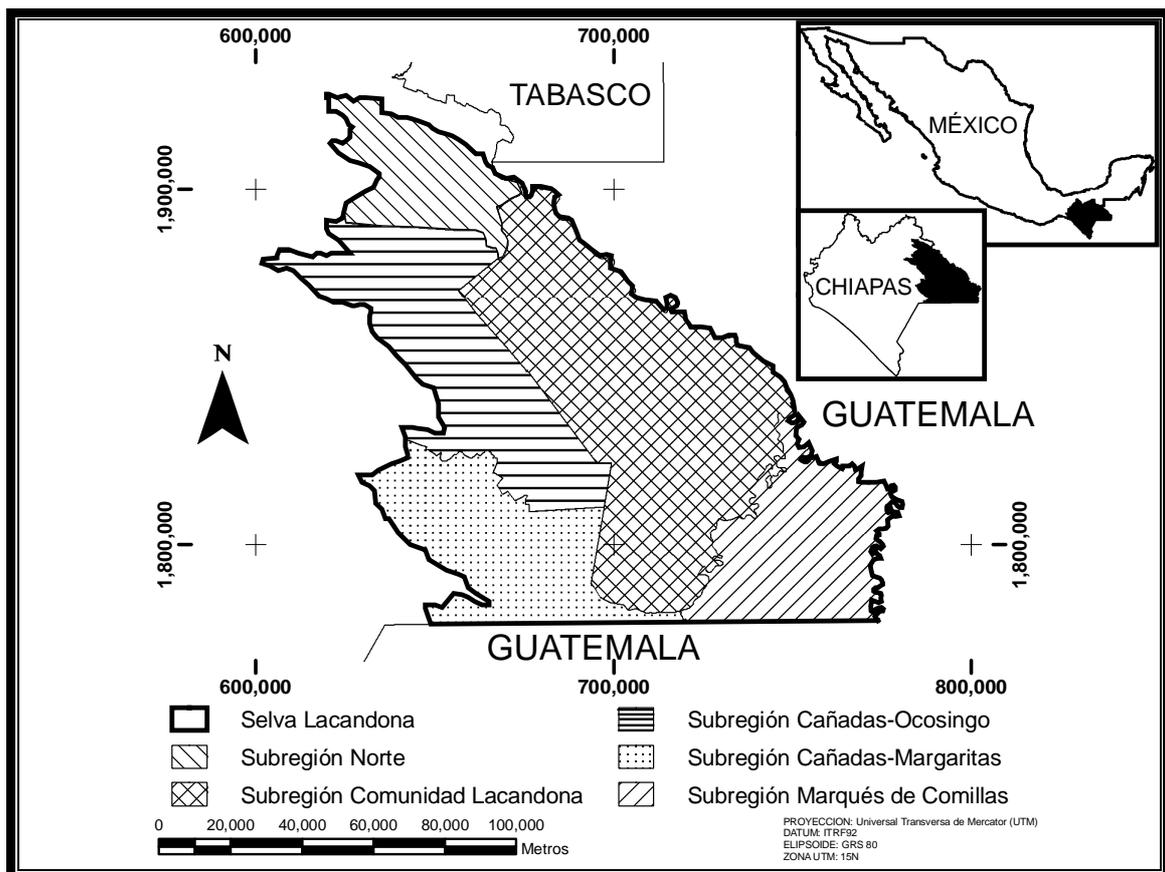


Figura 3. Ubicación de la Selva Lacandona y las subregiones que la conforman (basado en De Vos 1995, INE-SEMARNAP 2000 y Leyva y Ascencio 2002).

La región también es dividida por algunos autores en diferentes subregiones, lo cual es un reflejo, tanto de la diversidad de ambientes que la constituyen, como de su compleja historia social (Fig. 3).

La subregión Marqués de Comillas, en la cual se llevó a cabo el presente estudio, se localiza en el extremo sureste de la Selva Lacandona. Colinda al sur y al este con Guatemala, al norte y al oeste con la subregión Comunidad Lacandona, perteneciente al municipio de Ocosingo, y al suroeste con la subregión Cañadas-Margaritas, del municipio de Maravilla Tenejapa (Fig. 4).

Fue la última subregión de la Selva Lacandona en ser colonizada. La mayor parte de la gente llegó entre los 1970 y 1980 provenientes de diferentes estados de la República y del mismo Chiapas, en particular los desplazados por conflictos sociales y por la erupción del volcán Chichonal. Este proceso de colonización fue promovido por el gobierno federal como una manera de consolidar la soberanía nacional en la frontera con Guatemala, en particular ante el conflicto armado presente durante esos años en dicho país. Tiene una extensión aproximada de 200,000 ha y está formada por dos municipios: Marqués de Comillas en el oeste y Benemérito de las Américas en el este. Estos fueron decretados en 1999 (anteriormente la zona pertenecía al municipio de Ocosingo) y se formaron a partir de los 35 ejidos que fueron estableciéndose con los primeros pobladores. Los primeros ejidos en asentarse lo hicieron en los terrenos ribereños (50 ha para cada ejidatario), los cuales tienen las tierras más fértiles y por lo tanto se han podido desarrollar económicamente más que los ejidos del centro y de la zona fronteriza, los cuales son más pobres (INE-SEMARNAP 2000; De Vos 2002; PRODESIS 2008a; SEGOB 2008)

La gran diversidad de lugares de procedencia de los pobladores se ve reflejada en la cantidad de grupos étnicos presentes en el área, principalmente mestizos, tzeltales, tzotziles, choles, zoques, chinantecos y kekchis. En 1990 la zona contaba con 15,000 habitantes y 20 años después, en el 2010, su población prácticamente se había duplicado, alcanzando 27,138 pobladores (54% menores de 20 años de edad) distribuidos en 52 poblados (INEGI 2010). A

pesar de este crecimiento neto del número de habitantes, en los últimos años se ha presentado el fenómeno de emigración de la población joven, quienes salen en busca de oportunidades rumbo a otras ciudades de Chiapas, el país o el extranjero (PRODESIS 2008a).

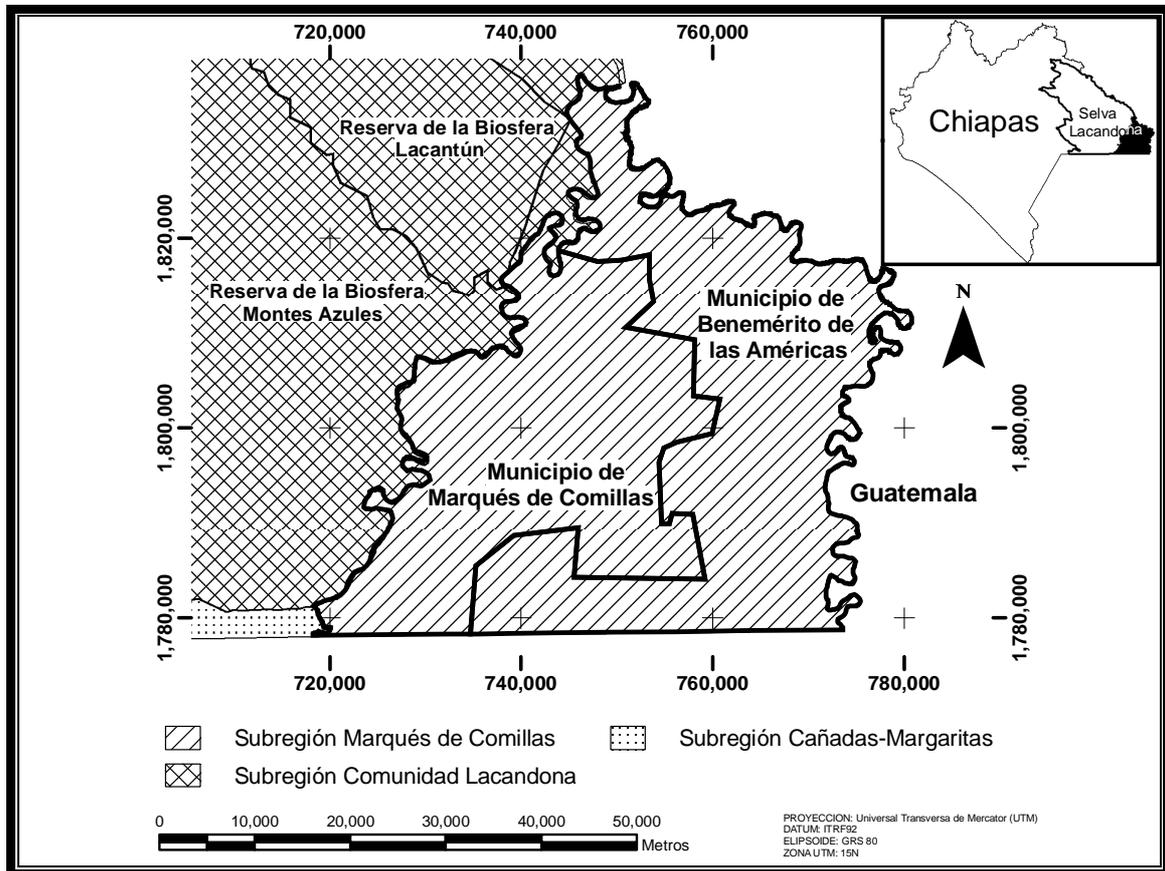


Figura 4. Subregión Marqués de Comillas y los municipios que la conforman.

El área de estudio que abarca el presente trabajo se encuentra en el oeste de la subregión Marqués de Comillas y colinda con el sureste de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, estando separados únicamente por el río Lacantún. Tiene una extensión de 74,575 ha y en ella se encuentran 20 poblados del municipio Marqués de Comillas y tres del municipio Benemérito de las Américas, los que en conjunto son habitados por alrededor de 10,000 personas (INEGI 2010) (Fig. 5).

5.2.- Características físicas

Pertenece a la provincia fisiográfica Sierra de Chiapas y Guatemala (subprovincia Sierras Plegadas del Norte), la cual está formada principalmente por rocas calizas. Los tipos de relieve con mayor extensión en la región son las llanuras aluviales y los lomeríos bajos y altos, los cuales tienen una altitud media de 200 m y sus suelos son principalmente gleisoles húmicos, acrisoles plínticos y vertisoles. También hay algunos lomeríos cársticos, los cuales llegan a alcanzar hasta 250 m de altitud y tienen como suelos rendzinas, luvisoles crómicos y litosoles (García-Gil y Lugo 1992; INE-SEMARNAP 2000).

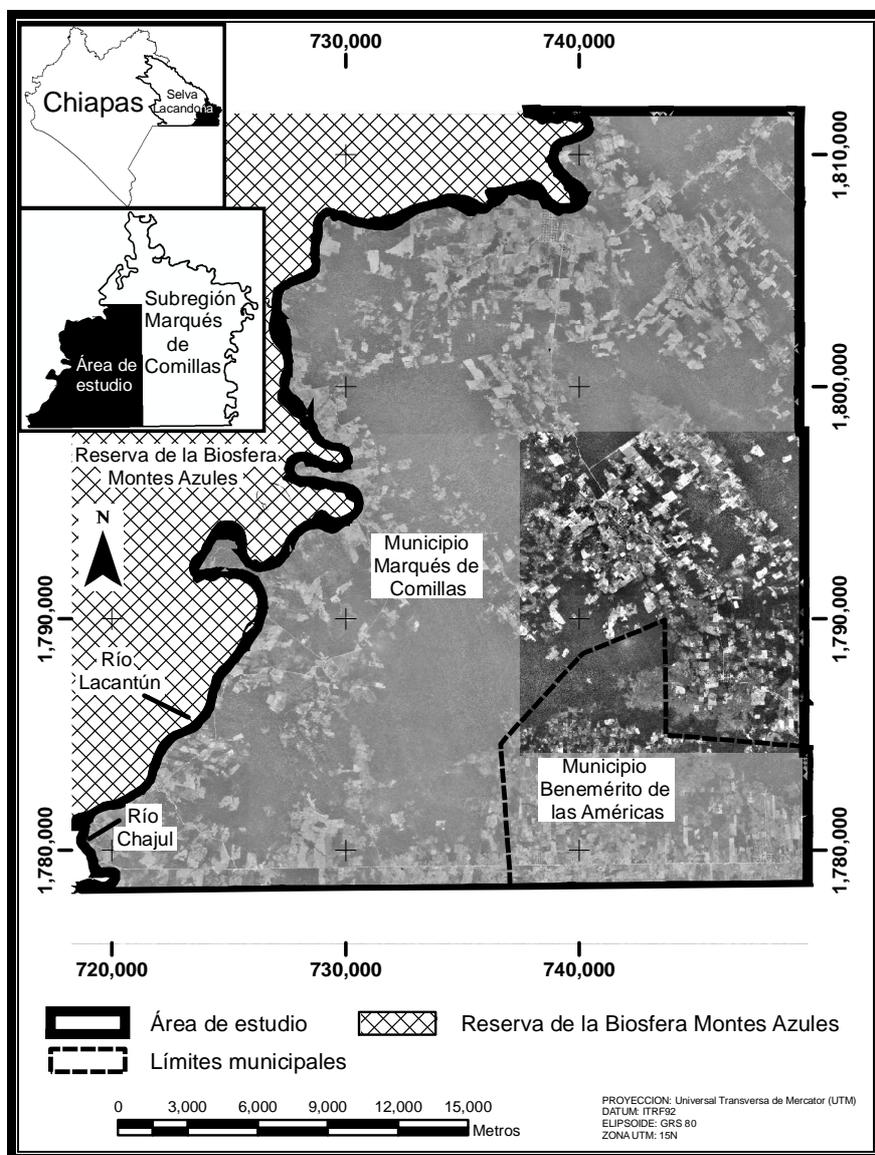


Figura 5. Área de estudio (oeste de la subregión Marqués de Comillas).

El área de estudio se encuentra comprendida dentro de la cuenca hidrográfica de los ríos Grijalva-Usumacinta, en la subcuenca Lacantún-Lacanjá (Maderrey y Torres-Ruata 1990; CONABIO 1998). El principal cuerpo de agua en la zona es el río Lacantún (la dirección de su curso en el área de estudio es SO-NE; Fig. 5), el cual delimita el paisaje por sus lados oeste y norte-centro, marcando los límites con la Reserva de la Biosfera Montes Azules. En el extremo suroeste y proveniente de Guatemala se encuentra el río Chajul, el cual al unirse con el río Colorado, proveniente del municipio de Maravilla Tenejapa, se convierte en el río Lacantún. También están presentes una gran cantidad de arroyos, pero entre los más caudalosos se encuentran: Lagarto y Manzanares (oeste del área), Negro y Bravo (parte central del área) y Las Delicias y Salado (parte este del área); todos ellos corren de sur a norte y la mayoría desemboca en el río Lacantún (INEGI 2004a y b).

El clima en la región es cálido húmedo con lluvias intensas en verano (Am) (García 1998). Dichas lluvias se presentan principalmente entre los meses de junio y noviembre, mientras que el resto de los meses son relativamente secos. La temperatura media anual se ubica entre los 24 y los 26° C. A lo largo del año hay dos picos en los que se encuentran las mayores temperaturas, uno durante el mes de mayo y otro en agosto (INE-SEMARNAP 2000). El nivel de precipitación anual promedio es entre los 2,250 y 2,550 mm (UNAM 2009).

5.3.- Flora

En la Selva Lacandona se han registrado 3,400 especies de plantas vasculares terrestres pertenecientes a 61 familias y se estima que el número total puede alcanzar las 4,300 (Martínez *et al.* 1994). Los tipos de vegetación presentes en Marqués de Comillas son los siguientes (Castillo-Campos y Narave 1992; IG-SEMARNAT 2001; de acuerdo a la clasificación de Miranda y Hernández 1963 modificada por Pennington y Sarukhán 2005):

- **Selva alta perennifolia:** Comunidad vegetal muy densa dominada por árboles siempre verdes de más de 30 m de altura, con abundantes bejucos y plantas epífitas. No todas las especies son perennifolias y algunas pierden

sus hojas durante una corta temporada en la parte seca del año, lo cual generalmente coincide con la floración de dichos árboles (Pennington y Sarukhán 2005). Existen tres estratos arbóreos relativamente bien definidos: el inferior, que se encuentra entre los 5 y 12 m de altura, el medio, ubicado entre los 13 y los 24 m, y el superior a partir de los 25 m (Sarukhán 1968). Las copas de los árboles superiores tienden a ser redondeadas o ampliamente piramidales y entre las especies que conforman este estrato se encuentran el chicozapote (*Manilkara zapota*) y el canshán (*Terminalia amazonia*). Los árboles de los estratos inferiores tienen copas piramidales o verticalmente alargadas. Entre las especies que caracterizan al estrato medio se encuentran el cedrillo (*Guarea glabra*) y el cojón de danta (*Stemmadenia donnell-smithii*). En el estrato inferior, además de árboles, también se encuentran otras formas vegetativas como plantas herbáceas umbrófilas de grandes hojas y varias especies de palmas. Entre las especies que conforman este estrato se encuentran el copal (*Protium copal*) y el tepejilote (*Chamaedorea tepejilote*) (Castillo-Campos y Narave 1992).

- **Selva mediana perennifolia o canacoital:** Esta comunidad puede alcanzar hasta los 25 m de alto y se presenta en suelos constantemente saturados de agua. Su característica fisonómica más notable es la presencia de las raíces zancudas del canacoíte (*Bravaisia integerrima*), la cual es la especie dominante (Pennington y Sarukhán 2005). Se le encuentra asociada con el palo tinto (*Haematoxylum campechianum*), el zapote prieto (*Diospyros digyna*) y el sauce (*Salix humboldtiana*) (Castillo-Campos y Narave 1992).
- **Selva alta o mediana subperennifolia:** Esta comunidad puede alcanzar una altura similar a la de la selva alta perennifolia, sin embargo, a diferencia de ésta, entre el 25 y 50% de sus elementos arbóreos pierden el follaje en la temporada de secas. Entre las especies que presentan esta característica se encuentran el palo mulato (*Bursera simaruba*) y el macuelis de bajo (*Tabebuia rosea*) (Pennington y Sarukhán 2005). En esta selva también pueden distinguirse tres estratos, el inferior, de 4 a 12 m, el intermedio, de 12 a 22 m, y el superior, a partir de los 22 m (Sarukhán 1968). Entre las

especies distintivas del estrato superior se encuentran el ramón (*Brosimum alicastrum*) y el guapaque (*Dialium guianense*). El estrato intermedio está conformado por especies como el cedrillo (*Guarea glabra*) y el laurel (*Nectandra ambigens*). En el estrato bajo se encuentran especies como *Swartzia guatemalensis* y el xate macho (*Chamaedorea oblongata*) (Castillo-Campos y Narave 1992).

- **Jimbal:** Esta comunidad se encuentra asociada a los cuerpos de agua y en ella domina la gramínea leñosa conocida como jimba (*Bambusa longifolia*), formando un ambiente muy cerrado que llega a alcanzar hasta los 15 m de altura. También se pueden presentar algunas especies de árboles como el cuchillal (*Schizolobium parahyba*) y el jolmashté (*Talauma mexicana*) (Castillo-Campos y Narave 1992).
- **Vegetación hidrófila herbácea:** Estas especies se desarrollan en los bordes y playas de los ríos y lagos, al igual que en zonas inundables. Entre las especies características de esta comunidad se encuentran el sibal (*Cladium jamaicense*), el lirio araña (*Hymenocallis littoralis*) y el tule (*Typha domingensis*) (Ramírez-García y Lot 1992).
- **Acahual:** Es la vegetación secundaria que deriva de un clareo o desmonte de la cobertura forestal de las selvas o después del abandono de terrenos agropecuarios asociados a ellas. Entre las especies características de esta comunidad se encuentran el corcho colorado (*Trichospermum mexicanum*), el palo mulato (*Bursera simaruba*), el guarumbo (*Cecropia obtusifolia*) y el árbol de algodón (*Ochroma pyramidale*). La altura de los acahuales está determinada por su edad; en la región, acahuales jóvenes de 1 año, provenientes de milpas abandonadas, tienen una altura aproximada de 5 m, los de 5 años alrededor de 10 m y los maduros, de 20 años, pueden llegar a medir hasta 15 m (Pennington y Sarukhán 2005; Mora 2007).
- **Agricultura:** En la región el principal producto agrícola es el chile (*Capsicum annum*), sin embargo, también se producen en menor medida el

maíz (*Zea mays*), el frijol (*Phaseolus vulgaris*) y el cacao (*Theobroma cacao*) (González 1995). La agricultura mecanizada (en especial de Chile) se encuentra ubicada principalmente en la ribera del río Lacantún, en donde hay suelos aluviales aptos para desarrollar una agricultura comercial, mientras que la agricultura de autoconsumo (conformada principalmente por milpas), se encuentra mejor distribuida en el resto del área (PRODESIS 2008a; *obs. pers.*).

- **Pastizal ganadero:** Los pastizales inducidos para la producción ganadera deben estar formados principalmente por especies de pastos introducidas, como por ejemplo el zacate (*Chloris gayana*), el zacate bahía (*Paspalum notatum*) y el zacate dallis (*P. dilatatum*), las cuales son utilizadas comúnmente en las regiones ganaderas de nuestro país (McIlroy 1980).

5.4.- Fauna

La Selva Lacandona alberga un gran número de especies de fauna, entre las que se encuentran: 1,135 de insectos (Morón 1992), 39 de peces (Lazcano-Barrero y Vogt 1992), 23 de anfibios (Lazcano-Barrero *et al.* 1992), 54 de reptiles (Lazcano-Barrero *et al.* 1992), 341 de aves (González-García 1992) y 113 de mamíferos (Medellín 1994; De la Torre *et al.* 2009).

Las 113 especies de mamíferos representan aproximadamente el 20% de las 530 presentes en México (Ceballos y Oliva 2005) y el 50% de las 205 presentes en Chiapas (Naranjo *et al.* 2005), lo cual ubica a la región como una de las más ricas del país en lo que respecta a este grupo. Debido a la cercanía de la frontera con Guatemala no hay especies de mastofauna endémicas al territorio mexicano, sin embargo, 17 son endémicas a Mesoamérica, como es el caso del ratón tlacuache (*Marmosa mexicana*) y el saraguato negro (*Alouatta pigra*). De igual manera, algunas especies tienen aquí sus únicas poblaciones conocidas para nuestro país, como por ejemplo el armadillo cola de zorro (*Cabassous centralis*; Cuarón *et al.* 1989) y el tlacuache cuatro ojos café (*Metachirus nudicaudatus*; Medellín *et al.* 1992).

6.- Métodos

6.1.- Elaboración del mapa de las coberturas del suelo

Realicé el mapa por medio de la interpretación visual de fotografías aéreas digitalizadas de la zona. Trabajé con ocho ortofotos correspondientes al oeste de la subregión Marqués de Comillas, las cuales fueron tomadas por el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) en marzo del 2002 (Apéndice II). Se decidió trabajar con dicho material ya que presenta una escala y una resolución adecuadas para los objetivos del trabajo (1:75,000 y tamaño de pixel de 1.5 m), además de que su costo es bajo en comparación con el de imágenes satelitales con características similares.

Integré el sistema de información geográfica (SIG) en formato vectorial con la ayuda del programa Arc View 3.2[©] y realicé la fotointerpretación de los diferentes tipos de coberturas del suelo con la extensión Edit Tools 3.6 de dicho software (Tchoukanski 2002), trabajando las imágenes con un acercamiento en pantalla de 1:10,000. Los mapas que se presentan en este trabajo fueron elaborados con el módulo ArcMap del programa ArcGIS 9[©].

6.1.1.- Fotointerpretación preliminar y corroboración en el campo

En un principio realicé la fotointerpretación sólo en la parte norte del área de estudio, ya que se recomienda que antes de realizar la rodalización definitiva, se haga una preliminar en un área pequeña que permita su fácil evaluación en campo (Lillesand *et al.* 2004) (Fig. 6). Las categorías de cobertura del suelo y los criterios que usé para rodalizarlas fueron los siguientes (Fig. 7):

- **Selva:** Aquellas zonas en las que se distinguieran grandes copas, indicando la presencia de árboles de tamaño considerable. En esta cobertura se incluyó la selva alta perennifolia, la selva mediana perennifolia o canacoital y la selva alta o mediana subperennifolia.

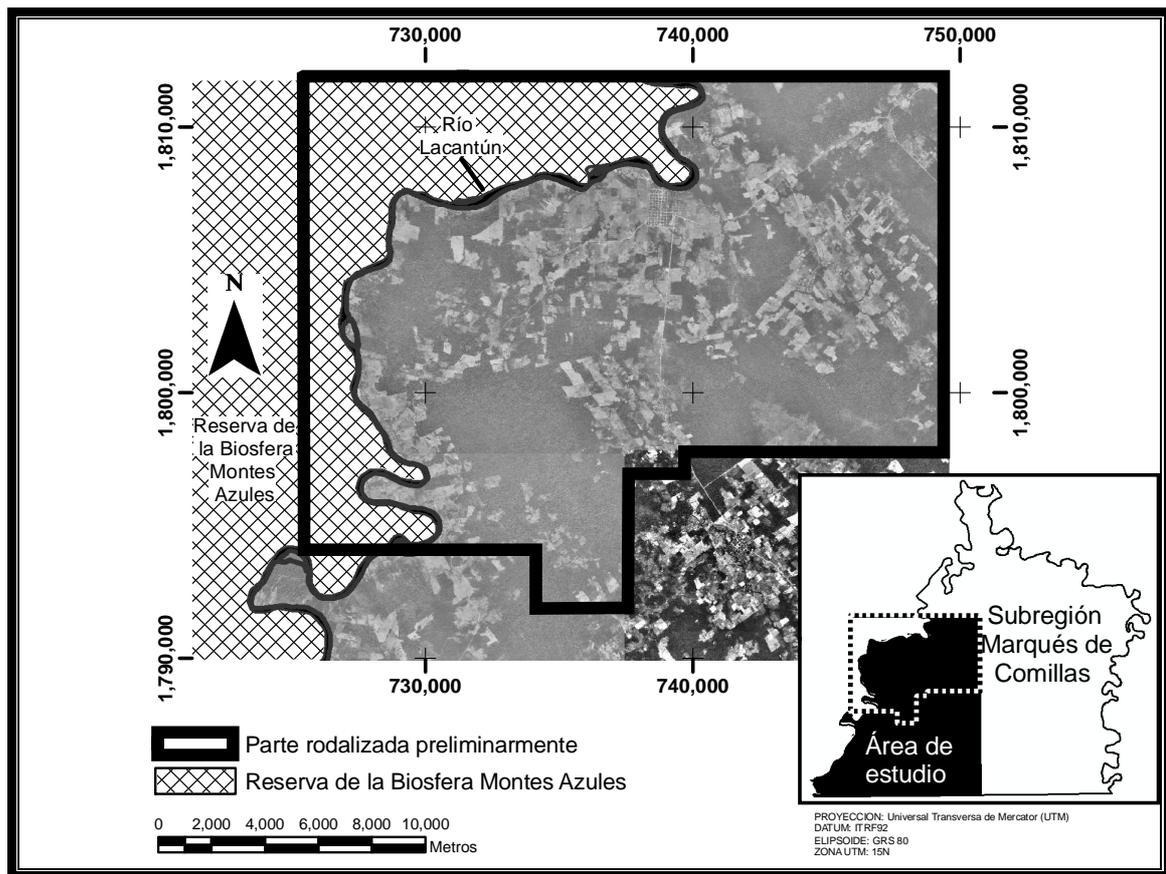


Figura 6. Parte norte del área de estudio con la que se llevó a cabo la fotointerpretación preliminar.

- **Vegetación hidrófila herbácea:** Zonas asociadas a los cuerpos de agua que presentaran una textura principalmente “lisa”, indicando la presencia de plantas herbáceas.
- **Acahual:** Áreas que presentaran una textura “rugosa” sin que se distinguieran grandes copas, indicando la presencia de plantas arbustivas. Esta cobertura incluyó los acahuales y los jimbales.
- **Vegetación agropecuaria:** Áreas que presentaran una textura “lisa” y en ocasiones formas geométricas, indicando la presencia de campos de cultivo y pastizales inducidos por el hombre. Esta cobertura incluyó la agricultura y los pastizales ganaderos.
- **Cuerpos de agua:** Aquellas áreas en las que se distinguiera la presencia de agua.

- **Poblados:** Zonas que presentaran elementos propios de los asentamientos humanos, como calles y casas.
- **Caminos pavimentados y de terracería:** Aquellos elementos lineales del paisaje que evidentemente fueran caminos para vehículos.

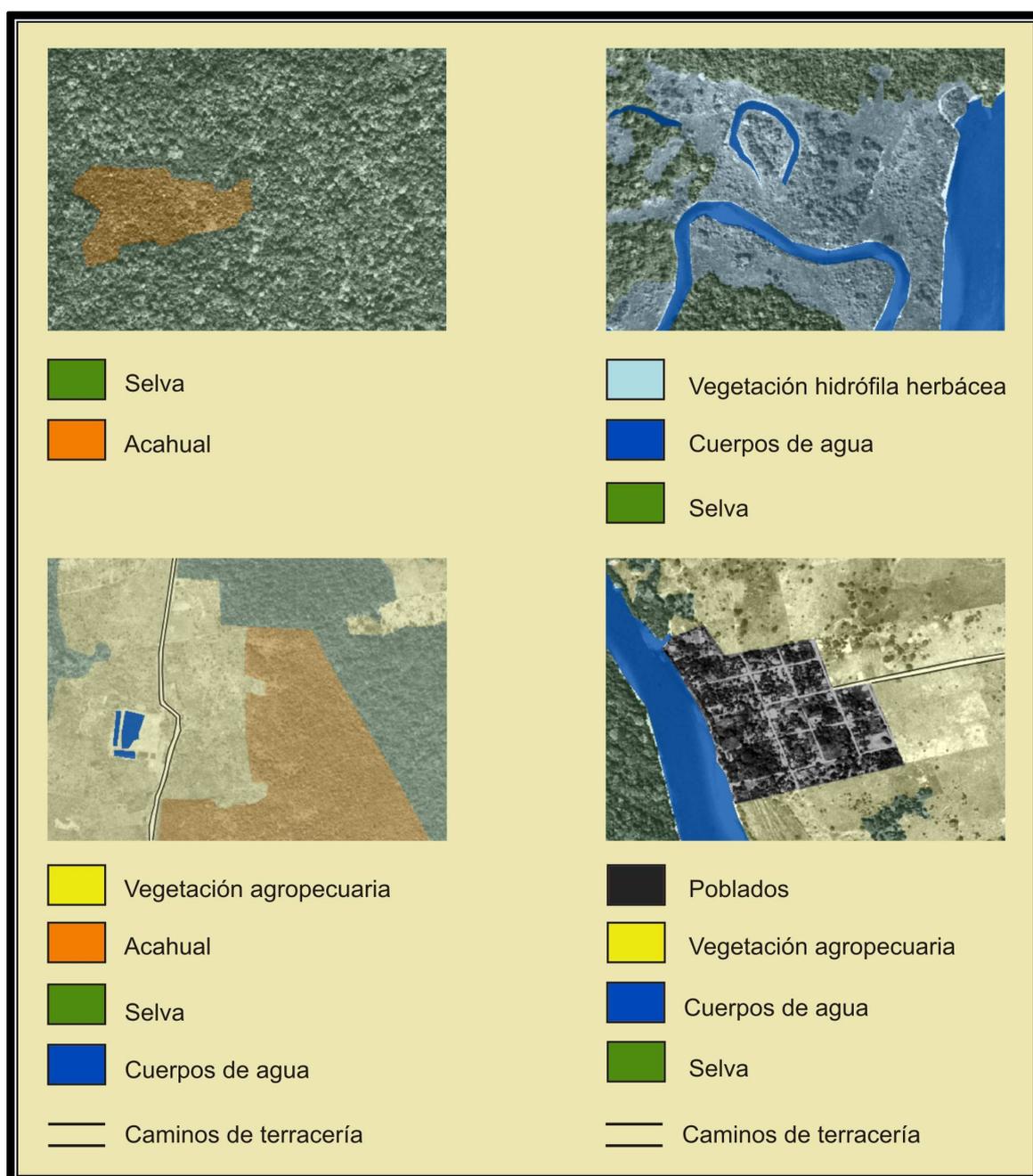


Figura 7. Ejemplos de la apariencia de las diferentes coberturas del suelo que fueron rodalizadas preliminarmente (escala de las imágenes 1:23,000).

Escogí estas categorías de cobertura del suelo ya que la capacidad de habitarlas varía entre las diferentes especies de mamíferos terrestres no voladores (Emmons 1997; Cuarón 2000; Reid 2009), siéndome útiles, por lo tanto, para realizar la comparación de hábitat disponible para cada una de ellas.

Una vez hecha la rodalización preliminar del área (Fig. 8) procedí a evaluar su exactitud. Para esto se visitó la zona de estudio en dos ocasiones (nov-dic del 2004 y mar-mayo del 2007), en las cuales se recorrieron a pie diferentes trayectos lineales que cruzan fragmentos pertenecientes a distintas coberturas del suelo (Fig. 8). Los fragmentos no se caracterizaron con detalle (e.g., composición florística y variables dasonómicas⁶) debido a que el objetivo principal de dichas salidas al campo no era efectuar esta corroboración, por lo que solo se registró a que cobertura (de las consideradas en la rodalización) pertenecían los polígonos atravesados, utilizando como criterio las definiciones teóricas de cada una de ellas (véase Área de estudio). A cada polígono atravesado le asigné un punto de referencia; de igual manera, si dentro de un polígono encontraba un fragmento perteneciente a una cobertura diferente de la rodalizada, le asignaba un punto de referencia adicional. En total se obtuvieron 93 puntos de referencia (Fig. 8) y para cada uno de ellos se registró el tipo de cobertura observada en el campo (Apéndice III). En estos trayectos, también se registraron las especies de mamíferos terrestres no voladores por medio de observaciones directas, rastros (huellas, excretas y cráneos) y trampas cámara (las cuales formaban parte de un estudio paralelo).

Para evaluar la exactitud de la fotointerpretación preliminar construí una matriz de error con los datos de los 93 puntos de referencia, los cuales utilicé como unidades de muestreo (Cuadro 2). Para cada una de las coberturas rodalizadas obtuve la exactitud del productor, la del usuario y el coeficiente de concordancia KHAT condicional (\hat{K}_i), mientras que para el conjunto de ellas estimé la exactitud general y el coeficiente de concordancia KHAT (\hat{K}). Además realicé una prueba de hipótesis con el estadístico Z, para determinar si la matriz resultante era significativamente diferente de una hecha al azar (Congalton y Green 1999). Las fórmulas pueden consultarse en el Apéndice I a–f.

⁶ Relacionadas con el crecimiento de los árboles, como su altura, diámetro o volumen.

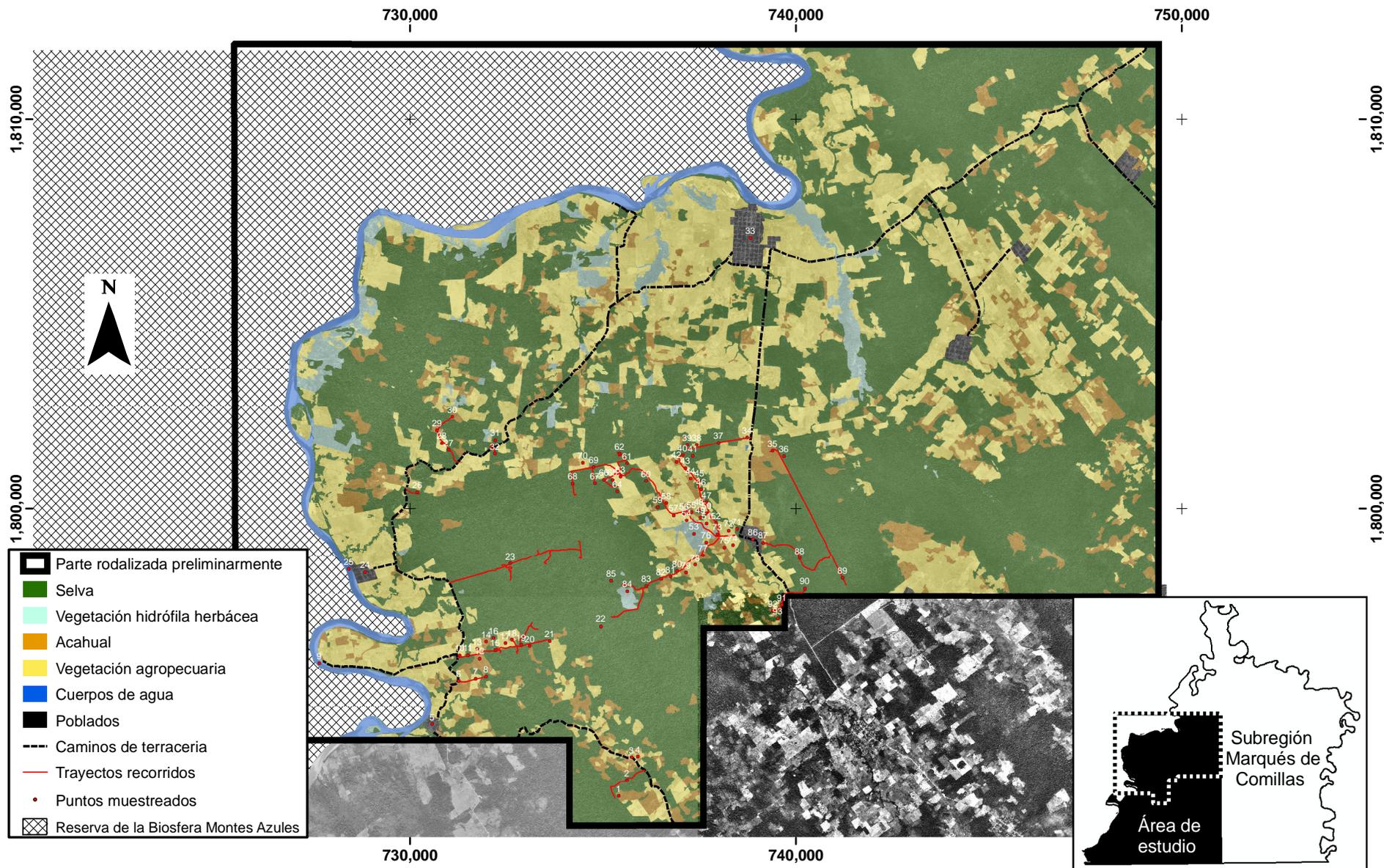


Figura 8. Fotointerpretación preliminar de la parte norte del área de estudio y la ubicación de los puntos utilizados para evaluar su exactitud (las características de cada uno de ellos se encuentran en el Apéndice III).

Cuadro 2. Matriz de error utilizada para evaluar la fotointerpretación preliminar con los datos de los 93 puntos de referencia.

Coberturas	Selva	Acahual	Vegetación agropecuaria	Vegetación hidrófila herbácea	Poblados	Cuerpos de agua	Total
Selva	26	3	11	0	0	0	40
Acahual	0	7	13	0	1	0	21
Vegetación agropecuaria	0	1	20	0	1	0	22
Vegetación hidrófila herbácea	0	3	1	0	0	0	4
Poblados	0	0	0	0	4	0	4
Cuerpos de agua	0	0	0	0	0	2	2
Total	26	14	45	0	6	2	93

Exactitud del productor			Exactitud del usuario		
Selva	26/26=	100%	Selva	26/40=	65%
Acahual	7/14=	50%	Acahual	7/21=	33%
Vegetación agropecuaria	20/45=	44%	Vegetación agropecuaria	20/22=	90%
Vegetación hidrófila herbácea	0/4=	0%	Vegetación hidrófila herbácea	0/4=	0%
Poblados	4/6=	66%	Poblados	4/4=	100%
Cuerpos de agua	2/2=	100%	Cuerpos de agua	2/2=	100%
Exactitud general	59/93=	63%	Coefficiente de concordancia KHAT (\hat{K}) = .4978		

Coefficientes de concordancia KHAT condicionales (\hat{K}_i)		
Selva	.5141=	51%
Acahual	.2151=	21%
Vegetación agropecuaria	.8238=	82%
Vegetación hidrófila herbácea	0=	0%
Poblados	1=	100%
Cuerpos de agua	1=	100%

Los valores obtenidos fueron bajos, lo cual se debió en buena parte a inexactitudes que cometí en la rodalización (12 puntos), pero también, a que hubo eventos de deforestación (21 puntos) y regeneración (1 punto) en varios de los polígonos durante el lapso de tiempo que transcurrió entre la fecha en que las fotos fueron

tomadas y las visitas que se hicieron a la zona para realizar la corroboración en campo (Apéndice III). A pesar de los bajos niveles de concordancia de esta matriz, en la prueba de hipótesis resultó ser significativamente diferente a una matriz hecha al azar ($Z = 7.64 > 1.96 z_{.05}$).

Ya que lo que me interesaba evaluar era la calidad de la fotointerpretación preliminar, procedí a construir una nueva matriz de error utilizando únicamente los puntos de referencia en los que no se hubiera registrado deforestación o regeneración, quedando solamente 71 puntos (Cuadro 3).

En esta ocasión los valores obtenidos fueron más altos que con la matriz anterior, sin embargo no se logró alcanzar el 80% para \hat{K} , el cual es el valor mínimo que se recomienda alcanzar en una fotointerpretación (Congalton y Green 1999). Esto se debió principalmente a que los valores de exactitud del acahual y de la vegetación hidrófila herbácea fueron muy bajos, de acuerdo con los valores de sus coeficientes de concordancia KHAT condicionales (Cuadro 3). En el caso del acahual, se debió a que al rodalizarlo fue confundido principalmente con la vegetación agropecuaria (errores de comisión); también áreas de acahual fueron clasificadas como selva y como vegetación hidrófila (errores de omisión). Los únicos tres puntos que habían sido rodalizados como vegetación hidrófila herbácea resultaron ser acahuales (errores de comisión) por lo que la exactitud que se tuvo al fotointerpretar esta cobertura fue de cero; cabe mencionar que este tipo de cobertura no se encontró en las áreas visitadas. Esta matriz también resultó ser significativamente diferente de una hecha al azar ($Z = 13.25 > 1.96 z_{.05}$).

Para determinar si la segunda matriz tenía una concordancia significativamente más alta que la primera, realicé una prueba de hipótesis con el estadístico Z , la cual evalúa si las diferencias de dos matrices de fotointerpretación con respecto a una hecha al azar son, a su vez, significativamente diferentes entre sí (véase fórmula en el Apéndice 1 g). El resultado de dicha prueba, indicó que las matrices difieren significativamente entre ellas ($Z = 3.04 > 1.96 z_{.05}$), lo cual muestra que el efecto que tuvieron los puntos con deforestación o regeneración en la evaluación de la primera matriz fue considerable.

Cuadro 3. Matriz de error utilizada para evaluar la fotointerpretación preliminar con los datos de los 71 puntos de referencia que no presentaron deforestación ni regeneración.

Coberturas	Selva	Acahual	Vegetación agropecuaria	Vegetación hidrófila herbácea	Poblados	Cuerpos de agua	Total
Selva	26	2	1	0	0	0	29
Acahual	0	7	4	0	1	0	12
Vegetación agropecuaria	0	0	20	0	1	0	21
Vegetación hidrófila herbácea	0	3	0	0	0	0	3
Poblados	0	0	0	0	4	0	4
Cuerpos de agua	0	0	0	0	0	2	2
Total	26	12	25	0	6	2	71

Exactitud del productor			Exactitud del usuario		
Selva	26/26=	100%	Selva	26/29=	89%
Acahual	7/12=	58%	Acahual	7/12=	58%
Vegetación agropecuaria	20/25=	80%	Vegetación agropecuaria	20/21=	95%
Vegetación hidrófila herbácea	0/0=	0%	Vegetación hidrófila herbácea	0/3=	0%
Poblados	4/6=	66%	Poblados	4/4=	100%
Cuerpos de agua	2/2=	100%	Cuerpos de agua	2/2=	100%
Exactitud general	59/71=	83%	Coefficiente de concordancia KHAT (\hat{K}) = .7626		

Coefficientes de concordancia KHAT condicionales (\hat{K}_i)		
Selva	.8367=	83%
Acahual	.4985=	49%
Vegetación agropecuaria	.9265=	92%
Vegetación hidrófila herbácea	0=	0%
Poblados	1=	100%
Cuerpos de agua	1=	100%

Los resultados de este ejercicio me sirvieron para corregir mi fotointerpretación preliminar y redefinir mis criterios de rodalización, esto con el objetivo de que la interpretación de las fotos de la totalidad del área estudiada fuera más exacta.

6.1.2.- Fotointerpretación definitiva

Para lograr una mayor exactitud en la fotointerpretación, consideré nuevas categorías de cobertura del suelo que disminuyeran los errores de omisión y de comisión, pero que siguieran siendo significativas para mi estudio. Estas se definen principalmente por el estrato vegetal que se observa en las fotografías aéreas.

Presento estas nuevas categorías junto con los tipos de coberturas del suelo que incluí en ellas y los criterios en los que me basé para rodalizarlas (Cuadro 4). También ilustro su apariencia física, tanto en las ortofotos, como en el campo (Fig. 9).

Ya no me fue posible realizar la corroboración en campo de esta fotointerpretación final. Sin embargo, tomando en cuenta que redefiní mis categorías de coberturas del suelo para minimizar los desaciertos y que tenía una idea mas clara de como se veía en el campo lo que observaba en las ortofotos, considero que la fotointerpretación definitiva tiene el nivel de exactitud suficiente para reflejar de manera adecuada las coberturas del suelo consideradas y que por lo tanto me sirve para cumplir con los objetivos planteados.

Cuadro 4. Nuevas categorías de cobertura del suelo consideradas en la fotointerpretación definitiva.

Categoría	Tipos de cobertura del suelo incluidas	Criterios para rodalizarlas
Vegetación arbórea	Incluye la selva alta perennifolia , la selva mediana perennifolia o canacoital y la selva alta o mediana subperennifolia . Además, incorporé a los acahuales maduros y a la agricultura arbórea , ya que no me fue posible diferenciarlos de las selvas en las ortofotos.	Áreas en las que se distinguieran copas de árboles
Vegetación hidrófila	Incluye la vegetación hidrófila herbácea . Debido a que esta cobertura no la encontré en campo, para su ubicación me base en la distribución de las zonas inundables de la región (de acuerdo a INEGI 2004a, 2004b) y en la cobertura de popal-tular del Inventario Nacional Forestal (IG-SEMARNAT 2001).	Áreas que presentaran una textura “lisa”, indicando la presencia de plantas herbáceas y que coincidieran con la distribución de las zonas inundables y con la del popal-tular.
Vegetación arbustiva	Incluye los acahuales jóvenes , los jimbales y las milpas . Estas últimas fueron incorporadas aquí ya que no me fue posible diferenciarlas de los acahuales jóvenes en las ortofotos.	Áreas que presentaran una textura “rugosa”, sin que se distinguieran grandes copas.
Vegetación herbácea	Incluye los pastizales inducidos y la agricultura mecanizada .	Áreas que presentaran una textura “lisa” y en ocasiones formas geométricas.
Cuerpos de agua	Incluye sólo a los principales cuerpos de agua (río Lacantún, río Chajul y abrevaderos que se distinguían en las fotos), ya que los afluentes más pequeños no se pudieron ubicar con precisión, en especial dentro de las zonas arboladas que no permitieron ver su cauce.	Áreas en las que fuera evidente la presencia de un cuerpo de agua.
Poblados	Incluye los asentamientos humanos . A diferencia del resto de las categorías, no consideré que los poblados fueran fragmentados por los caminos, ya que éstos son un atributo propio de ellos.	Áreas que presentaran elementos propios de las comunidades humanas, como calles y casas.
Caminos pavimentados y de terracería	Incluye los caminos para vehículos de terracería o pavimentados . Para su ubicación me apoyé en cartas topográficas del área (INEGI 2004a, 2004b).	Elementos lineales del paisaje con suelo desnudo que evidentemente fueran caminos para vehículos

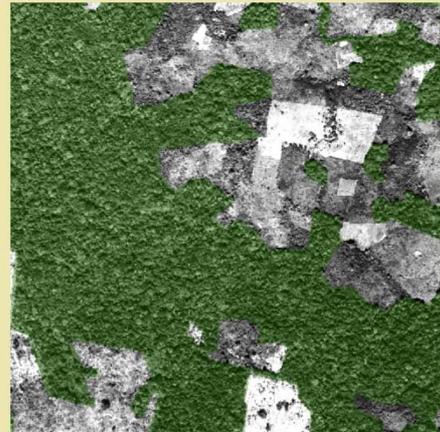
Vegetación arbórea



Apariencia de la selva alta perennifolia y sus grandes árboles.



Su sotobosque es abierto y en él abundan las palmas.



Apariencia de la vegetación arbórea en las ortofotos (color verde).

Vegetación hidrófila



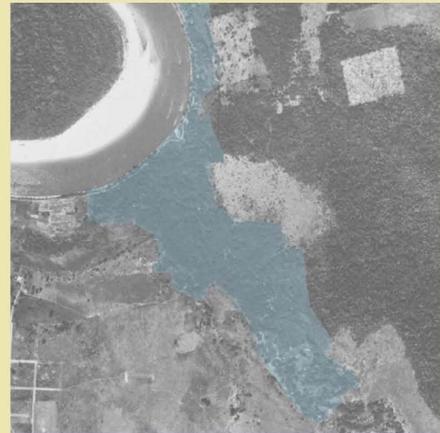
(Fotografía tomada de CONAFOR 2008)

Apariencia del popal (*Calathea* spp.).



(Fotografía tomada de CONAFOR 2008)

Apariencia del tular (*Typha domingensis*).



Apariencia de la vegetación hidrófila en las ortofotos (color azul claro).

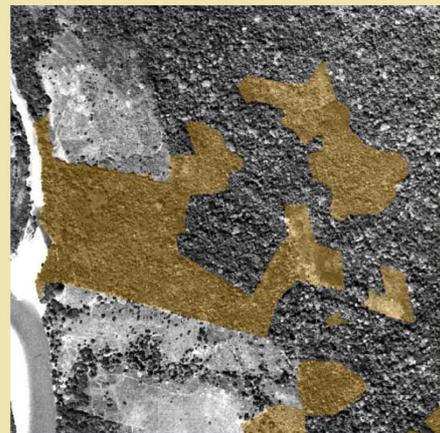
Vegetación arbustiva



Acahual joven donde se aprecia lo cerrado de su vegetación.



Acahual joven colindante con selva (al fondo).



Apariencia de la vegetación arbustiva en las ortofotos (color anaranjado).

Figura 9. Apariencia en el campo y en las ortofotos de las diferentes coberturas del suelo consideradas en la fotointerpretación definitiva (escala de las imágenes de las ortofotos 1:23,000; fotos por el autor y Elva Domínguez).



Figura 9 (cont.) Apariencia en el campo y en las ortofotos de las diferentes coberturas del suelo consideradas en la fotointerpretación definitiva (escala de las imágenes de las ortofotos 1:23,000; fotos por el autor y E. Domínguez).



Figura 9 (cont.) Apariencia en el campo y en las ortofotos de las diferentes coberturas del suelo consideradas en la fotointerpretación definitiva (escala de las imágenes de las ortofotos 1:23,000; fotos por el autor y E. Domínguez).

6.2.- Descripción de la estructura espacial del paisaje

Para describir la composición y la configuración espacial del paisaje calculé métricas a nivel del paisaje completo y a nivel de coberturas individuales (Turner *et al.* 2001; McGarigal *et al.* 2002; Metzger 2004) (Cuadro 5). El cálculo del área y el número de los fragmentos fue procesado en el programa Arc View 3.2[©] con ayuda de la extensión Patch Analyst 3.1 (Rempel 2008), utilizando el mapa de las coberturas en formato vectorial. El resto de las métricas fueron procesadas con el programa Fragstats 3.3[©] (McGarigal *et al.* 2002), utilizando el mapa de las coberturas en formato raster⁷ con un tamaño de pixel de 10 m por lado. La conversión del mapa vectorial a formato raster la realicé con el módulo ArcCatalog del programa ArcGIS 9[©]. Al calcular las métricas se utilizó la regla de los “ocho vecinos”, la cual considera que dos pixeles forman parte de un mismo fragmento si colindan vertical, horizontal o diagonalmente. Para el paisaje completo calculé métricas de composición, mientras que para las categorías de cobertura del suelo individuales obtuve métricas de configuración espacial.

⁷ Imágenes digitales compuestas por una cuadrícula de pixeles o puntos de color.

Cuadro 5. Métricas del paisaje utilizadas en las diferentes partes del estudio (los acrónimos son los utilizados en el programa Fragstats 3.3 ©).

Métrica	Descripción	Utilizada a nivel de paisaje completo	Utilizada a nivel de coberturas del suelo individuales	Utilizada a nivel de ensamblajes de especies
• Composición				
- Área de las coberturas y proporción que ocupan del paisaje total	Refleja la heterogeneidad que tiene el paisaje.	X	X	X
- Riqueza (PR)	Número de los diferentes tipos de coberturas del suelo considerados.	X		
- Índice de diversidad de Shannon (SHDI)	Medida compuesta que considera la riqueza y la ecuanimidad. Su valor puede ir desde 0 (cuando el paisaje únicamente tiene un fragmento y por lo tanto no hay diversidad) hasta el logaritmo natural del valor de la riqueza (cuando todas las coberturas ocupan la misma área, alcanzando el nivel de diversidad máximo).	X		
- Índice de ecuanimidad de Shannon (SHEI)	Medida de la abundancia relativa de las diferentes tipos coberturas del suelo, reflejando si existe dominancia por alguna de ellas o si se encuentran distribuidas de manera equitativa. Su valor varía entre 0 y 1, alcanzando su valor máximo cuando todas las coberturas tienen la misma área y el mínimo cuando son muy diferentes.	X		
• Contagio				
- Porcentaje de adyacencias similares (PLADJ)	Probabilidad de que un pixel de cierta cobertura del suelo colinde con otro pixel perteneciente a la misma cobertura.		X	X

Cuadro 5 (cont.) Métricas del paisaje utilizadas en las diferentes partes del estudio (los acrónimos son los utilizados en el programa Fragstats 3.3[®]).

Métrica	Descripción	Utilizada a nivel de paisaje completo	Utilizada a nivel de coberturas del suelo individuales	Utilizada a nivel de ensamblajes de especies
• Contraste				
- Índice de contraste del borde total (TECI)	Medida del contraste que existe entre el perímetro de cada una de las coberturas y los fragmentos que colindan con ella. Su valor es un porcentaje, el cual se acerca a 0 en los casos en los que no hay contraste entre la cobertura focal y su entorno, y se aproxima a 100 cuando el contraste alcanza su nivel más alto. Para obtenerla utilicé una matriz de pesos de los contrastes entre las coberturas (Apéndice VII). En esta se presentan, en una escala del 0 al 1, el grado de contraste entre ellas, siendo 0 cuando no hay alguno y 1 cuando el contraste alcanza su punto más alto. El criterio que utilicé para determinar los contrastes fue considerar las características de vegetación de las coberturas, colocándolas en un gradiente que abarca desde la vegetación arbórea hasta los caminos.		X	
• Métricas de fragmentación y conectividad				
- Número de fragmentos y proporción que representan del total en el paisaje	Es la métrica más simple para medir la fragmentación, nos da el grado de ruptura de una determinada cobertura del suelo y la relaciona con el área total del paisaje.		X	X
- Tamaño promedio de los fragmentos ponderado (AREA_AM)	Tamaño promedio de los fragmentos de una cobertura del suelo considerando la abundancia proporcional de ellos, de manera que los fragmentos grandes tienen mayor influencia en el tamaño resultante que los pequeños.		X	X
- Índice de cohesión de los fragmentos (COHESION)	Mide la conectividad estructural de las coberturas del suelo y su valor incrementa conforme la cobertura se encuentra más agrupada. Va de 0 para una cobertura con baja conectividad, hasta 100, para una cobertura altamente conectada.		X	X

Cuadro 5 (cont.) Métricas del paisaje utilizadas en las diferentes partes del estudio (los acrónimos son los utilizados en el programa Fragstats 3.3[®]).

Métrica	Descripción	Utilizada a nivel de paisaje completo	Utilizada a nivel de coberturas del suelo individuales	Utilizada a nivel de ensamblajes de especies
• Métricas de aislamiento				
- Promedio de la distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN_MN)	Es la medida más simple del contexto del fragmento. Consiste en el promedio de las distancias en línea recta de los fragmentos a su vecino más cercano perteneciente a la misma cobertura.		X	X
- Promedio del índice de proximidad (PROX_MN)	Métrica que considera el tamaño y la proximidad de todos los fragmentos cuyos bordes se encuentren dentro de un radio de acción a partir del fragmento focal. Dicho radio es determinado con base en los objetivos del estudio, por lo que usé uno de 50,000 m, la cual es la longitud diagonal del paisaje y me permitió asegurarme de que incluyera a todos los fragmentos en el cálculo. El valor del índice es de 0, cuando el fragmento no tiene ningún fragmento vecino de la misma cobertura dentro del radio de acción especificado, y va incrementándose conforme los fragmentos vecinos están más cercanos y son más grandes, por lo que mientras más alto sea su valor menor será el aislamiento de los fragmentos.		X	X
• Métricas de forma				
- Promedio del índice de forma ponderado con el área (SHAPE_AM)	Medida de la complejidad de la forma de los fragmentos, que compara la forma de cada uno de ellos, con respecto a un cuadrado del mismo tamaño. Su valor es de 1 cuando el fragmento tiene la forma de un cuadrado perfecto y va aumentando conforme se vuelve más irregular.		X	X
- Promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM)	Refleja la complejidad de la forma de los fragmentos basándose en la teoría de los fractales. Su valor fluctúa entre 1 y 2, estando cerca de 1 cuando los fragmentos tienen formas simples, como círculos o cuadrados, y cerca de 2 cuando tienen formas intrincadas.		X	X

6.3.- Descripción de la estructura espacial de los hábitat de los mamíferos terrestres no voladores

En el presente estudio considero únicamente a 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona (Apéndice IV). Excluí a dos especies altamente asociadas a los cuerpos de agua: el perro de agua (*Lontra longicaudis*) y el zorro de agua (*Chironectes minimus*), debido a que en la fotointerpretación no me fue posible ubicar de manera adecuada los arroyos y ríos pequeños. Adicionalmente, incluí en la lista cuatro especies para las que no encontré registros en la Selva Lacandona, pero que considero que ya están presentes en la región o podrían hacerlo muy pronto. Estas fueron el ratón de casa (*Mus musculus*), la rata café (*Rattus norvegicus*) y la rata negra (*R. rattus*), por su alto grado de asociación con los poblados humanos, y el coyote (*Canis latrans*), ya que se ha reportado la expansión de su distribución en los trópicos de nuestro país (Hidalgo-Mihart *et al.* 2004a). De igual manera, incluyo a las especies de mamíferos domésticos criados en la zona, las cuales podrían llegar a formar poblaciones ferales (Álvarez-Romero *et al.* 2008). Las especies de mamíferos terrestres no voladores registrados en el área de estudio también se indican en el Apéndice IV.

Agrupé en ensamblajes a las especies de acuerdo con sus afinidades a los diferentes tipos de cobertura del suelo, considerando como su hábitat el conjunto de ellas y el resto del paisaje como no hábitat (Apéndice V); posteriormente elaboré los mapas de hábitat disponible para cada uno de los ensamblajes de especies. Esto último lo hice en el programa Arc View 3.2[®], fusionando los fragmentos de las coberturas del suelo que conforman cada uno de los hábitat. Posteriormente y con la finalidad de facilitar su análisis, clasifiqué en categorías a los hábitat de los diferentes ensamblajes de especies; esto con base en las tendencias de cambio que sus superficies han presentado en la subregión durante los últimos años, de acuerdo con lo encontrado en la bibliografía (e.g., Saldívar 1998; Mendoza y Dirzo 1999; Cuarón 2000; Castillo-Santiago *et al.* 2007; Castillo-Santiago 2009). Las cinco categorías resultantes se encuentran en el Cuadro 6 y en el Apéndice V.

Después, calculé el área y ocho métricas de configuración espacial (Cuadro 5) para cada uno de los hábitat. Los programas de cómputo utilizados para hacer esto, fueron los mismos que utilicé con las coberturas del suelo, al igual que la regla de los “ocho vecinos” al momento de calcular las métricas. Posteriormente, calculé los promedios y desviaciones estándar de las métricas de los hábitat dentro de cada una de las categorías en las que los clasifiqué (Cuadro 6).

Cuadro 6. Categorías en las que fueron clasificados los hábitat de los ensamblajes de especies de acuerdo con la tendencia que han presentado sus superficies en la zona durante los últimos años.

Hábitat disminuyendo marcadamente

Vegetación arbórea

Hábitat disminuyendo

Vegetación arbórea y arbustiva

Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila

Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados

Hábitat estable

Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea

Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea

Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados

Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados

Hábitat aumentando

Poblados

Hábitat aumentando marcadamente

Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados

Vegetación arbustiva, herbácea y poblados

Vegetación arbustiva y herbácea

6.3.1.- Comparación de hábitat de los diferentes ensamblajes de especies con respecto a un escenario ideal

Comparé el hábitat de los diferentes ensamblajes por medio de la cercanía que éstos tienen con lo que se podría considerar un escenario ideal (O'Neill *et al.* 1996). A esta distancia se le denomina Z y se calcula con la fórmula que se presenta en el Apéndice VI.

Dicho método puede ser esquematizado al graficar puntos en una gráfica con tres ejes (Fig. 10). Cada punto representa el hábitat de un ensamblaje y sus coordenadas están dadas por los valores de tres métricas del paisaje. En el presente trabajo utilicé las siguientes métricas: proporción que ocupa del área total, porcentaje de adyacencias similares (PLADJ) y promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM); estas fueron escogidas ya que representan tres propiedades del paisaje que no suelen estar muy correlacionadas entre sí: área, contagio y forma (Ritters *et al.* 1995; O'Neill *et al.* 1996; Turner *et al.* 2001). Además se utiliza un punto hipotético, al que se le llama escenario ideal, cuyas métricas tienen los valores óptimos para las especies que lo habitan; en el caso de las métricas que utilicé en este trabajo los valores óptimos serían: 1 para la proporción que ocupa del área total ya que significaría que este hábitat estaría presente en la totalidad del área de estudio; 1 para el porcentaje de adyacencias similares (PLADJ) ya que de ser así todos los píxeles de hábitat colindarían únicamente con píxeles del mismo tipo y no habría borde; y también 1 para el promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM), lo cual reflejaría que todos los fragmentos tienen una forma simple (círculo o cuadrado) y por lo tanto el área que tiene contacto con el borde se minimiza. Es importante que las métricas utilizadas no estén muy correlacionadas entre sí, ya que de esta manera se garantiza que los ejes serán independientes y por lo tanto no se sesgarán los valores hacia alguno de los lados; para evitar este mismo sesgo también es importante que los índices tengan sus valores extremos dentro de un rango similar.

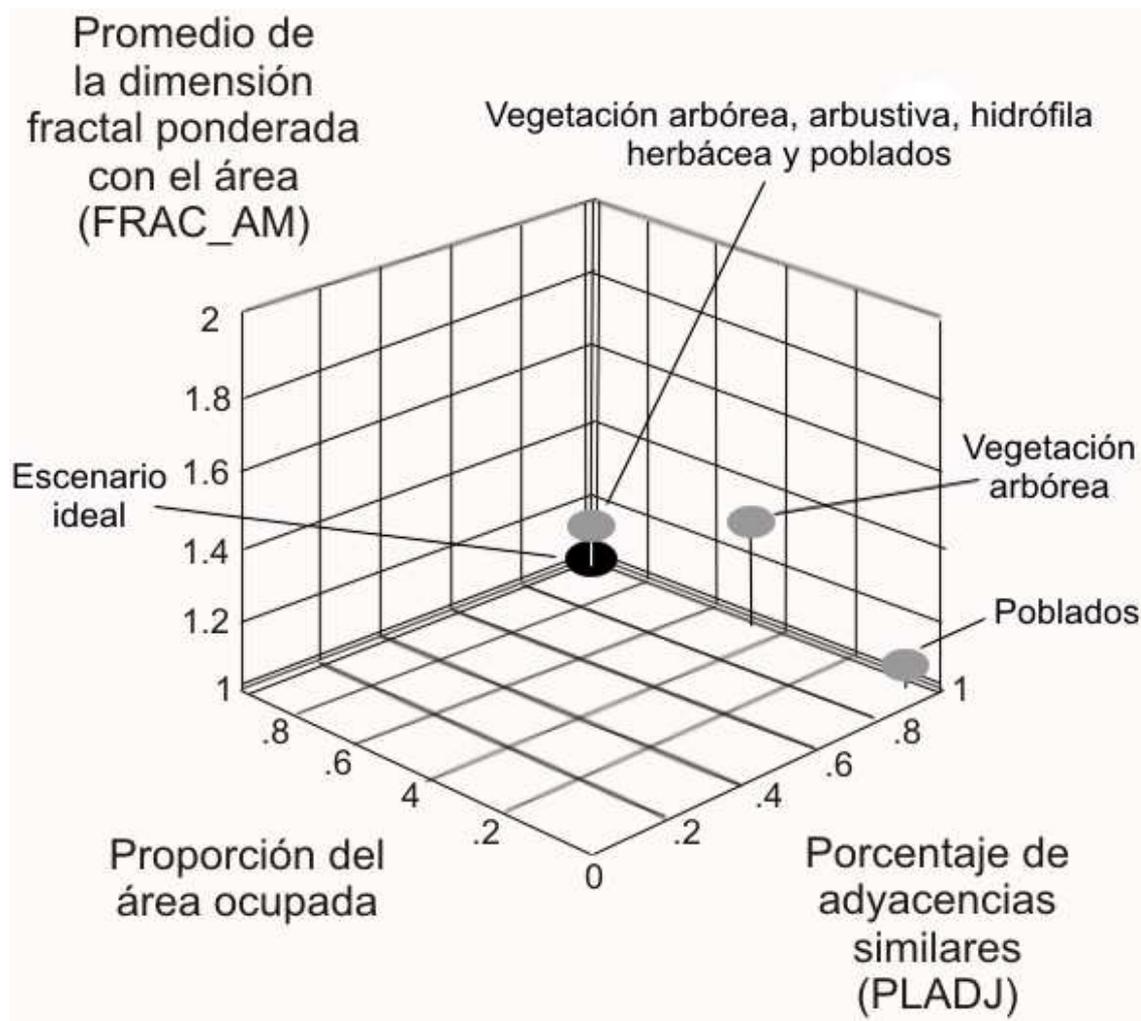


Figura 10. Gráfica en la que se pueden ver los puntos correspondientes a tres diferentes hábitat y al escenario ideal, utilizando como coordenadas sus valores para tres métricas del paisaje. En este caso se puede observar que el hábitat de vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados está mucho más cerca del escenario ideal que el de los poblados solos.

6.3.2.- Identificación de los principales fragmentos de hábitat y sus corredores de vegetación

En esta sección también analicé los hábitat clasificados en categorías con base en las tendencias que presentaron sus extensiones en la zona durante los últimos años (Cuadro 6 y Apéndice V).

Posteriormente seleccioné a la especie más demandante de espacio de todos los ensamblajes de cada una de las categorías de hábitat, con excepción de las especies con los hábitat que han permanecido estables y el que ha aumentado (poblados). Estas categorías fueron excluidas ya que, en el caso de los hábitat

estables, abarcan prácticamente toda el área de estudio, por lo que no se encuentran fragmentados. En el caso de los poblados, las especies exclusivamente asociadas a estos, tienen ámbitos hogareños tan pequeños que son capaces de habitar todos los fragmentos, además de que se encuentran tan divididos que no existe ningún corredor entre ellos. A las especies seleccionadas las consideré especies sombrilla⁸, ya que los ámbitos hogareños del resto de las especies dentro de las categorías consideradas son menores, asumiendo, por lo tanto, que estas últimas tendrán la capacidad de habitar en los fragmentos en los que se encuentren presentes las primeras (Roberge y Angelstam 2004).

Las especies seleccionadas y sus ámbitos hogareños fueron los siguientes:

- **Especies con hábitat disminuyendo marcadamente:** Senso (*Tayassu pecari*) 2,500 ha (tamaño promedio para una piara de 45 individuos en selva alta; Fragoso 1998; Carrillo *et al.* 2002; Keuroghlian *et al.* 2004).
- **Especies con hábitat disminuyendo:** Puma (*Puma concolor*) 7,500 ha (Wainwright 2002).
- **Especies con hábitat aumentando marcadamente:** Coyote (*Canis latrans*) 1,000 ha (no encontré estudios para selva alta, por lo que utilicé el valor más bajo registrado en selva baja; Hidalgo-Mihart *et al.* 2004b).

Posteriormente identifiqué los principales fragmentos y corredores de vegetación para estas especies. Reconocí los principales fragmentos con base en su tamaño, ubicando aquellos que tuvieran una extensión igual o mayor al ámbito hogareño de la especie seleccionada (fragmentos clave). A los corredores los identifiqué basándome en el método propuesto por Muench (2006), con el que es posible conceptualizar a un paisaje con bajo nivel de modificación antropogénica en sus diferentes elementos, de acuerdo con el modelo parche-corredor-matriz y utilizando criterios objetivos. Las modificaciones que hice a este método se

⁸ Especie seleccionada para tomar decisiones relacionadas con la conservación, ya que al proteger a dicha especie, se protege indirectamente a muchas otras con las que comparte su hábitat.

debieron principalmente a que trabajé con coberturas en formato vectorial en lugar de formato raster, por lo que tuve que utilizar un procedimiento de erosión-dilatación mediante el programa Arc View 3.2[®] (Fig. 11).

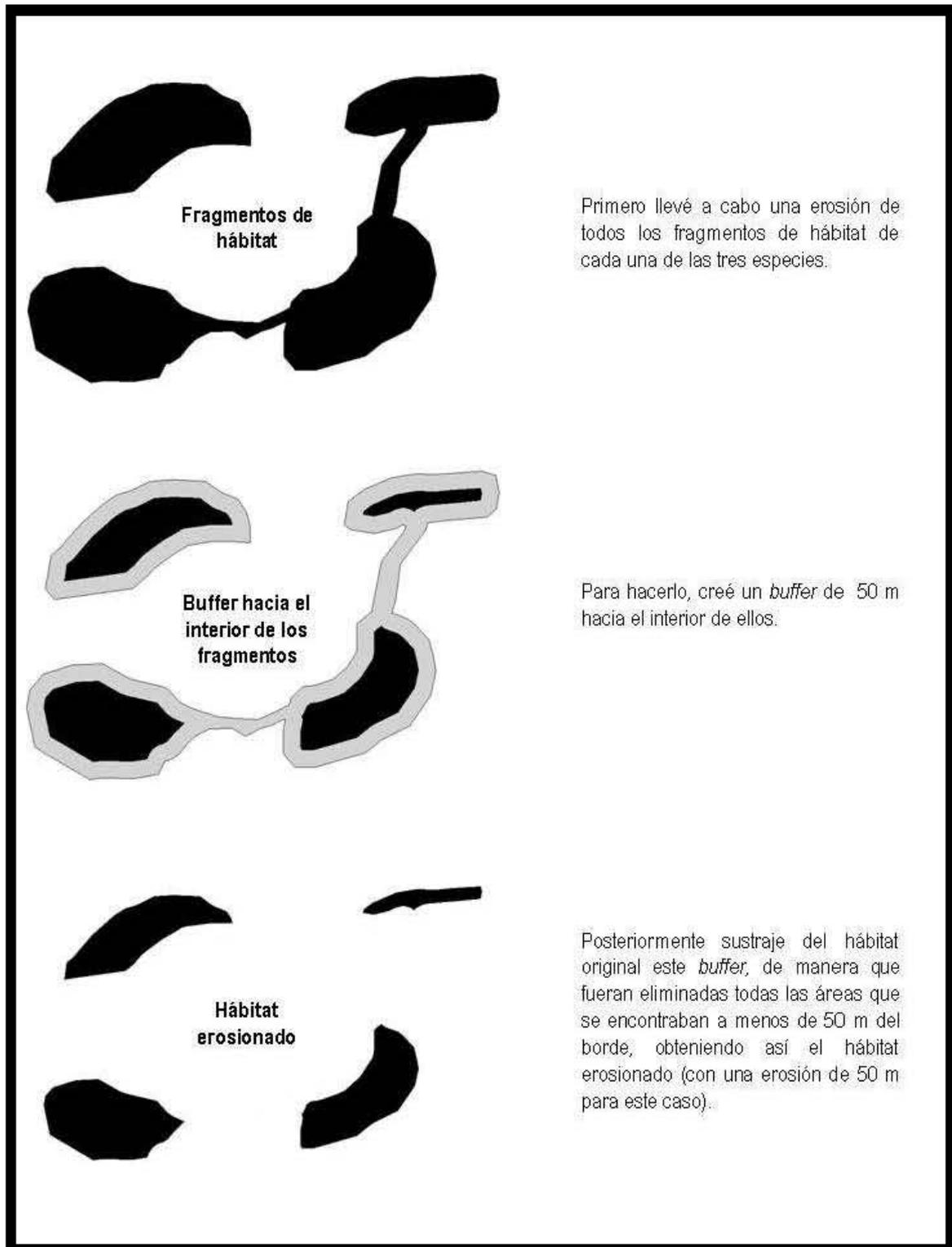


Figura 11 . Método utilizado para identificar los corredores de vegetación (basado en el método utilizado por Muench 2006).

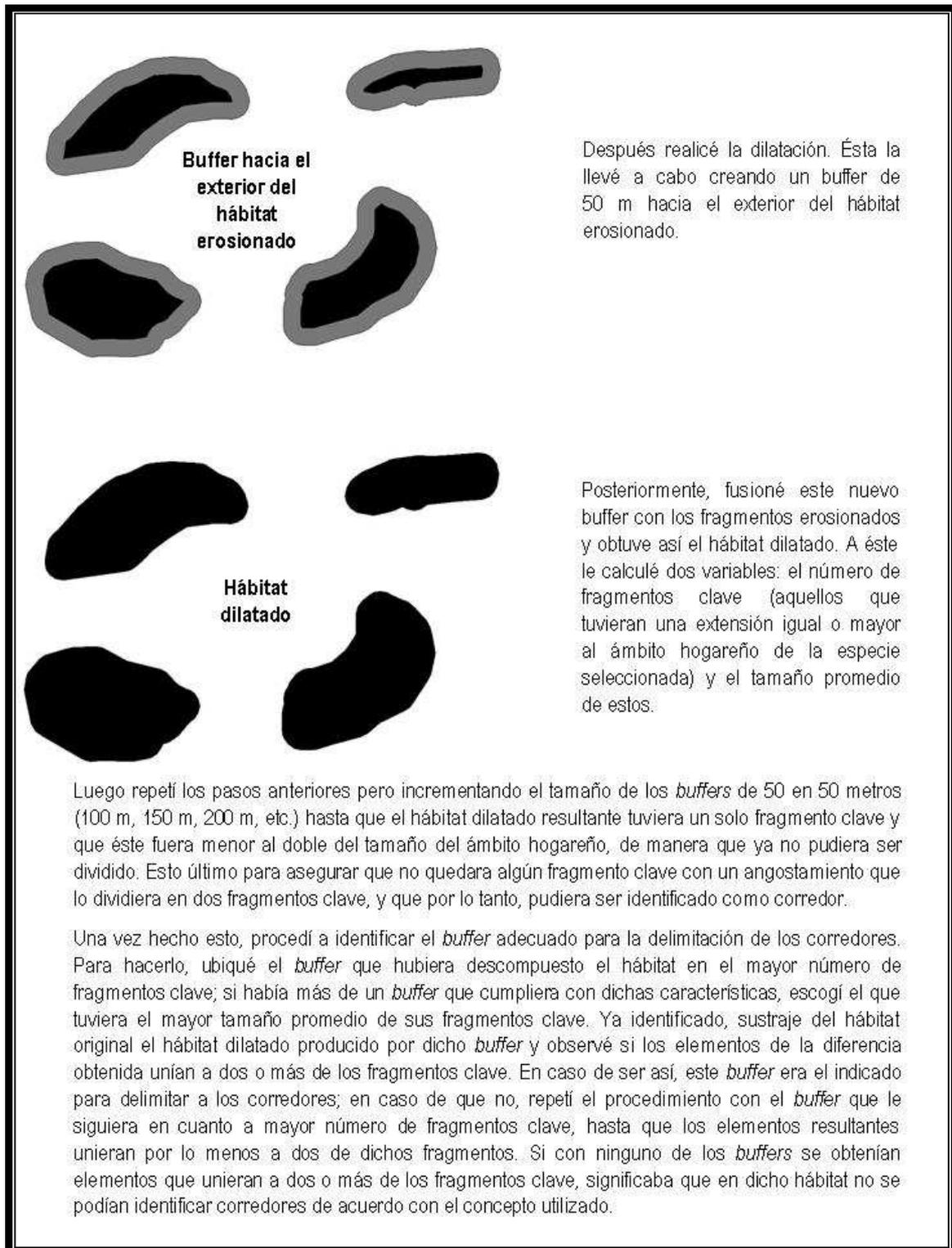


Figura 11 (cont.). Método utilizado para identificar los corredores de vegetación (basado en el método utilizado por Muench 2006).

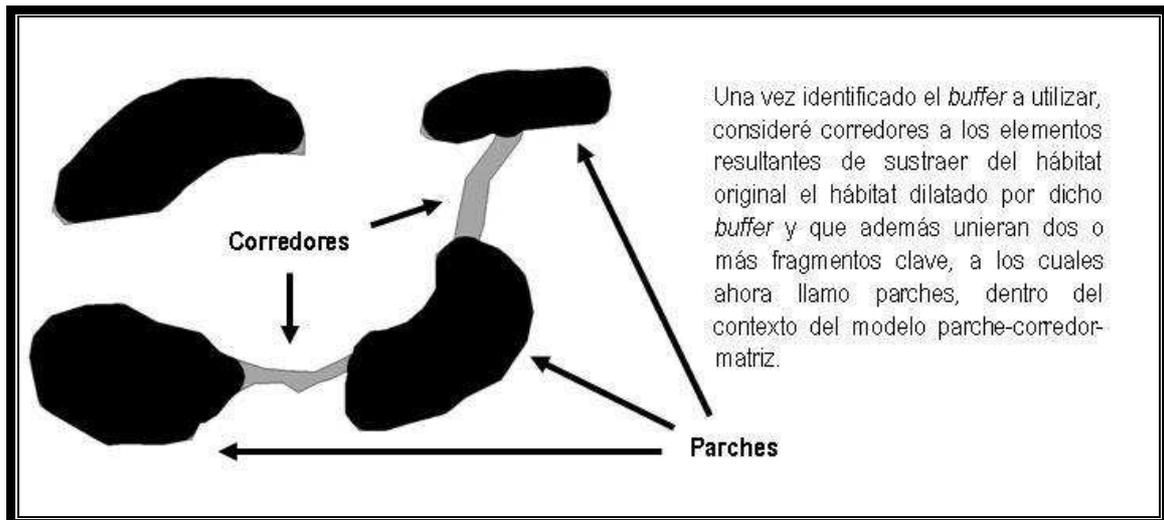


Figura 11 (cont.). Método utilizado para identificar los corredores de vegetación (basado en el método utilizado por Muench 2006).

Debido a que no se pudieron identificar corredores en los hábitat de las especies seleccionadas, repetí el método para identificarlos, pero en esta ocasión con el ámbito hogareño de la segunda especie más demandante de espacio. Esta vez las especies seleccionadas junto con sus ámbitos hogareños fueron los siguientes:

- **Especies con hábitat disminuyendo marcadamente:** Tigrillo (*Leopardus wiedii*) 1,340 ha (tamaño promedio de machos en selva; Konecny 1989; Crawshaw 1995).
- **Especies con hábitat disminuyendo:** Jaguar (*Panthera onca*) 2,250 ha (tamaño promedio de los machos en selva alta; Rabinowitz y Nottingham 1986; Salom-Pérez *et al.* 2007).
- **Especies con hábitat aumentando marcadamente:** Comadreja (*Mustela frenata*) 80 ha (tamaño promedio de los machos en zonas templadas [Reid 2009]).

7.- Resultados

7.1.- Estructura espacial del paisaje

En el año 2002, el paisaje del área de estudio estaba dominado por dos coberturas altamente contrastantes: la vegetación arbórea y la vegetación herbácea, las cuales, en conjunto, abarcaban el 84.3% de la superficie (Cuadro 7; Figura 12). Además de tener extensas áreas, tenían un alto nivel de agregación y conectividad, así como niveles bajos de aislamiento. Los bordes de la vegetación arbórea estaban sujetos a una gran influencia de la vegetación herbácea y viceversa, lo cual se debía a la gran extensión de su frontera compartida. En lo que respecta a la fragmentación, a pesar de haber estado altamente divididas, la mayor parte de sus superficies se encontraban distribuidas en fragmentos grandes y por lo tanto con alta conectividad. No obstante, sus formas eran muy irregulares, lo cual incrementaba el área que estaba sujeta a los efectos de borde (Cuadros 8, 9 y 10).

Cuadro 7. Características de composición del paisaje (no se incluyeron los cuerpos de agua como cobertura ya que no se pudieron ubicar en su totalidad).

a) Área que ocupaba cada una de las coberturas del suelo y porcentaje que representan de la superficie total.

Cobertura del suelo	Área (ha)	Área (%)
Vegetación arbórea	40,418	54.1
Vegetación hidrófila	395	0.5
Vegetación arbustiva	10,107	13.5
Vegetación herbácea	22,553	30.2
Poblados	656	0.8
Caminos	445	0.5
Total	74,574	100

b) Riqueza e índices calculados

Riqueza (PR)	6.00
Índice de diversidad de Shannon (SHEI)	1.06
Índice de ecuanimidad de Shannon (SHDI)	0.59

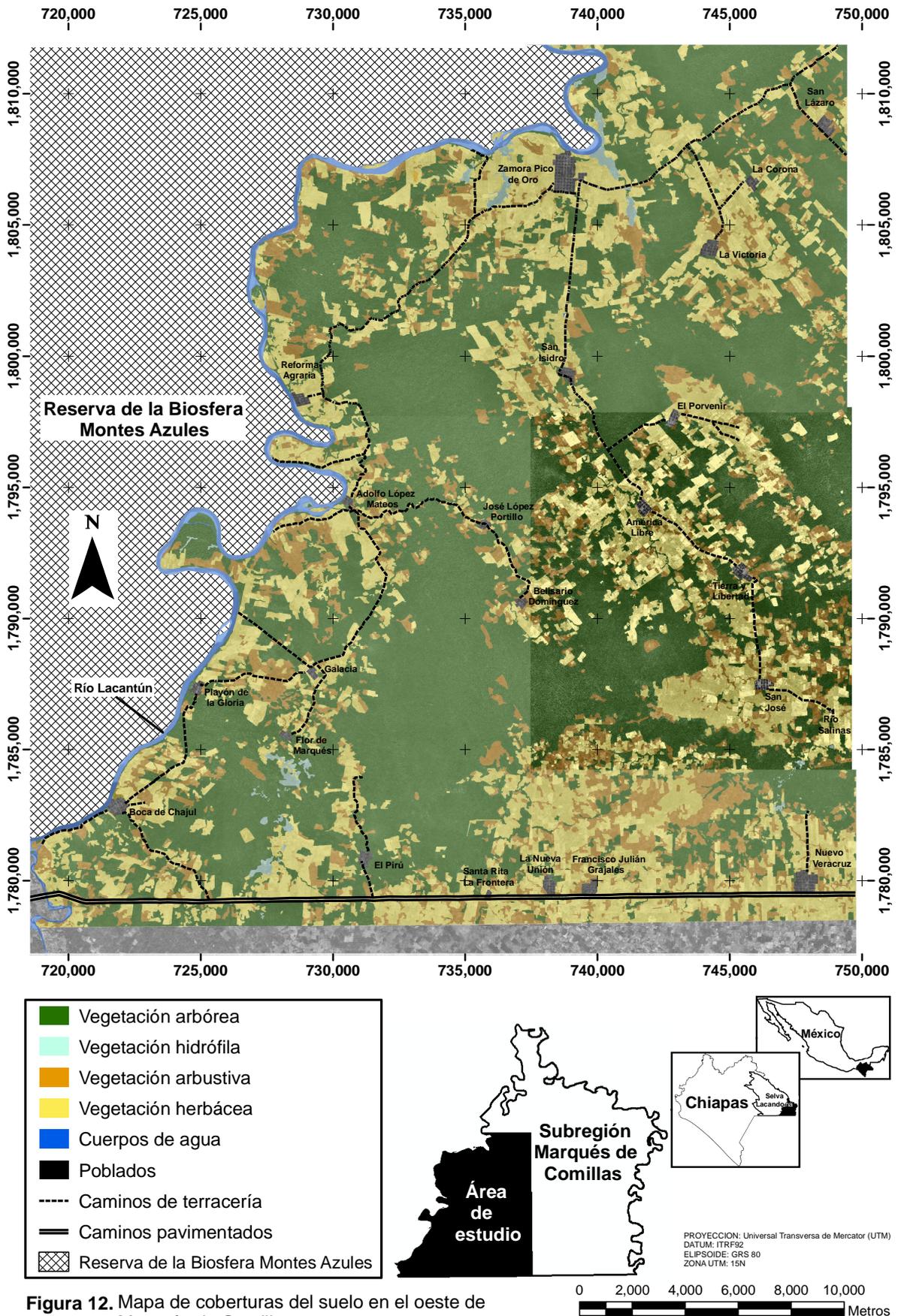


Figura 12. Mapa de coberturas del suelo en el oeste de Marqués de Comillas.

Distribuida en pequeños fragmentos a lo largo del área de estudio se encontraba la vegetación arbustiva (Figura 12). Únicamente ocupaba una décima parte del área total y tenía bajos valores de agregación y conectividad, así como un nivel de aislamiento alto. Era la cobertura más fraccionada y la mayoría de sus fragmentos eran pequeños. No contrastaba de manera relevante con su entorno y sus formas tenían una regularidad intermedia (Cuadros 7, 8, 9 y 10).

Cuadro 8. Características de contagio, contraste, aislamiento y forma de las coberturas del suelo.

Métricas calculadas	Coberturas del suelo					
	Vegetación arbórea	Vegetación hidrófila	Vegetación arbustiva	Vegetación herbácea	Poblad	Caminos
• Contagio						
Porcentaje de adyacencias similares (PLADJ)	98.06	94.52	93.70	96.24	97.35	88.50
• Contraste						
Índice de contraste del borde total (TECI)	44.77	30.04	31.64	49.13	41.35	60.59
• Aislamiento						
Promedio de la distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN_MN) (m)	107	256	109	70	3,076	0
Promedio del índice de proximidad (PROX_MN)	52,850.0	23.0	90.0	959.0	0.1	0.0
• Forma						
Promedio del índice de forma ponderado con el área (SHAPE_AM)	17.75	2.48	2.52	4.03	1.49	49.44
Promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM)	1.2946	1.1393	1.1378	1.1726	1.0626	1.4022
Valores de las métricas de forma para el paisaje completo	SHAPE_AM = 11.30		FRAC_AM = 1.2343			

Por último, se encuentran aquellas coberturas que tenían extensiones muy limitadas (poblados, vegetación hidrófila y caminos), las cuales abarcaban únicamente el 1.8% del paisaje (Cuadro 7; Figura 12). Los poblados y la vegetación hidrófila tenían características de configuración espacial similares, no estaban muy conectados y tenían un alto nivel de aislamiento. Los caminos eran las coberturas que mayores diferencias presentaban con el resto del paisaje, comenzando por el hecho de que estaban conformados por un solo fragmento, el cual estaba poco agregado, tenía una forma muy irregular y contrastaba mucho con su entorno debido a su falta de vegetación (Cuadros 8, 9 y 10).

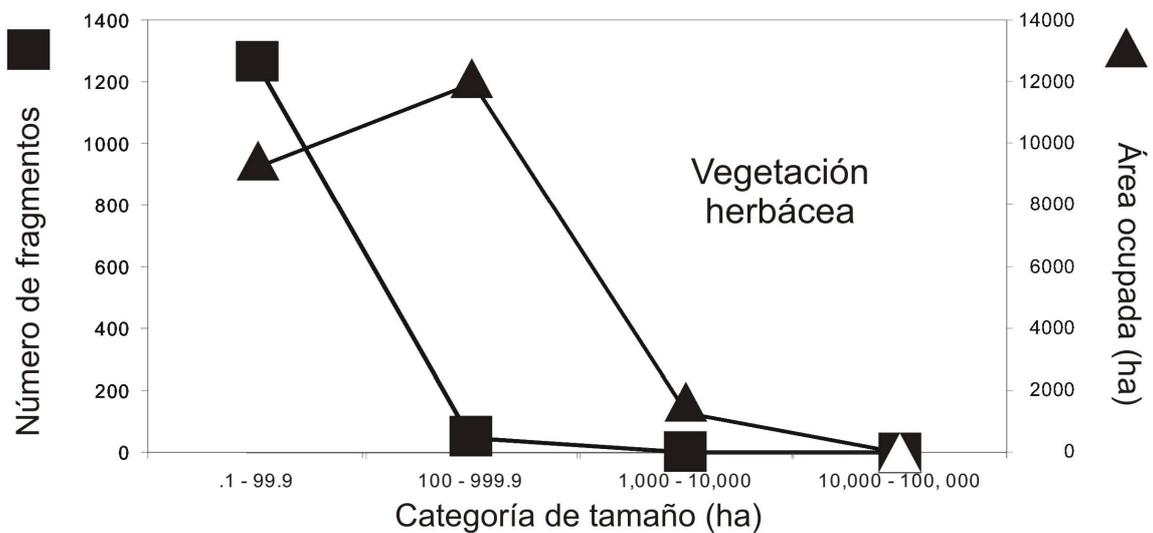
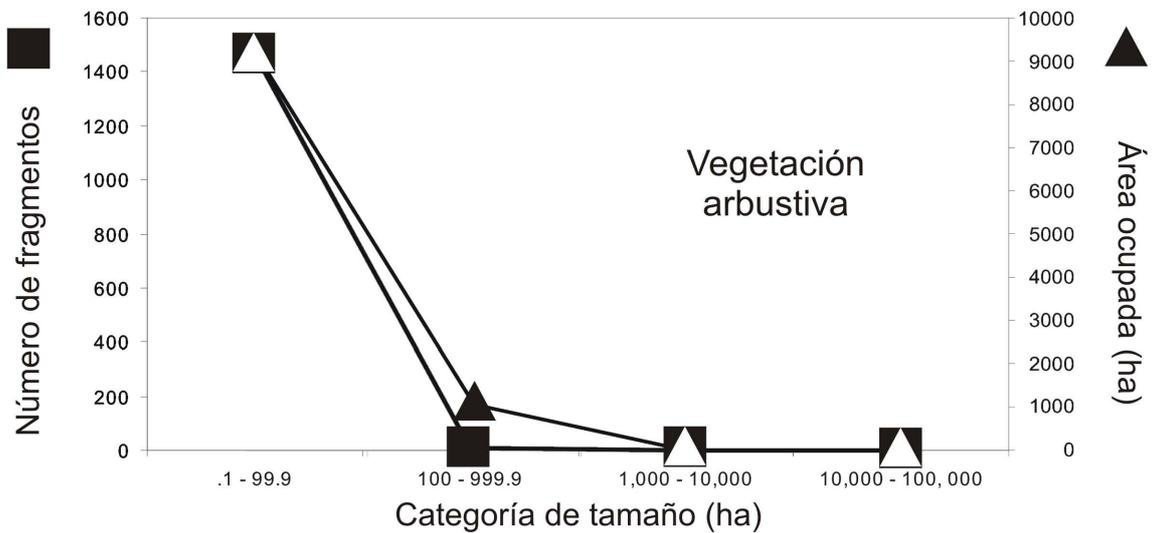
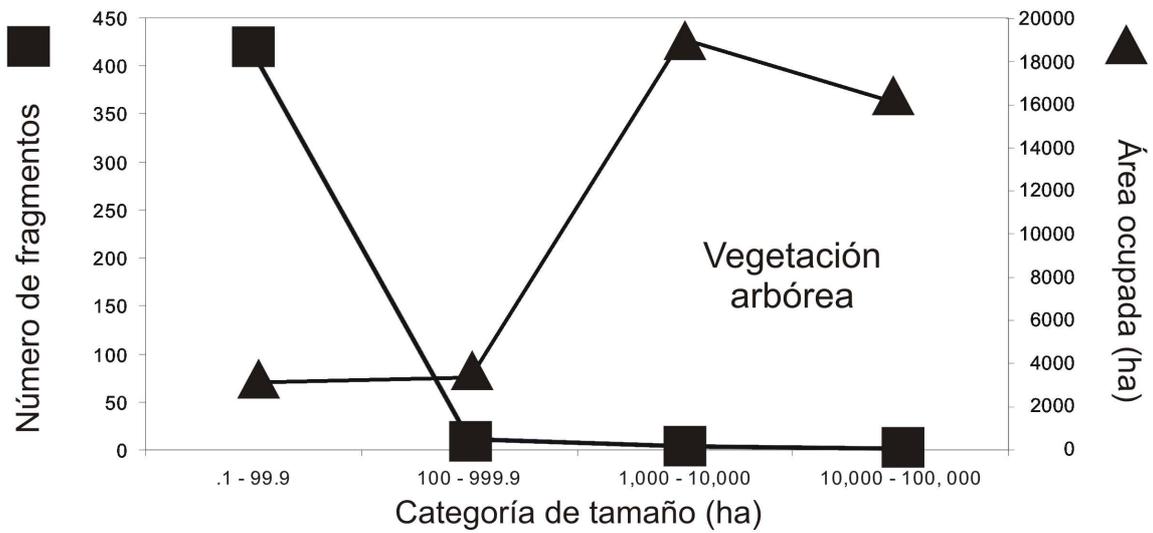
Cuadro 9. Características de fragmentación y conectividad de las coberturas del suelo.

Cobertura del suelo	Número de fragmentos		Tamaño promedio de los fragmentos ponderado \pm d.e.		Índice de cohesión de los fragmentos (COHESION)
	Número de fragmentos	%	(AREA_AM) (ha)		
Vegetación arbórea	430	13.0	15,713 \pm 1,230		99.9278
Vegetación hidrófila	50	1.5	36 \pm 15		97.8389
Vegetación arbustiva	1,474	44.7	38 \pm 15		97.5528
Vegetación herbácea	1,319	40.0	298 \pm 70		99.1084
Poblados	23	0.6	49 \pm 25		98.2793
Caminos	1	0.1	445 \pm 0		98.5008
Valores paisaje completo	3,297	100	8,611 \pm 440		X

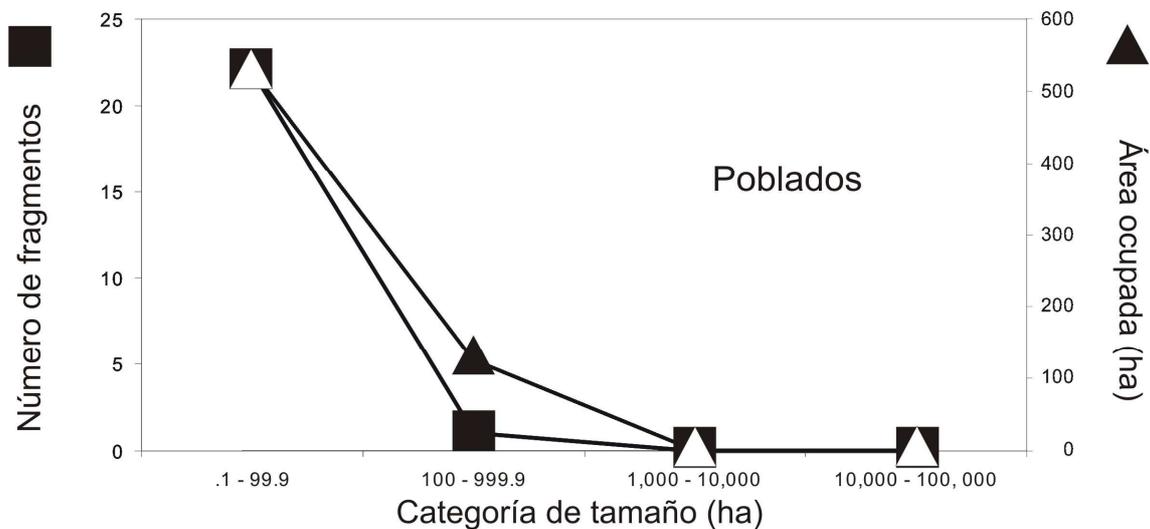
Cuadro 10 Distribución de los fragmentos por categoría de tamaño y área que ocupaban (se muestran gráficas con los datos de cada cobertura, con excepción de la vegetación hidrófila y los caminos, ya que éstas únicamente presentaron fragmentos incluidos en una categoría de tamaño).

Categoría de tamaño (ha)	Cobertura del suelo						
	Vegetación arbórea	Vegetación hidrófila	Vegetación arbustiva	Vegetación herbácea	Poblados	Caminos	
.1 - 99.9	414 (96.2%)	50 (100%)	1,467 (99.5%)	1,273 (96.5%)	22 (95.6%)	X	número de fragmentos
	2,810.5 ha (6.9%)	395.3 ha (100%)	9,045.4 ha (89.4%)	9,274.8 ha (41.1%)	530.7 ha (80.8%)		área que ocupan
100 - 999.9	11 (2.5%)	X	7 (0.4%)	45 (3.4%)	1 (4.3%)	1 (100%)	número de fragmentos
	3,007.2 ha (7.4%)		1,061.6 ha (10.5%)	11,976.5 ha (53.1%)	125.8 ha (19.1%)	368.9 ha (100%)	área que ocupan
1,000 - 10,000	4 (0.9%)	X	X	1 (.1%)	X	X	número de fragmentos
	18,765.3 ha (46.4%)			1,302.1 ha (5.7%)			área que ocupan
10,000 - 100,000	1 (0.2%)	X	X	X	X	X	número de fragmentos
	15,834.7 ha (39.1%)						área que ocupan
Total	430 (100%)	50 (100%)	1,474 (100%)	1,319 (100%)	23 (100%)	1 (100%)	fragmentos totales
	40,418.1 ha (100%)	395.3 ha (100%)	10,112.8 ha (100%)	22,553.4 ha (100%)	656.5 ha (100%)	368.9 ha (100%)	área total

Cuadro 10 (cont.) Gráficas con los datos de categoría de tamaño a los que pertenecían los fragmentos de cada cobertura y el área que ocupaban.



Cuadro 10 (cont.) Gráficas con los datos de categoría de tamaño a los que pertenecían los fragmentos de cada cobertura y el área que ocupaban.



7.2.- Descripción de la estructura espacial de los hábitat de los mamíferos terrestres no voladores

Los mapas de hábitat disponible para cada uno de los ensamblajes en los que agrupé a las especies de mamíferos terrestres no voladores (Figura 13) fueron la base para la descripción de su estructura espacial. Puesto que algunos compartieron características muy similares, presento su descripción basándome en las cinco categorías en las que los clasifiqué (Apéndice V):

- **Hábitat disminuyendo marcadamente**

El hábitat dentro de esta categoría (vegetación arbórea) abarcaba un poco más de la mitad del total del paisaje y tenía un nivel de agregación medio. Se encontraba altamente fragmentado, sin embargo, la mayor parte de su área se distribuía en grandes fragmentos y su nivel de conectividad era medio. Sus fragmentos tenían valores medios de aislamiento, pero éstos no se encontraban muy alejados de fragmentos de gran tamaño. En lo que respecta a la formas de sus fragmentos, era uno de los hábitat más complejos (Cuadros 11 y 12).

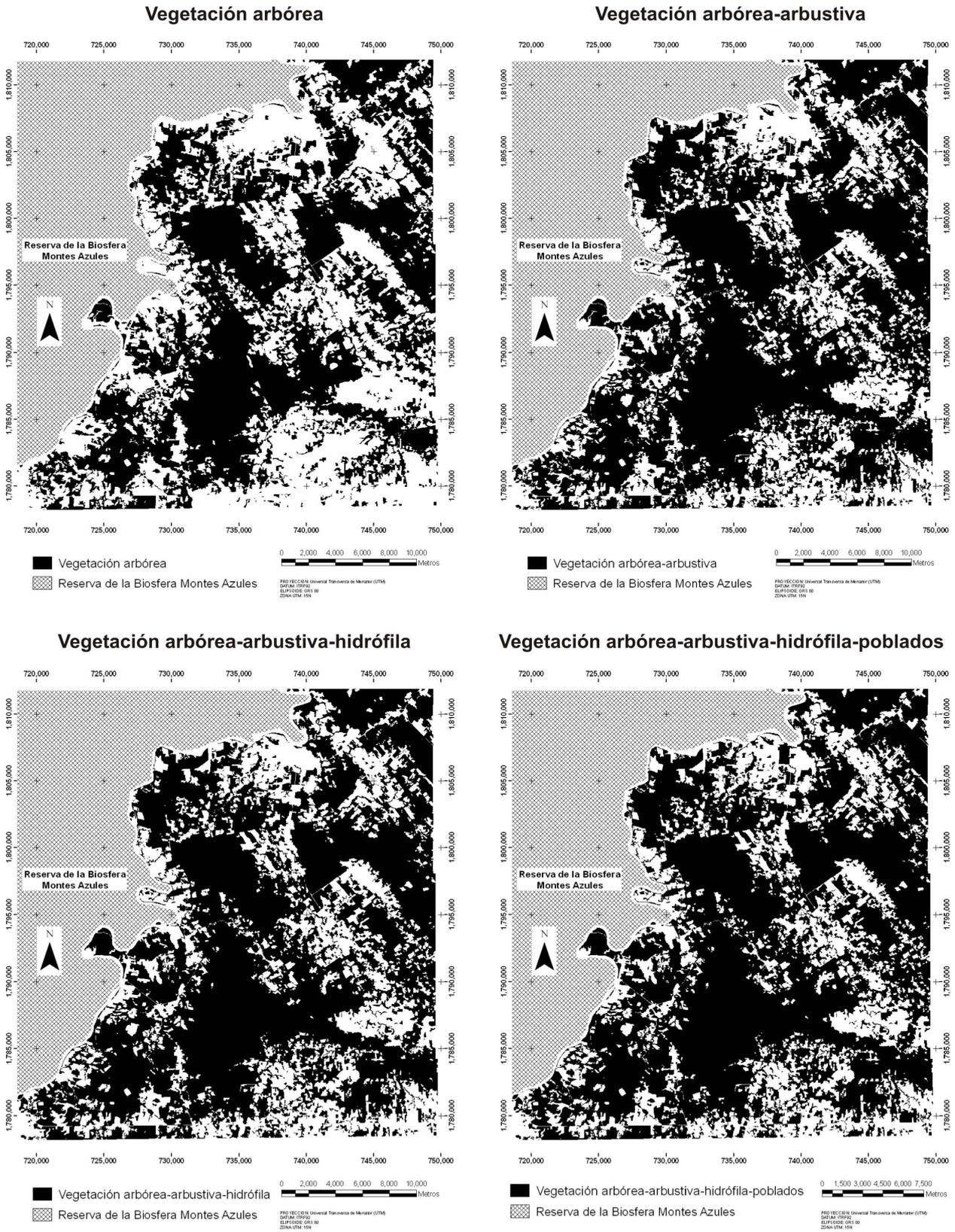
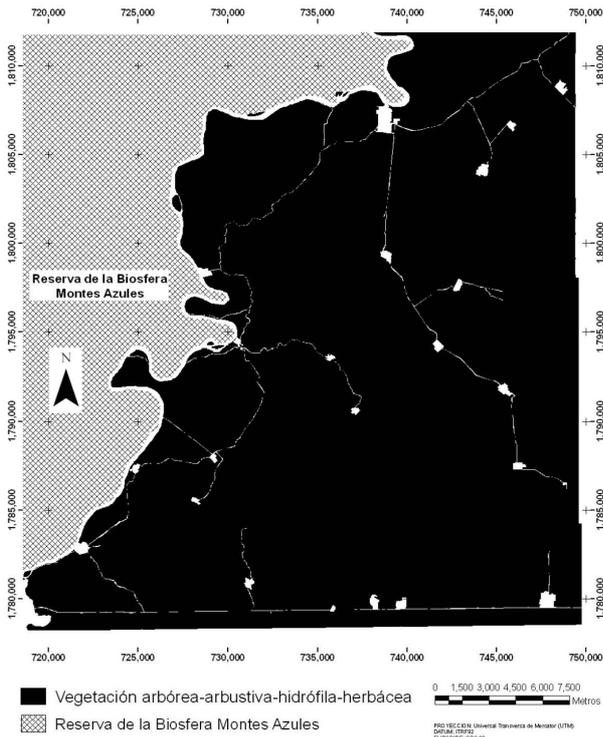
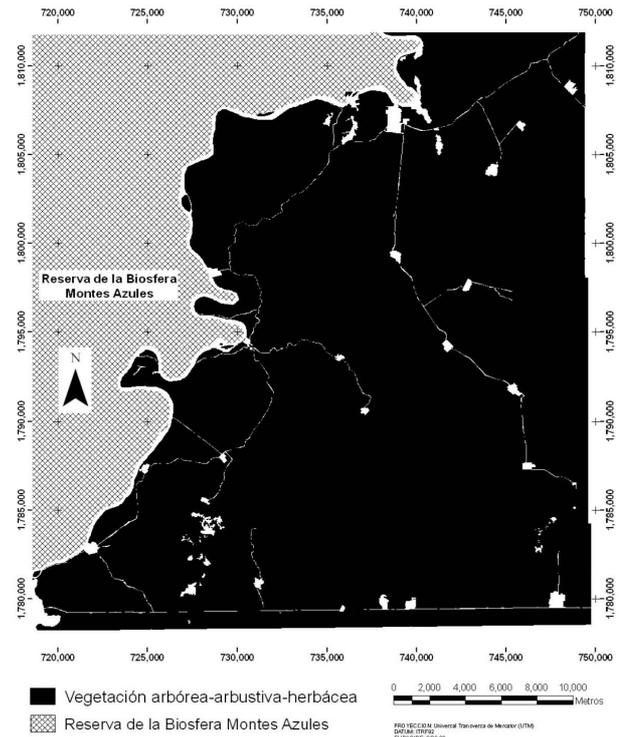


Figura 13. Mapas de hábitat disponible para los mamíferos no voladores en el oeste de Marqués de Comillas, Chiapas (las especies que integran cada uno de los ensamblajes se encuentran enlistadas en el Apéndice V).

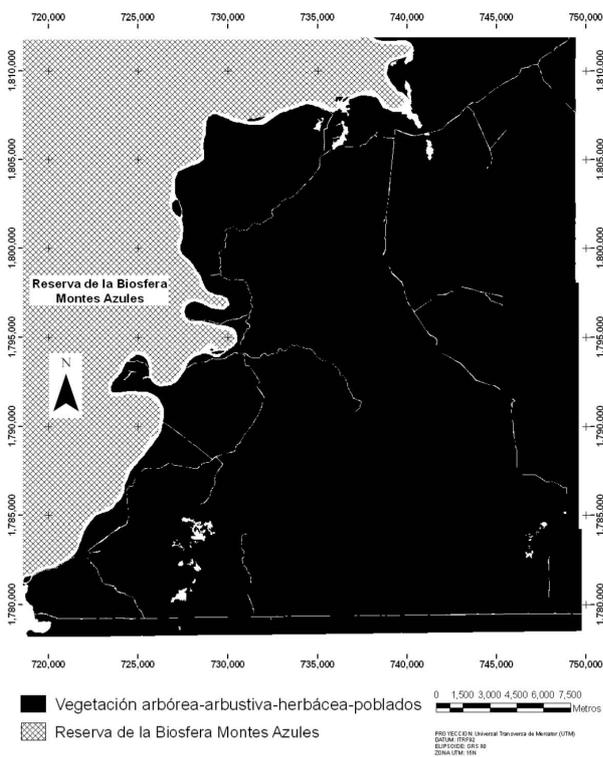
Vegetación arbórea-arbustiva-hidrófila-herbácea



Vegetación arbórea-arbustiva-herbácea



Vegetación arbórea-arbustiva-herbácea-poblados



Vegetación arbórea-arbustiva-hidrófila-herbácea-poblados

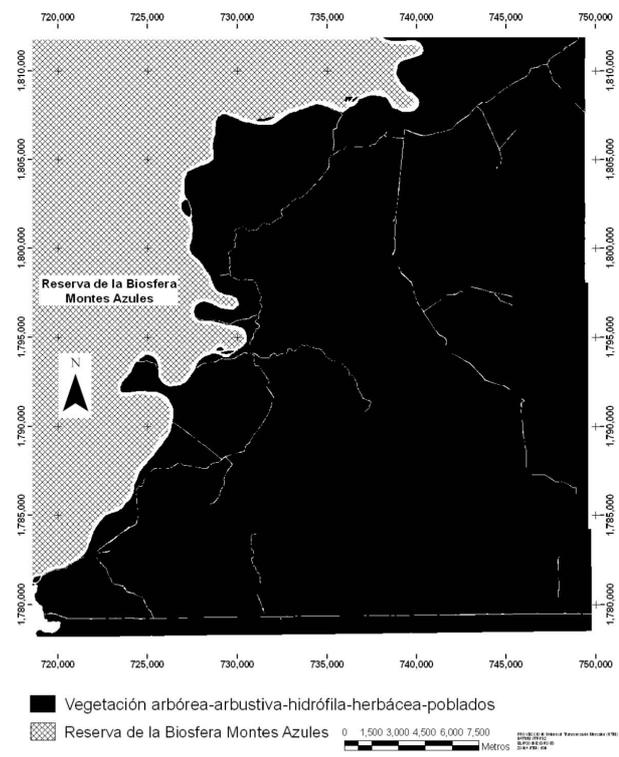
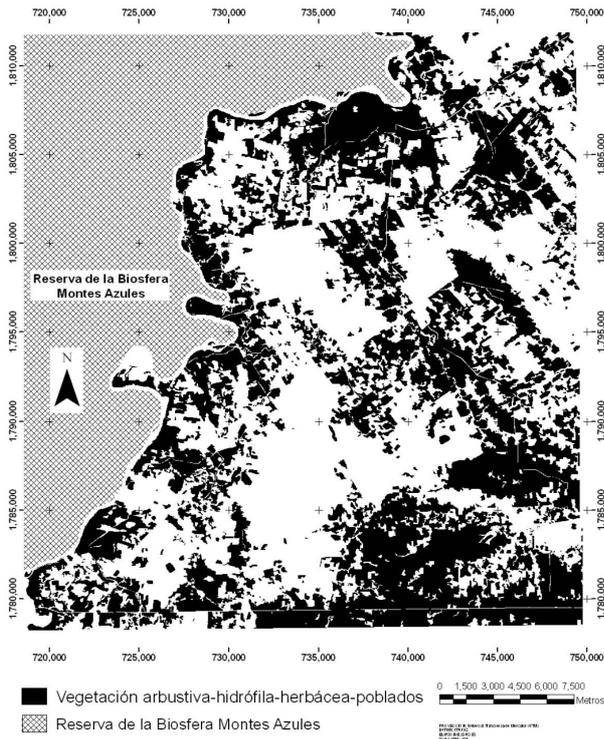
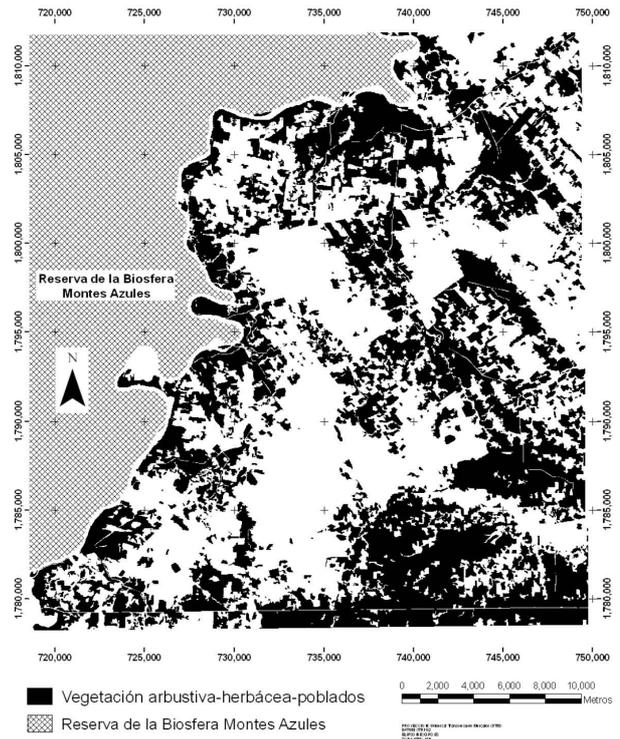


Figura 13 (cont.) Mapas de hábitat disponible para los mamíferos no voladores en el oeste de Marqués de Comillas, Chiapas (las especies que integran cada uno de los ensamblajes se encuentran enlistadas en el Apéndice V).

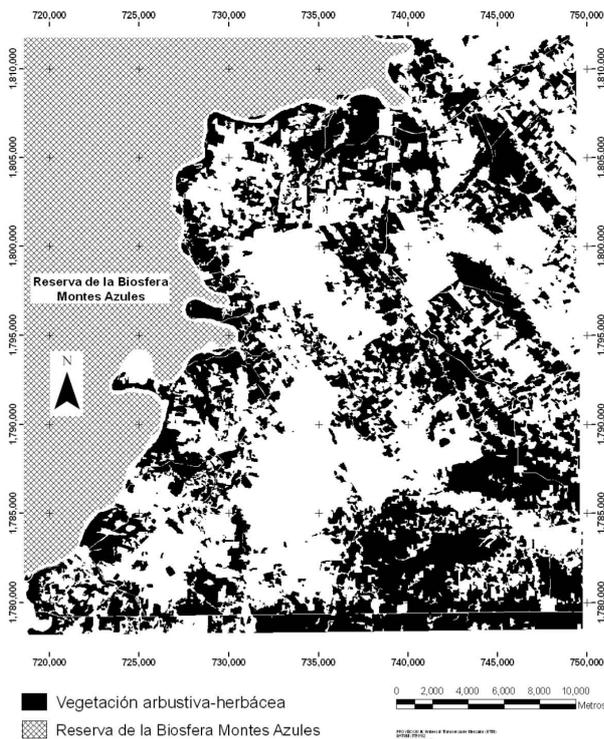
Vegetación arbustiva-hidrófila-herbácea-poblados



Vegetación arbustiva-herbácea-poblados



Vegetación arbustiva-herbácea



Poblados

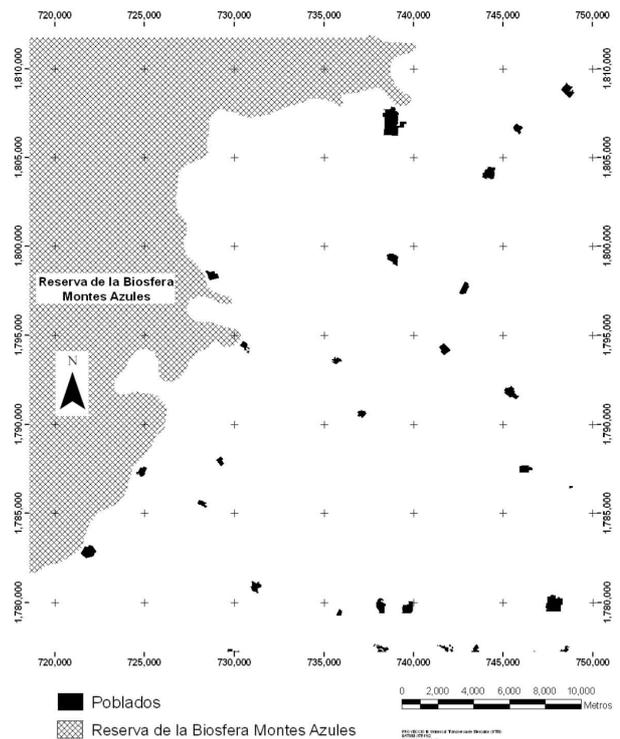


Figura 13 (cont.) Mapas de hábitat disponible para los mamíferos no voladores en el oeste de Marqués de Comillas, Chiapas (las especies que integran cada uno de los ensamblajes se encuentran enlistadas en el Apéndice V).

Cuadro 11. Área y métricas de configuración espacial del hábitat disponible para cada uno de los ensamblajes de especies.

Hábitat	Área (ha)	Área	Contagio	Fragmentación
		Porcentaje del área total del paisaje	Porcentaje de adyacencias similares (PLADJ)	Número de fragmentos
Hábitat disminuyendo marcadamente				
Vegetación arbórea	40,418	54.1	98.06	430
Hábitat disminuyendo				
Vegetación arbórea y arbustiva	50,515	67.7	98.32	417
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila	50,911	68.2	98.34	404
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados	51,567	69.1	98.35	390
Hábitat estable				
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea	73,455	98.4	99.78	26
Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea	73,059	97.9	99.75	29
Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados	73,716	98.8	99.77	18
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	74,111	99.3	99.80	15
Hábitat aumentando				
Poblados	656	0.8	97.35	23
Hábitat aumentando marcadamente				
Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	33,703	45.1	97.51	743
Vegetación arbustiva, herbácea y poblados	33,308	44.6	97.49	739
Vegetación arbustiva y herbácea	32,652	43.7	97.42	777

Cuadro 11 (cont.) Área y métricas de configuración espacial del hábitat disponible para cada uno de los ensamblajes de especies.

Hábitat	Fragmentación		Conectividad
	Tamaño promedio fragmentos ponderado (AREA_AM) (ha)	Porcentaje de su área que se encuentra distribuida en fragmentos $\geq 1,000$ ha	Índice de cohesión de los fragmentos (COHESION)
Hábitat disminuyendo marcadamente			
Vegetación arbórea	15,713	85.5	99.9278
Hábitat disminuyendo			
Vegetación arbórea y arbustiva	21,865	86.9	99.9524
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila	22,155	90.0	99.9537
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados	40,521	91.3	99.9773
Hábitat estable			
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea	61,740	95.9	99.9859
Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea	60,195	96.0	99.9848
Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados	73,462	99.8	99.9986
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	73,860	99.8	99.9987
Hábitat aumentando			
Poblados	50	0	98.2793
Hábitat aumentando marcadamente			
Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	2,433	56.3	99.7097
Vegetación arbustiva, herbácea y poblados	2,180	51.9	99.6824
Vegetación arbustiva y herbácea	1,215	44.5	99.5792

Cuadro 11 (cont.) Área y métricas de configuración espacial del hábitat disponible para cada uno de los ensamblajes de especies.

Hábitat	Aislamiento	
	Promedio de distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN_MN) (m)	Promedio del índice de proximidad ponderado con el área (PROX_MN)
Hábitat disminuyendo marcadamente		
Vegetación arbórea	107	52,850.0
Hábitat disminuyendo		
Vegetación arbórea y arbustiva	71	85,617.0
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila	70	95,537.0
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados	70	163,864.0
Hábitat estable		
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea	54	571,843.0
Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea	49	567,367.0
Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados	63	398,055.0
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	71	421,084.0
Hábitat aumentando		
Poblados	3,076	0.1
Hábitat aumentando marcadamente		
Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	79	7,068.0
Vegetación arbustiva, herbácea y poblados	79	6,590.0
Vegetación arbustiva y herbácea	77	4,734.0

Cuadro 11 (cont.) Área y métricas de configuración espacial del hábitat disponible para cada uno de los ensamblajes de especies.

Hábitat	Forma	
	Promedio del índice de forma ponderado con el área (SHAPE_AM)	Promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM)
Hábitat disminuyendo marcadamente		
Vegetación arbórea	17.75	1.2946
Hábitat disminuyendo		
Vegetación arbórea y arbustiva	19.04	1.2990
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila	19.15	1.2997
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados	25.53	1.3218
Hábitat estable		
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea	4.31	1.1444
Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea	4.74	1.1538
Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados	5.91	1.1740
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	5.21	1.1617
Hábitat aumentando		
Poblados	1.49	1.0626
Hábitat aumentando marcadamente		
Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	7.58	1.2244
Vegetación arbustiva, herbácea y poblados	7.05	1.2166
Vegetación arbustiva y herbácea	5.66	1.1997

Cuadro 12. Promedios del área y de las métricas de configuración espacial de las categorías de hábitat.

Ensamblaje	Área		Contagio
	Área (ha)	Porcentaje del total del paisaje	Porcentaje de adyacencias similares (PLADJ)
Hábitat declinando marcadamente	$\bar{x} = 40,418 \pm 0$	54.19%	$\bar{x} = 98.06 \pm 0\%$
Hábitat declinando	$\bar{x} = 50,998 \pm 531$	68.38%	$\bar{x} = 98.33 \pm 0.01\%$
Hábitat estable	$\bar{x} = 73,585 \pm 442$	98.67%	$\bar{x} = 99.77 \pm 0.02\%$
Hábitat aumentando	$\bar{x} = 656 \pm 0$	0.87%	$\bar{x} = 97.35 \pm 0\%$
Hábitat aumentando marcadamente	$\bar{x} = 33,221 \pm 530$	44.54%	$\bar{x} = 97.47 \pm 0.04\%$

Ensamblaje	Fragmentación		
	Número de fragmentos	Tamaño promedio fragmentos ponderado (AREA_AM) (ha)	Porcentaje de su área que se encuentra distribuida en fragmentos $\geq 1,000$ ha
Hábitat declinando marcadamente	$\bar{x} = 430 \pm 0$	$\bar{x} = 15,713 \pm 0$	$\bar{x} = 85.5 \pm 0\%$
Hábitat declinando	$\bar{x} = 403 \pm 13$	$\bar{x} = 28,180 \pm 10,688$	$\bar{x} = 89.4 \pm 2.26\%$
Hábitat estable	$\bar{x} = 22 \pm 6$	$\bar{x} = 67,314 \pm 7,357$	$\bar{x} = 97.8 \pm 2.22\%$
Hábitat aumentando	$\bar{x} = 23 \pm 0$	$\bar{x} = 50 \pm 0$	$\bar{x} = 0 \pm 0\%$
Hábitat aumentando marcadamente	$\bar{x} = 753 \pm 20$	$\bar{x} = 1,943 \pm 642$	$\bar{x} = 50.9 \pm 5.96\%$

Cuadro12 (cont.) Promedios del área y de las métricas de configuración espacial de las categorías de hábitat.

Ensamblaje	Conectividad		Aislamiento	
	Índice de cohesión de los fragmentos (COHESION)	Promedio de distancia euclidiana al vecino más cercano (ENN_MN) (m)	Promedio del índice de proximidad (PROX_MN)	
Hábitat declinando marcadamente	$\bar{x} = 99.92 \pm 0$	$\bar{x} = 107 \pm 0$	$\bar{x} = 52,850 \pm 0$	
Hábitat declinando	$\bar{x} = 99.96 \pm 0.01$	$\bar{x} = 70 \pm 0.57$	$\bar{x} = 115,006 \pm 42,601$	
Hábitat estable	$\bar{x} = 99.99 \pm 0$	$\bar{x} = 59 \pm 9.74$	$\bar{x} = 489,587 \pm 92,891$	
Hábitat aumentando	$\bar{x} = 98.27 \pm 0$	$\bar{x} = 3,076 \pm 0$	$\bar{x} = 0.1 \pm 0$	
Hábitat aumentando marcadamente	$\bar{x} = 99.65 \pm 0.06$	$\bar{x} = 78 \pm 1.15$	$\bar{x} = 6,130 \pm 1,232$	

Ensamblaje	Forma	
	Promedio del índice de forma ponderado con el área (SHAPE_AM)	Promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM)
Hábitat declinando marcadamente	$\bar{x} = 17.75 \pm 0$	$\bar{x} = 1.29 \pm 0$
Hábitat declinando	$\bar{x} = 21.24 \pm 3.71$	$\bar{x} = 1.30 \pm 0.01$
Hábitat estable	$\bar{x} = 5.04 \pm 0.68$	$\bar{x} = 1.15 \pm 0.01$
Hábitat aumentando	$\bar{x} = 1.49 \pm 0$	$\bar{x} = 1.06 \pm 0$
Hábitat aumentando marcadamente	$\bar{x} = 6.76 \pm 0.99$	$\bar{x} = 1.21 \pm 0.01$

- **Hábitat disminuyendo**

La superficie promedio de estos hábitat abarcaba un alto porcentaje del paisaje y tenía un alto nivel de agregación. A pesar de estar divididos en un gran número de fragmentos, la mayor parte de sus superficies se encontraban distribuidas en fragmentos de gran tamaño, teniendo además, un alto nivel de conectividad. Los valores de aislamiento de sus fragmentos eran bajos, a lo cual se añadía el hecho de que estos se encontraban muy cercanos a otros de gran tamaño. Las formas de sus fragmentos eran las más complejas de todos los hábitat (Cuadros 11 y 12).

- **Hábitat estable**

Estos hábitat alcanzaban, en términos ecológicos, los valores más cercanos a lo óptimo en casi todas las métricas. En lo que respecta a la superficie, eran los que mayor área tenían, contando además con los mayores niveles de agregación de todos. Eran los hábitat menos fragmentados y prácticamente toda su área se encontraba comprendida dentro de fragmentos grandes, lo cual también les daba el mayor grado de conectividad. Sus fragmentos eran los que se encontraban menos aislados entre sí y todos ellos estaban muy cercanos a otros más grandes. A pesar de no haber tenido las formas más compactas, sus fragmentos eran los segundos menos complejos de todos los hábitat (Cuadros 11 y 12).

- **Hábitat aumentando**

Contrastando con la categoría de hábitat descrita previamente, este hábitat (poblados) presentaba los valores menos favorables de todos en prácticamente todas las métricas. Su área era la más restringida de todas, lo cual también se veía reflejado en su nivel de agregación, el cual era el más bajo. No se encontraba muy fragmentado, sin embargo, todos sus fragmentos eran muy pequeños y tenían el nivel de conectividad más bajo de todos. Su grado de aislamiento también era el más alto y al no tener fragmentos grandes, su cercanía a ellos era nula. La única métrica en la que alcanzaba un valor cercano

a lo óptimo es en la forma, ya que sus fragmentos eran los más compactos de todos (Cuadros 11 y 12).

- **Hábitat aumentando marcadamente**

Ocupaban un poco menos de la mitad del paisaje y su nivel de agregación era bajo. Eran los hábitat más fragmentados de todos y únicamente la mitad de su superficie pertenecía a fragmentos de gran tamaño, presentando un nivel de conectividad bajo. El grado de aislamiento de sus fragmentos era medio y éstos no se encontraban muy cercanos a otros de gran tamaño. En lo que respecta a la forma, sus valores nos indican que sus fragmentos tenían formas poco complejas con relación a otras (Cuadros 11 y 12).

7.2.1.- Comparación de hábitat de los diferentes ensamblajes de especies con respecto a un escenario ideal

En el Cuadro 13 presento los resultados del cálculo de las distancias de los diferentes hábitat con respecto al escenario ideal hipotético.

La categoría que tenía los valores más cercanos a lo óptimo, para las métricas del paisaje consideradas, fue la de hábitat estable ($\bar{x} = 0.15 \pm 0.01$). Con valores intermedios se encontraban las categorías hábitat disminuyendo ($\bar{x} = 0.44 \pm 0$), hábitat disminuyendo marcadamente ($\bar{x} = 0.54 \pm 0$) y hábitat aumentando marcadamente ($\bar{x} = 0.59 \pm 0$). Por último y como la categoría que más alejada se encontraba de las condiciones de área y configuración espacial óptimas, estuvo el hábitat aumentando ($\bar{x} = 0.99 \pm 0$).

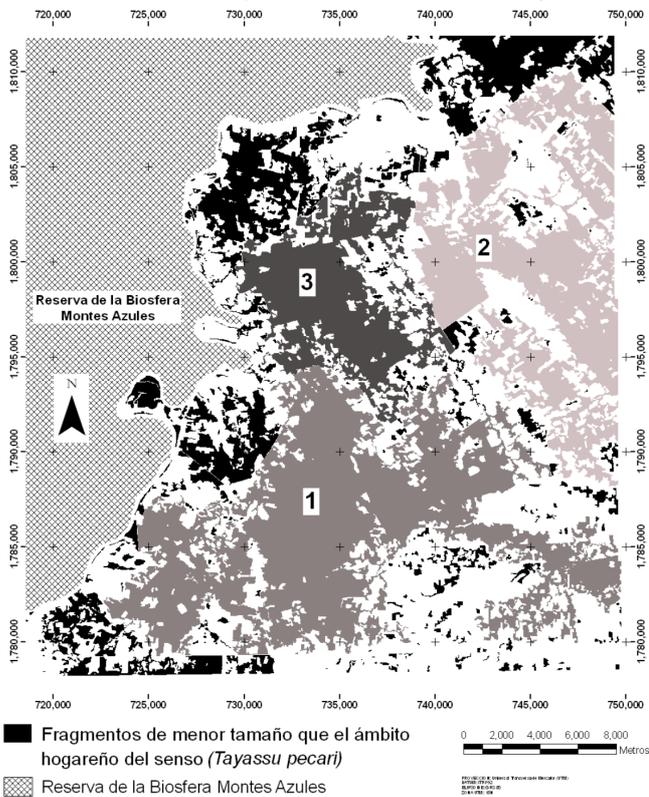
Cuadro 13. Distancia geométrica entre los hábitat de cada ensamblaje y el escenario ideal utilizando tres métricas como ejes (proporción que ocupa del área total, porcentaje de adyacencias similares (PLADJ) y promedio de la dimensión fractal ponderada con el área (FRAC_AM).

Hábitat	Distancia al escenario ideal (Z)
Hábitat disminuyendo marcadamente	
Vegetación arbórea	0.5456
Hábitat disminuyendo	
Vegetación arbórea y arbustiva	0.4404
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila	0.4372
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados	0.4464
Hábitat estable	
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea	0.1453
Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea	0.1552
Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados	0.1744
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	0.1618
Hábitat aumentando	
Poblados	0.9943
Hábitat aumentando marcadamente	
Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados	0.5936
Vegetación arbustiva, herbácea y poblados	0.5953
Vegetación arbustiva y herbácea	0.5979

7.2.2.- Identificación de los principales fragmentos de hábitat y sus corredores de vegetación

En la Figura 14 presento los mapas resultantes de la identificación de los principales fragmentos de hábitat de las especies consideradas en primera instancia. Como se puede ver, en ninguno de los casos se encontraron corredores de vegetación dentro de ellos.

Fragmentos de hábitat del senso (*Tayassu pecari*) con tamaño mayor al de su ámbito hogareño



Especie sombrilla de la categoría hábitat disminuyendo marcadamente

Senso (*Tayassu pecari*)

Ámbito hogareño considerado:

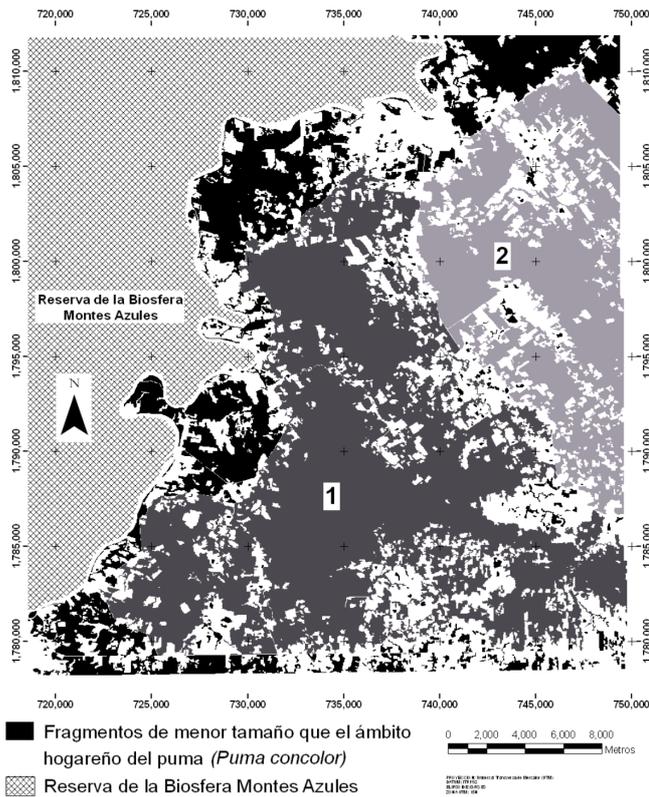
2,500 ha

Área de los fragmentos mayores al ámbito hogareño:

Fragmento	Área (ha)
1	15,834
2	9,285
3	5,685
Total	30,804

Figura 14. Principales fragmentos de hábitat de las tres especies “sombrija” para cada una de las categorías consideradas.

Fragmentos de hábitat del puma (*Puma concolor*) con tamaño mayor al de su ámbito hogareño



Especie sombrilla de la categoría hábitat disminuyendo

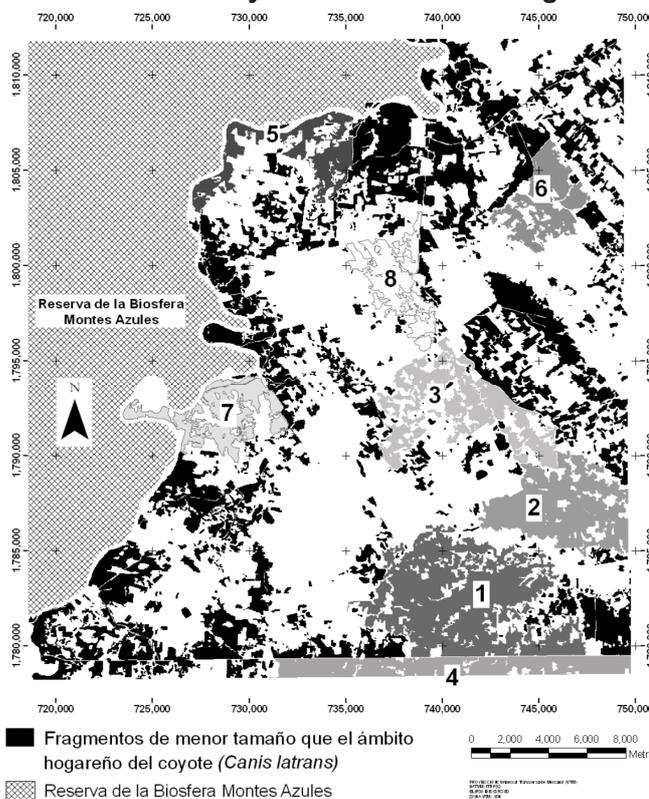
Puma (*Puma concolor*)

Ámbito hogareño considerado:
7,500 ha

Área de los fragmentos mayores al ámbito hogareño:

Fragmento	Área (ha)
1	27,053
2	11,828
Total	38,881 ha

Fragmentos de hábitat del coyote (*Canis latrans*) con tamaño mayor al de su ámbito hogareño



Especie sombrilla de la categoría hábitat aumentando marcadamente

Coyote (*Canis latrans*)

Ámbito hogareño considerado:
1,000 ha

Área de los fragmentos mayores al ámbito hogareño:

Fragmento	Área (ha)
1	4,183
2	2,110
3	1,967
4	1,665
5	1,185
6	1,171
7	1,168
8	1,080
Total	14,529 ha

Figura 14 (cont.) Principales fragmentos de hábitat de las tres especies “sombrija” para cada una de las categorías consideradas.

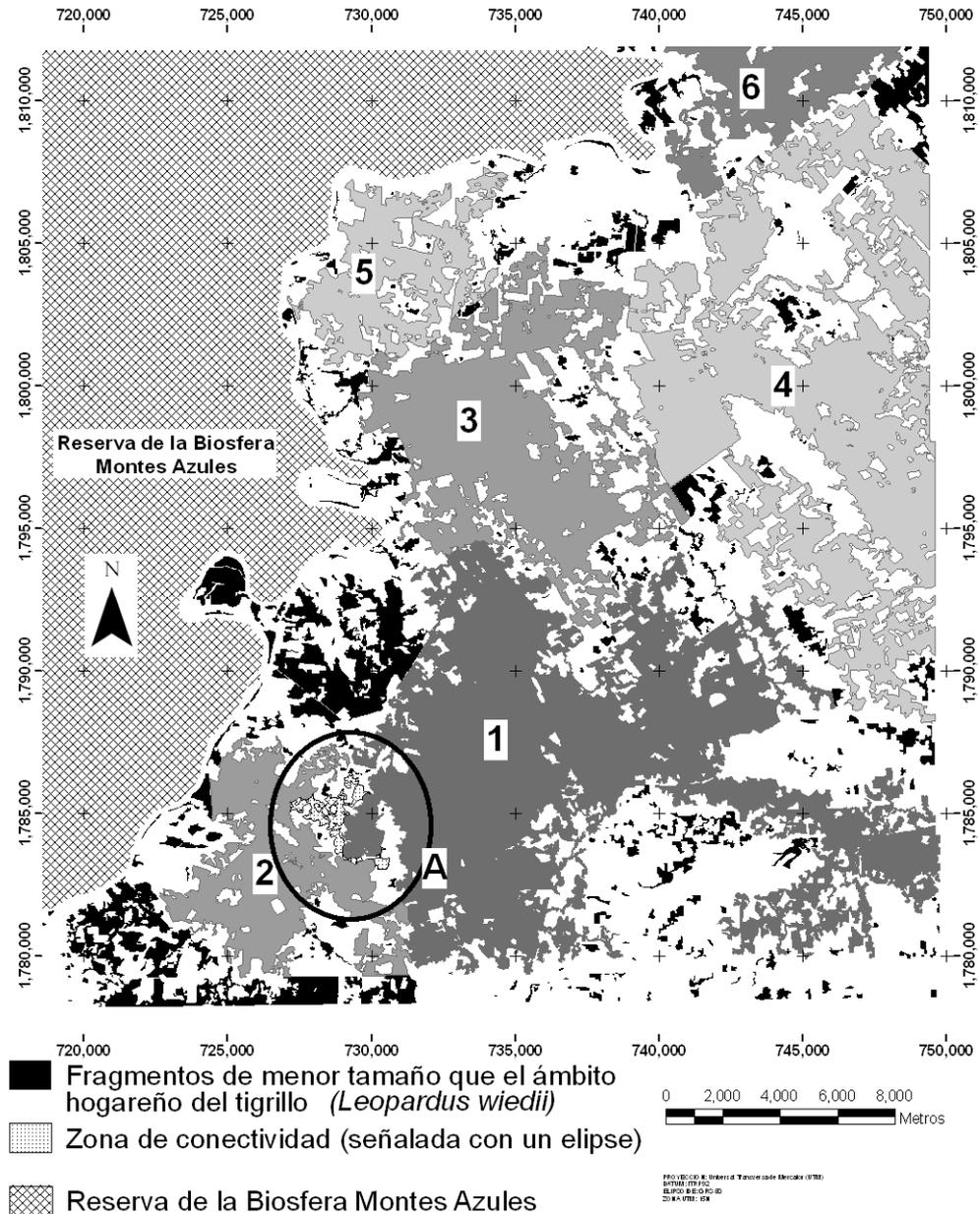
Las características de los principales fragmentos para cada una de las especies consideradas, estuvieron correlacionadas con las características espaciales de las categorías de hábitat a las que pertenecen. La especie que tuvo el menor número de fragmentos mayores a su ámbito hogareño (dos) fue el puma (*Puma concolor*), sin embargo, estos tuvieron un gran tamaño ($\bar{x} = 19,440$ ha). Esta especie pertenece a la categoría de hábitat disminuyendo (la segunda categoría de hábitat que tuvo los valores más altos en lo que respecta a sus características espaciales). Posteriormente se encuentra el senso (*Tayassu pecari*), con un número más grande de fragmentos mayores a su ámbito hogareño (tres), pero de menor tamaño que los del puma ($\bar{x} = 10,268$ ha); esta especie pertenece a la categoría de hábitat disminuyendo marcadamente (la tercer mejor ubicada por sus características espaciales). Por último, se encuentra el coyote (*Canis latrans*), el cual tuvo el mayor número de fragmentos más grandes que su ámbito hogareño (ocho), pero estos son más pequeños que los de las dos especies anteriores ($\bar{x} = 1,816$ ha); pertenece a la categoría de hábitat aumentando marcadamente (la cual ocupó el cuarto lugar entre las categorías de hábitat con mejores condiciones espaciales).

Al repetir el método con las segundas especies más demandantes de espacio dentro de cada una de las categorías de hábitat consideradas, sí se pudieron identificar corredores.

En la Figura 15 se presentan los principales fragmentos de hábitat del tigrillo (*Leopardus wiedii*) (segunda especie más demandante de espacio dentro de la categoría hábitat disminuyendo marcadamente) y sus corredores. Fueron cinco los fragmentos mayores a su ámbito hogareño ($\bar{x} = 6,918$ ha), uno de los cuales fue conceptualizado en dos parches los cuales se encuentran conectados por un grupo de corredores o zona de conectividad. Esta fue identificada con el *buffer* de 200 m, el cual fue el que en mayor número de fragmentos clave descompuso al hábitat y con el que estos tuvieron el mayor tamaño promedio. Las características de dicha zona de conectividad se presentan en el Cuadro 14. Esta se encuentra en su mayor parte dentro del ejido Flor de Marqués, sin embargo, también abarca la parte noroeste del ejido El Pirú.

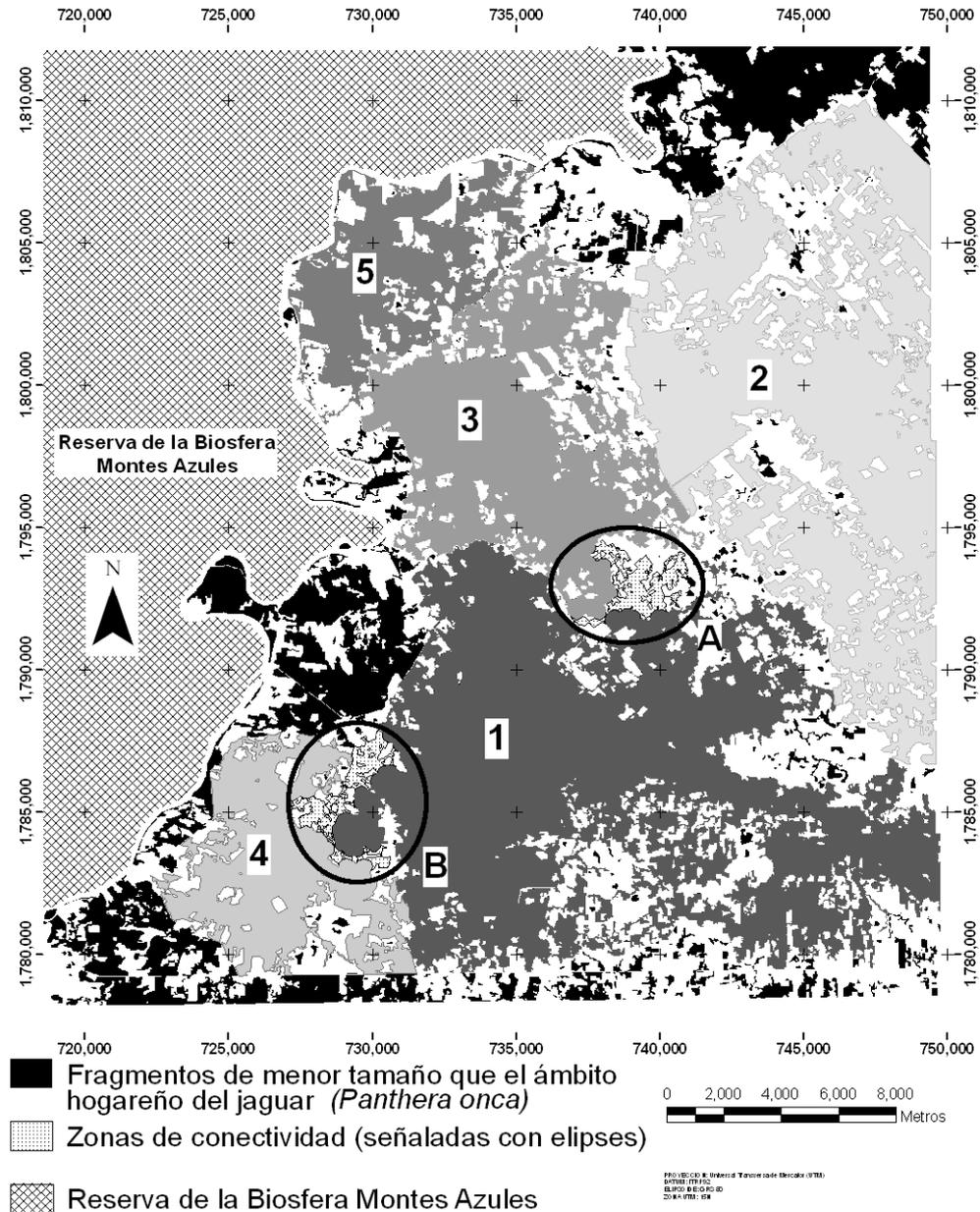
De igual manera, en la Figura 16 se presentan los principales fragmentos de hábitat del jaguar (*Panthera onca*) (segunda especie más demandante de espacio dentro de la categoría hábitat disminuyendo) y sus zonas de conectividad. Como su ámbito hogareño es menor al del puma, se pudieron identificar un mayor número de fragmentos clave (3) ($\bar{x} = 13,848$ ha) y se identificaron corredores en uno de ellos. El *buffer* que tuvo los valores más altos, tanto para el número de fragmentos de igual o mayor tamaño que el ámbito hogareño, como para el promedio del tamaño de todos los fragmentos, fue el de 250 m. Los corredores encontrados se dividen en dos grupos: los que conectan el parche “1” con el “3”, y los que conectan el “1” con el “4”. Con base en esto, localicé dos zonas de conectividad: la zona “A” (corredores que unen el parche “1” con el “3”) y la zona “B” (corredores que unen el parche “1” con el “4”) (Cuadro 15). La zona “A” es la de mayor tamaño (362 ha), se encuentra dentro de los límites territoriales del ejido América Libre y está conformada principalmente por vegetación arbórea. La zona “B” es ligeramente de menor tamaño (341 ha), se encuentra en su mayor parte dentro del ejido Flor de Marqués, pero también abarca la parte noroeste de El Pirú y una pequeña parte del sur de Galacia.

En el caso de la comadreja (*Mustela frenata*), la segunda especie más demandante de espacio de la categoría hábitat aumentando marcadamente, no fue posible proponer corredores debido al reducido tamaño de su ámbito hogareño. Esto hacía que al aplicar el método para identificar corredores, prácticamente cualquier angostamiento en sus fragmentos fuera identificado como tal, volviendo a los resultados imprácticos, por lo que decidí no incluirlos.



Tigrillo (<i>Leopardus wiedii</i>)			
Ámbito hogareño considerado:		Área de los parches y fragmentos mayores al ámbito hogareño:	
1,340 ha		Parche	Área (ha)
		1	12,965
		2	2,864
Área de la zona de conectividad:		Fragmento	Área (ha)
Zona	Área (ha)	3	5,685
A	190	4	9,285
		5	2,116
		6	1,678
Total	190 ha	Total	34, 593 ha

Figura 15. Principales fragmentos de hábitat para el tigrillo (*Leopardus wiedii*) y su zona de conectividad.



Jaguar (<i>Panthera onca</i>)																	
Ámbito hogareño considerado:	Área de los parches y fragmentos mayores al ámbito hogareño:																
2,250 ha	<table border="1"> <thead> <tr> <th>Parche</th> <th>Área (ha)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>16,310</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>6,751</td> </tr> <tr> <td>4</td> <td>3,482</td> </tr> </tbody> </table>	Parche	Área (ha)	1	16,310	3	6,751	4	3,482								
Parche	Área (ha)																
1	16,310																
3	6,751																
4	3,482																
Área de las zonas de conectividad:																	
<table border="1"> <thead> <tr> <th>Zona</th> <th>Área (ha)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>A</td> <td>362</td> </tr> <tr> <td>B</td> <td>341</td> </tr> <tr> <td>Total</td> <td>703 ha</td> </tr> </tbody> </table>	Zona	Área (ha)	A	362	B	341	Total	703 ha	<table border="1"> <thead> <tr> <th>Fragmento</th> <th>Área (ha)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>2</td> <td>11,871</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>3,132</td> </tr> <tr> <td>Total</td> <td>41, 546 ha</td> </tr> </tbody> </table>	Fragmento	Área (ha)	2	11,871	5	3,132	Total	41, 546 ha
Zona	Área (ha)																
A	362																
B	341																
Total	703 ha																
Fragmento	Área (ha)																
2	11,871																
5	3,132																
Total	41, 546 ha																

Figura 16. Principales fragmentos de hábitat para el jaguar (*Panthera onca*) y sus zonas de conectividad

Cuadro 14. Características de la zona de conectividad de hábitat del tigrillo (*Leopardus wiedii*).

Zona A
Área (ha)
190
Coordenadas extremas
N 1,786,370 (15N)
W 727,166 (15N)
S 1,783,027 (15N)
E 730,608 (15N)
Ejido en el que se encuentra
Flor de Marqués El Pirú

Cuadro 15. Características de las zonas de conectividad de hábitat del jaguar (*Panthera onca*).

Zona A	Zona B
Área (ha)	Área (ha)
362	341
Coordenadas extremas	Coordenadas extremas
N 1,794,571 (15N)	N 1,787,887 (15N)
W 736,904 (15N)	W 727,157 (15N)
S 1,791,476 (15N)	S 1,782,924 (15N)
E 740,973 (15N)	E 730,887 (15N)
Ejido en el que se encuentra	Ejidos en los que se encuentra
América Libre	Flor de Marqués El Pirú Galacia

8.- Discusión

8.1.- Coberturas del suelo y estructura espacial del paisaje

La interpretación visual de las ortofotos digitales me permitió crear un mapa de las coberturas del suelo presentes en el área de estudio. Aunque no fue posible realizar la corroboración en campo de la fotointerpretación final, considero que la reagrupación de las coberturas a rodalzar me permitió identificarlas con un nivel de exactitud aceptable. Dicha reagrupación, ocasionó que la fotointerpretación fuera menos detallada (ya que agrupé a las coberturas con base en el estrato vegetal observado en las imágenes), sin embargo, esta nueva clasificación me permitió cumplir con los objetivos de mi estudio por el hecho de que fue posible ubicar el hábitat de las especies dentro de las nuevas categorías.

Al hacerlo de esta manera, logré una interpretación más confiable, ya que se evitó la confusión entre coberturas del suelo que tenían una apariencia muy similar en las ortofotos, como la existente entre los acahuales maduros y la selva, o entre los acahuales jóvenes y las milpas. Sin embargo, con base en los requerimientos de las diferentes especies, es muy probable que esté sobre- o subestimando la cantidad de hábitat disponible para algunas de ellas como resultado de la pérdida de detalle en la clasificación de las coberturas. No obstante, considero que fue preferible perder algo de definición en su delimitación, que haber realizado una interpretación de escasa fiabilidad.

- Área y configuración espacial

El porcentaje de vegetación arbórea obtenido (54%), es menor que lo reportado por otros estudios para la subregión completa en la década de 1990 (Saldívar 1998, 69% en el año 1993; De Jong *et al.* 2000, 56% en el año 1996). Comparando este resultado con trabajos que utilizaron imágenes de fechas cercanas a las del presente trabajo (2002), no obtuve un valor tan bajo

como el estimado por Muench (2006, 44% en el año 2000), lo cual se podría explicar por las diferencias en la escala de las imágenes utilizadas y en los criterios para delimitar las coberturas, pero sí uno similar al obtenido por Domínguez (2011, 58% en el año 2002), quién utilizó los mismos insumos que el presente trabajo, pero aplicó criterios diferentes para su interpretación. Aunque la comparación entre estos trabajos no se puede hacer de manera directa debido a las diferencias metodológicas, es posible detectar la tendencia a disminuir de la vegetación arbórea en la zona. Esta tendencia también es evidente observando el porcentaje obtenido por Castillo-Santiago (2009), quien utilizó las imágenes más actuales (2005) y reporta una extensión de selva del 35.4% del total del área de la subregión. Durante los últimos años se han promovido los plantíos de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) en la zona como una de las actividades económicas (PRODESIS 2008a; PRODESIS 2008b). No obstante, aunque se podría incrementar la superficie de la vegetación arbórea de esta forma, dichos monocultivos, no presentan las condiciones para ser habitados por la fauna nativa (Donald 2004).

El hecho de que la vegetación herbácea haya sido la segunda en importancia (30%), nos habla de que la dirección de cambio de la vegetación arbórea ha sido principalmente hacia los pastizales inducidos para uso ganadero, el cual es el patrón que se ha observado en los trópicos mexicanos durante las últimas décadas (Cuarón 1991; Dirzo y García 1992; Cuarón 1997; De Jong *et al.* 2000). Este fenómeno también se observó durante el trabajo de campo, ya que de los 22 puntos de referencia que presentaron un cambio en la cobertura del suelo (ya sea por regeneración o deforestación), 14 cambiaron hacia potreros, provenientes de coberturas arbóreas y arbustivas. Aunado a la producción ganadera, otro factor que podría incidir en el aumento de la vegetación herbácea es la tendencia regional de desaparición de los métodos tradicionales de producción agrícola, los cuales son sustituidos por agricultura mecanizada que es llevada a cabo por grandes productores (Grau y Aide 2008; García-Barrios *et al.* 2009).

Aunque la vegetación arbórea es la más extendida (54.1%), este valor ya es menor que el porcentaje teórico de 59% que marca el umbral a partir del cual

una cobertura deja de percolar⁹ a través de un área determinada y por lo tanto comienza a tener una elevada fragmentación (Pearson y Gardner 1997). Esto significa que, en el futuro, su nivel de conectividad ira disminuyendo rápidamente, a pesar de que la pérdida de área sea lenta. Al considerar la tendencia a disminuir que ha presentado la vegetación arbórea, se puede predecir que en los próximos años la vegetación herbácea será la más extendida. Estos cambios se verán reflejados en las características de configuración espacial, tanto de la vegetación arbórea (e.g., menor agregación, menor conectividad y mayor aislamiento), como de la herbácea (e.g., mayor agregación, mayor conectividad y menor aislamiento) (Kupfer *et al.* 2006; Lindenmayer y Fischer 2006). Es muy probable que dichos cambios se presenten principalmente a lo largo o cerca de los caminos, los cuales están relacionados con los patrones de deforestación (Castillo-Santiago *et al.* 2007). En los próximos años la vegetación herbácea podría alcanzar una extensión mayor al 59% y por lo tanto, muy probablemente, percole el paisaje por completo. Castillo-Santiago (2009), reporta, usando imágenes del 2005, una extensión para la vegetación arbórea de 43.5% y para la vegetación herbácea de 39.5%, datos que confirman las tendencias anteriormente mencionadas.

Las coberturas con áreas más grandes (vegetación arbórea y vegetación herbácea) tuvieron las condiciones de configuración espacial más favorables para métricas como el contagio, conectividad y aislamiento. Sin embargo, los valores negativos que tuvieron en métricas de contraste, fragmentación y formas de sus fragmentos, reflejan que parte de sus áreas se ven sujetas a factores deletéreos como el efecto de borde y condiciones adversas para la dispersión de los organismos (Gustafson 1998; Turner *et al.* 2001; McGarigal *et al.* 2002; Metzger 2004). Ya que la vegetación arbórea es la que ha presentado una tendencia a disminuir y que esto se traduce en condiciones de configuración espacial cada vez más negativas, es de esperarse, que en un futuro, los organismos asociados a ésta, sean los mayormente afectados por dichos factores adversos.

⁹ Dentro del contexto de la ecología del paisaje, atravesar un paisaje de un extremo a otro de sus límites.

El hecho de que la cobertura arbustiva tuviera únicamente una extensión de 13.5% nos indica que las milpas y los acahuales jóvenes no están muy extendidos en el área. En el caso de las milpas, esto se puede deber a que en el área los productos obtenidos de ellas son consumidos por los mismos pobladores y por lo tanto no usan grandes extensiones (PRODESIS 2008a; *obs. pers.*); por otro lado, el caso de los acahuales jóvenes se puede explicar mediante el hecho de que es poco probable que se dé la regeneración vegetal a partir de los potreros, ya que en el manejo ganadero se busca que los pastizales inducidos se mantengan como tales, sin permitir el establecimiento de plantas pioneras; esto último también se reflejó en la corroboración de campo, ya que de los 22 puntos de referencia con cambios en la cobertura del suelo, solo uno presentó regeneración, cambiando de potrero hacia acahual joven. En lo que respecta a su configuración espacial, la vegetación arbustiva presentó valores adversos para la mayoría de las métricas, con excepción de un bajo contraste con su entorno y formas compactas de sus fragmentos. En caso de seguir la tendencia actual, en la que la vegetación arbustiva se mantiene marginada por la expansión de la vegetación herbácea, dichas características estructurales se mantendrán así. Esto beneficiaría a los organismos asociados a la vegetación herbácea, pero perjudicaría a muchos otros que habitan la vegetación arbórea y que también tienen la capacidad de vivir en la vegetación arbustiva, lo cual se traduciría en pérdida de biodiversidad, ya que la riqueza de especies de estos dos últimos tipos de vegetación es mayor.

El resto de las coberturas, en términos generales, tuvieron las condiciones de composición y configuración espacial más adversas. La mayor de las coberturas con extensiones marginales fueron los poblados (0.8%), los cuales, en comparación con otras partes del estado de Chiapas, siguen siendo pequeños. La densidad poblacional reportada para la entidad es de 65.4 habitantes/km², mientras que en el área de estudio es de 13.5 habitantes/km² (INEGI 2010); sin embargo, considerando la gran cantidad de jóvenes en las comunidades, es muy probable que la extensión de esta cobertura aumente en los próximos años, aunque también hay que tener en cuenta la interacción de otros fenómenos como la migración (PRODESIS 2008a; García-Barrios *et al.*

2009). Las dos coberturas restantes, vegetación hidrófila y caminos, tuvieron la misma extensión (0.5%). En el caso de la primera, al parecer nunca ha estado muy extendida en la región y en los años 1970 tenía una superficie aproximada del 4.5% del total de la superficie (Saldívar 1998); estos valores indican que ha disminuido considerablemente, al igual que la vegetación arbórea. En el caso de los caminos, al tratarse de elementos lineales del paisaje, es de esperarse que no cubran una proporción de terreno considerable. Aunque no se sabe si se van a construir nuevos caminos en la zona, es importante mencionar que en 2007 se estaba pavimentando el camino de terracería que une el poblado de Boca de Chajul con Zamora Pico de Oro a lo largo de la ribera del río Lacantún, lo cual, aunque no aumente su superficie, incrementará las condiciones adversas para el movimiento de la fauna (e.g., Trombulak y Frissell 2000). Ya que la biodiversidad es muy baja en el caso de los poblados y prácticamente nula en el caso de los caminos, ésta no se ve afectada por sus condiciones de estructura espacial; no obstante, en el caso de la vegetación hidrófila, dichas características espaciales sí podrían serles adversas a los organismos estrechamente asociados a ella.

8.2.- Hábitat disponible para cada ensamblaje de especies y su estructura espacial

Los mapas de hábitat disponible que obtuve para cada ensamblaje de especies son únicamente una aproximación del espacio que en realidad deben usar como tal. Esto se debe a que algunas especies podrían ocupar hábitat todavía más específicos que los que identifiqué con la clasificación del paisaje y, por lo tanto, es probable que no estuvieran presentes en la totalidad del área señalada. Un ejemplo de esto es el caso del mono araña (*Ateles geoffroyi*), al que le asigné como hábitat la vegetación arbórea, la cual incluye tanto los diferentes tipos de selva, como los acahuales maduros y la agricultura arbórea. Dicha especie, altamente frugívora, tiene preferencia por las selvas maduras y su presencia en vegetación secundaria o plantaciones no es común (Wainwright 2002; Reid 2009; *obs. pers.*). Por lo tanto, al considerar que está presente en la totalidad de la cobertura “vegetación arbórea”, se está sobreestimando la extensión real de su hábitat. También hay que tomar en

cuenta la sinergia¹⁰ existente con otros factores, los cuales interactúan con el hábitat disponible para determinar la presencia de una especie en cierto lugar. Entre estos, se encuentran factores intrínsecos a las especies, como su tamaño corporal y el grado de especificidad de su hábitat; al igual que factores extrínsecos, como la distancia a las poblaciones humanas y la densidad de estas, la distancia a las carreteras, el grado de intensidad de la cacería presente en el lugar y la calidad del hábitat disponible (e.g., Anzures-Dadda y Manson 2007; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008; Laurance *et al.* 2009; Urquiza-Haas *et al.* 2009). Dichas interacciones pueden derivar en procesos de defaunación, en los que a pesar de existir las condiciones adecuadas de hábitat para cierta especie en un lugar determinado, ésta no se encuentra ahí (Dirzo y Miranda 1990; Redford 1992). Debido a esto, considero que el haber agrupado en ensamblajes a las especies con base en su afinidad a los diferentes estratos vegetales, sólo me permitió hacer una primera aproximación de la verdadera amplitud de su hábitat.

- Área y configuración espacial

Las especies cuyos hábitat tuvieron las mayores extensiones y las mejores condiciones de configuración espacial fueron las pertenecientes a la categoría de hábitat estable. Esto es lógico considerando que la mayoría son especies generalistas en cuanto al hábitat y altamente adaptables; algunas de ellas son tanto de hábitos terrestres, como arborícolas, por lo que los cambios en la estructura espacial de sus hábitat no les afectan demasiado, manteniendo la capacidad de habitar prácticamente toda el área con excepción de los caminos. Ecológicamente esto significa que van a tener poblaciones grandes, las cuales van a ser poco vulnerables a la extinción y a cambios genéticos negativos (MacArthur y Wilson 1967; Templeton *et al.* 1990; Saunders *et al.* 1991; Tilman *et al.* 1994; With y King 1999). No obstante, hay que mencionar que algunas coberturas del suelo pueden ser hábitat de muy baja calidad (inclusive para especies generalistas como estas) y por lo tanto ofrecerles recursos limitados; tal es el caso de los plantíos de palma de aceite (*Elaeis guineensis*; Donald

¹⁰ Resultado de la acción conjunta de dos o más factores, que tiene un efecto superior al resultante de la suma de dichos factores.

2004). De las 15 especies pertenecientes a esta categoría de hábitat, cinco (33%) tienen algún estatus de riesgo de extinción en nuestro país de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010): el zorrillo (*Conepatus semistriatus conepati*; Pr*) el grisón (*Galictis vittata*; A*) y el armadillo cola de zorro (*Cabassous centralis*; P*), las cuales de manera natural son raras o poco abundantes (Cuarón 2005; Mendoza 2005; Reid 2009); el leoncillo (*Puma yagouaroundi*, A*), el cual eventualmente es cazado en la región ya que se considera que roba animales domésticos (en particular aves de corral); y el oso hormiguero (*Tamandua mexicana mexicana*, P*), el cual es cazado por su piel (Guerra 2001; *obs. pers.*). Ninguna de las especies previamente mencionadas se encuentra dentro de alguna categoría de riesgo de la lista de especies amenazadas de extinción de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2012), la cual da información sobre la situación de la especie a nivel mundial. En esta misma categoría de hábitat, además de las especies mencionadas, otros mamíferos terrestres que se ven sujetos a la cacería de manera importante en la región son el armadillo común (*Dasypus novemcinctus*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), los cuales son utilizados principalmente como alimento (Guerra 2001; *obs. pers.*).

Posteriormente, se encuentran las especies pertenecientes a la categoría de hábitat disminuyendo, el cual abarcó dos terceras partes del total del paisaje. Esta proporción relativamente alta, se debe a que son capaces de habitar dos de las coberturas más extendidas, la vegetación arbórea y la arbustiva, sin embargo, no pueden vivir en áreas fuertemente transformadas como potreros y áreas agrícolas mecanizadas. Las especies incluidas en esta categoría de hábitat tienen preferencia por las zonas con selva y varias de ellas son altamente arborícolas, sin embargo, también son capaces de subsistir en áreas con vegetación secundaria y agrícolas, en particular si estas se encuentran asociadas a vegetación primaria (Cuarón 2000; Reid 2009). Las condiciones de configuración espacial de sus hábitat no fueron tan buenas como las de las especies de hábitat estable, pero sí mejores que las del resto de las categorías. En particular, presentaron un alto grado de fragmentación, además de que las

* Definición abreviaturas **NOM-059-SEMARNAT-2010**: Pr-Sujeta a protección especial; A-Amenazada; P-En peligro de extinción.

formas de estos fragmentos fueron muy irregulares, lo cual incrementa el aislamiento de las poblaciones y el área que se ve sujeta al efecto de borde (Gustafson 1998; Turner *et al.* 2001; McGarigal *et al.* 2002; Metzger 2004); no obstante, la mayor parte de su superficie (90%), se encuentra distribuida en fragmentos grandes ($\geq 1,000$ ha), lo cual podría ayudar a disminuir dichos efectos deletéreos. Dichas características de estructura espacial indican que el área de estudio presentó condiciones relativamente favorables para especies de selva con cierta flexibilidad ecológica. Sin embargo, es muy importante tener en cuenta que algunas especies tienen características intrínsecas (e.g., tamaño extenso de su ámbito hogareño, masa corporal grande, edad en la que pueden comenzar a reproducirse alta o tamaño de sus camadas pequeño) que las hacen más susceptibles a los cambios de cobertura del suelo, por lo que aunque las condiciones espaciales del hábitat sean favorables, sus poblaciones podrían encontrarse en peligro de extinguirse localmente. Entre estas especies se encuentran el tapir (*Tapirus bairdii*), el jaguar (*Panthera onca*), el venado cabrito (*Mazama temama*), el puma (*Puma concolor*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*) (Daily *et al.* 2003; Pereira y Daily 2006). De las 26 especies pertenecientes a esta categoría de hábitat, nueve (34.6%) están incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010): el mico de noche (*Potos flavus*, Pr*), el tlacuachillo dorado (*Caluromys derbianus*, A*), el tlacuache cuatro ojos café (*Metachirus nudicaudatus*, A*), el puercoespín tropical (*Sphiggurus mexicanus*, A* y endémico a mesoamérica), el miquito dorado (*Cyclopes didactylus*, P*), el viejo de monte (*Eira barbara*, P*), el ocelote (P*), el jaguar (P*) y el tapir (P*). Además, el jaguar (NT*) y el tapir (EN*) se encuentran incluidos dentro de la lista de la UICN (2012). En la región, tanto el ocelote como el jaguar, son cazados por su piel y en el caso del segundo, también por problemas de depredación de ganado; de igual manera, el tapir llega a ser cazado, a pesar de que su carne y piel no son de las más apreciadas por los habitantes de la región (Guerra 2001; *obs. pers*). Otras especies que no se encuentran dentro de las listas de riesgo de extinción pero son fuertemente cazadas son: el puma, por problemas de ataque al ganado y

* Definición abreviaturas **NOM-059-SEMARNAT-2010**: Pr-Sujeta a protección especial; A-Amenazada; P-En peligro de extinción. **UICN**: NT-Casi amenazada; EN-En peligro de extinción.

por su piel; el tejón (*Nasua narica*) y el mapache (*Procyon lotor*), por dañar los cultivos; y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), el venado cabrito y el tepezcuintle (*Cuniculus paca*) por su carne (Guerra 2001; *obs. pers*).

A continuación se encuentran las especies de la categoría de hábitat disminuyendo marcadamente, el cual, a diferencia de los dos hábitat anteriores, tuvo una extensión menor al 59% del área total del paisaje, lo cual significa que puede estar empezando a tener un nivel de fragmentación importante y por lo tanto poblaciones más pequeñas, vulnerables a la extinción y propensas a cambios genéticos negativos (Pearson y Gardner 1997). Sus condiciones de configuración espacial fueron relativamente buenas, sin embargo, presentaron un alto contraste con su entorno, altos niveles de fragmentación y estos fragmentos tuvieron las formas más irregulares de todas. Esto ocasiona, como se ha mencionado con anterioridad, que las poblaciones de las especies incluidas aquí reciban la influencia de factores ecológicos deletéreos, en particular del aislamiento y del efecto de borde. Las especies de esta categoría de hábitat están fuertemente asociadas a la selva y casi todas ellas son de hábitos arborícolas, lo cual las hace más susceptibles a quedar aisladas en los fragmentos y a verse afectadas por la depredación, competencia y contagio de enfermedades por parte de las especies presentes en la matriz, así como por la mortalidad de árboles y cambios en la composición de especies vegetales que se presentan en los bordes (Murcia 1995; Mesquita *et al.* 1999; Prugh *et al.* 2008); entre los taxa en los que se han registrado dichos efectos, se encuentran el mono araña y los monos aulladores (*Alouatta* sp.) (Estrada y Coates-Estrada 1996; Anzures-Dadda y Manson 2007). Aunado a esto, prácticamente todas ellas, con excepción de la rata arborícola de Sumichrast (*Nyctomys sumichrasti*), tienen características biológicas que incrementan las probabilidades de que se extingan localmente, tales como ámbito hogareños y masas corporales grandes (Daily *et al.* 2003; Pereira y Daily 2006). De las seis especies que se encuentran dentro de esta categoría de hábitat, cinco tienen algún estatus de riesgo de extinción. Dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) se encuentran: el cacomixtle (*Bassariscus sumichrasti*, Pr* y endémico a mesoamérica), el saraguato negro (*Alouatta pigra*, P* y endémico a mesoamérica), el mono araña (P* y endémico a mesoamérica), el tigrillo

(*Leopardus wiedii*, P^{*}) y el senso (*Tayassu pecari*, P^{*}); mientras que dentro de la lista de la UICN (2012) se encuentran: el tigrillo (NT^{*}), el senso (NT^{*}), el saraguato negro (EN^{*}) y el mono araña (EN^{*}). En la región, el tigrillo y el senso son cazados, el primero por su piel y el segundo por su carne, aunque éste último prácticamente se ha extinguido localmente; en lo que respecta a los primates, raramente son cazados como alimento, sin embargo, se les llega a capturar para tenerlos como mascotas (Guerra 2001; *obs. pers.*).

Por otro lado, las especies de la categoría de hábitat aumentando marcadamente, que son aquellas estrechamente asociadas a coberturas antropogénicas, tuvieron una extensión de hábitat menor a la mitad del total del paisaje (44.5%). Sus condiciones de configuración espacial fueron menos favorables que las de las categorías de hábitat mencionadas anteriormente, presentando los valores más altos de fragmentación, al igual que un alto aislamiento y formas irregulares de los fragmentos. Esto significaría que en las poblaciones de estas especies se verían reflejados de manera más aguda los efectos ecológicos deletéreos mencionados previamente, haciéndolas más vulnerables a la extinción. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las especies incluidas aquí son altamente oportunistas (de tamaño pequeño, con altas tasas reproductivas, camadas numerosas, dietas amplias, con buena capacidad de dispersión, etc.) y han podido ampliar sus distribuciones como resultado de los cambios de cobertura del suelo de las últimas décadas, por lo que sus poblaciones no deben tener problemas para permanecer en el área (Kolar y Lodge 2001; Álvarez-Romero *et al.* 2008). Dicha condición se ve reflejada en el hecho de que ninguna de estas especies se encuentra en alguna categoría de riesgo de extinción.

Por último, se encuentran las especies pertenecientes a la categoría de hábitat aumentando. Éste hábitat es el que menor extensión tuvo (0.8%) y su configuración espacial fue la menos favorable de todas. Sin embargo, de manera similar a la categoría de hábitat anterior, es muy probable que dichas condiciones de su estructura espacial no les afecten de manera importante, ya

* Definición abreviaturas **NOM-059-SEMARNAT-2010**: Pr-Sujeta a protección especial; A-Amenazada; P-En peligro de extinción. **UICN**: NT-Casi amenazada; EN-En peligro de extinción.

que se trata de especies comensales del hombre que prevalecen con su presencia como las ratas (*Rattus* spp.) o los ratones de casa (*Mus musculus*). Especies de estas dos últimas categorías de hábitat tales como el coyote (*Canis latrans*), la comadreja (*Mustela frenata*) o las mismas ratas, tienen el potencial de volverse un problema ecológico, ya que en ausencia de depredadores de mayor tamaño (e.g., ocelote, puma o jaguar), sus poblaciones podrían crecer (liberación de mesodepredadores¹¹) y afectar a especies asociadas a la vegetación natural que colinda con las zonas antropogénicas (e.g., Soulé *et al.* 1988; Hidalgo-Mihart *et al.* 2004a); por otro lado, las especies comensales del ser humano, son vectores de varias enfermedades (e.g., leptospirosis, tifoidea, salmonelosis), por lo que pueden llegar a convertirse en un problema de salud (Mooney y Hobbs 2000; Álvarez-Romero *et al.* 2008).

Aquí es pertinente recordar que estoy utilizando la extensión y configuración espacial como un indicador de lo que podría estar pasando ecológicamente. Sin embargo, para conocer los verdaderos efectos que las estructuras espaciales observadas están teniendo sobre cierta especie, es necesario realizar estudios más precisos. Esto se debe a que, como resultado de sus características biológicas, la respuesta de las especies a una misma estructura espacial del hábitat es muy variable (inclusive a nivel de individuos), ya que presentan diferencias en su capacidad de utilizar y atravesar la matriz o en su tolerancia al efecto de borde (Kupfer *et al.* 2006; Fischer y Lindenmayer 2007).

También cabe mencionar que hay dos especies que se quedaron fuera de los alcances de este estudio, ya que no fue posible delimitar su hábitat (ríos y arroyos), pero que se encuentran dentro de los listados de riesgo de extinción considerados. Estas son el perro de agua (*Lontra longicaudis*) y el zorro de agua (*Chironectes minimus*). El perro de agua tiene la categoría de amenazado (A) dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) y en la región llega a ser cazado por su piel (*obs. pers.*); el zorro de agua está en la categoría de peligro de extinción (P) dentro de esta misma norma y de manera natural es

¹¹ Depredadores que incrementan su abundancia cuando depredadores más grandes están ausentes.

poco abundante (Reid 2009).

Es importante señalar que la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) no cumple cabalmente con todas las características deseadas en un sistema de categorización que evalúe objetivamente el riesgo de extinción de las especies (de Grammont y Cuarón 2006); por lo tanto, aunque este listado sirve como una aproximación de la situación en que se encuentran, es necesario mantener una postura crítica ante los datos vertidos en él.

8.3.- Identificación de los principales fragmentos y sus corredores de vegetación

Al igual que con la extensión total de su hábitat disponible, el uso que las especies le van a dar a los fragmentos clave identificados va a variar entre ellas. Es probable que algunas puedan utilizar la mayor parte de su superficie, mientras que otras, por ejemplo, van a alejarse de los bordes, de las carreteras o de los poblados, lo cual va a hacer que ocupen solo una fracción de su área (e.g., Zarza *et al.* 2007; De Angelo *et al.* 2011). Esto puede ocasionar que, aunque el fragmento tenga un área mayor que el ámbito hogareño de cierta especie, esta no encuentre las condiciones adecuadas para vivir en él. Sin embargo, los fragmentos identificados dentro del área de estudio, representan las zonas con mayor cantidad de hábitat sin fragmentar para las especies de los diferentes ensamblajes.

No se encontraron corredores para ninguna de las tres especies “sombrija” consideradas, de acuerdo con los criterios establecidos. Esto significa que, si bien los fragmentos principales tienen angostamientos, éstos no dividen el fragmento en dos partes lo suficientemente grandes como para que cada una de ellas sea mayor que el ámbito hogareño de la especie. Uno de los principales factores que interrumpieron la conectividad estructural del hábitat fueron los caminos (tanto pavimentados como de terracería). Aquí es importante recalcar que el presente trabajo solo ofrece un panorama de la conectividad estructural de los hábitat de las especies; para poder conocer la

conectividad funcional¹² de cierta especie sería necesario incorporar diferentes variables, como su desplazamiento a través de la matriz, la distancia máxima que alcanza en estos movimientos, su capacidad para cruzar barreras (e.g., ríos y carreteras) y para usar los corredores de vegetación, etc (Tischendorf y Fahrig 2000; Kupfer *et al.* 2006; Baguette y Van Dyck 2007). Como ejemplo de lo anterior, cabe mencionar que se ha visto que los caminos sirven como conductos para la dispersión de especies invasoras (Trombulak y Frissell 2000), que en el presente estudio serían las asociadas a la vegetación herbácea.

Los hábitat del tigrillo (*Leopardus wiedii*) (perteneciente a la categoría de hábitat disminuyendo marcadamente) y del jaguar (*Panthera onca*) (perteneciente a la categoría de hábitat disminuyendo), sí presentaron corredores. Estos se agruparon en zonas de conectividad, una para el tigrillo y dos para el jaguar; la zona de conectividad del tigrillo (zona A), coincidió, en términos generales, con una de las del jaguar (zona B), lo cual resalta la importancia de esta área en el mantenimiento de la conectividad estructural de ambas categorías de hábitat. La conservación de estas zonas es muy importante para mantener la conectividad de los fragmentos de hábitat de mayor tamaño en ambas categorías, los cuales se encuentran en la parte central del área de estudio y no son atravesados por las carreteras (Fig. 14 y 15).

Ya que los corredores fueron identificados con base en especies con ámbitos hogareños grandes, estas zonas de conectividad comprenden al resto de las especies con ámbitos menores, por lo que a la escala del área de estudio, estas dos zonas serían prioritarias para las acciones de conservación (sin descuidar la conservación de los parches a los que conectan).

Al comparar las zonas de conectividad identificadas en el presente trabajo con las obtenidas por Muench (2006) y Domínguez (2011) se puede ver que no

¹² Contacto entre los individuos de una misma especie como resultado de la influencia que el medio ambiente tiene sobre la conducta de los organismos.

coinciden en su totalidad. Esto se debe, por un lado, a que la escala de los insumos geográficos utilizados fue diferente (en el caso del primer estudio), así como a una distinta fotointerpretación de las ortofotos (en el caso del segundo); sin embargo, también se debió a que los criterios utilizados para delimitar a los corredores de vegetación fueron diferentes, en particular en el hecho de que en estos trabajos se considero que no eran interrumpidos por los caminos, ya que las especies que se usaron para delimitarlos no tienen problemas en atravesarlos. En el presente estudio, se consideró a los caminos como una barrera al momento de seleccionar los corredores, de manera que tuvieran el potencial de ser utilizados por todas las especies de los ensamblajes representados por las especies “sombrija” (incluyendo especies que podrían tener mayores problemas para cruzar los caminos como pequeños roedores o especies arborícolas; e.g., Goosem 2001; Prugh *et al.* 2008) y por lo tanto se obtuvo un número menor de áreas de conectividad. Sin embargo, en términos generales, los corredores ubicados en este trabajo coinciden con algunos de los obtenidos para algunas especies de felinos por Domínguez (2011), lo cual reafirma su importancia en el mantenimiento de la conectividad estructural del hábitat de los taxones considerados.

Hay que tener en cuenta que estos corredores únicamente mantienen la conectividad de los fragmentos que tienen mayor o igual tamaño al ámbito hogareño de las especies en cuestión y que estos son habitados sólo por unos cuantos individuos. Para mantener el área de hábitat necesaria para sostener poblaciones mínimas viables¹³ de las especies con mayores requerimientos de espacio, es necesario que se mantenga o se restaure la conectividad a una escala más grande. Dicha área debe incluir tanto a la Selva Lacandona, como a diferentes zonas del norte de Guatemala (norte del Quiché y Alta Verapaz, El Petén, etc.) y del sur de la Península de Yucatán, las cuales forman parte del mayor segmento de tierras silvestres en el norte de Mesoamérica; sin embargo, en algunas zonas, éste ha comenzado a perder su conectividad estructural (Cuarón 1997; Domínguez 2011; *obs. pers*). Para alcanzar dicha meta, se debe trabajar conjuntamente con el resto de los países centroamericanos

¹³ Número mínimo de individuos que garantizan la permanencia de la población a largo plazo.

(especialmente con Guatemala, en el caso de México) e iniciativas como el Corredor Biológico Mesoamericano han sido creadas con esta finalidad.

En algunos trabajos, se ha señalado que los corredores podrían tener efectos ecológicos negativos sobre las poblaciones de las especies que supuestamente deberían beneficiar, funcionando como “sumideros”¹⁴ o como “trampas ecológicas”¹⁵ (e.g., Simberloff 1992; Battin 2004). Si bien esto es cierto en algunos casos, una revisión sistemática de los trabajos que hasta la fecha se han publicado acerca de su funcionalidad, evidenció que estos incrementan el movimiento de las especies en paisajes fragmentados (en especial los corredores naturales) y que por lo tanto su conservación es importante para el mantenimiento de la conectividad (Gilbert-Norton *et al.* 2010).

8.4.- Consideraciones finales y recomendaciones

Los cambios en la cobertura y uso del suelo que se han presentado durante las últimas décadas en la subregión Marqués de Comillas, han afectado fuertemente la extensión de su vegetación natural. Dicho proceso, resultado de su reciente colonización, ha ocasionado que su biodiversidad y los servicios ecosistémicos que ésta otorga (e.g., almacenamiento de carbono, control de la erosión o regulación de la cantidad y calidad del agua) se vean fuertemente afectados. Ante este panorama, es urgente que se detenga dicha tendencia de cambio y que se implementen acciones de restauración para que ésta se revierta.

De acuerdo con lo observado en el campo tanto en 2004, como en 2007 (muchos terrenos convertidos en potreros o en vías de serlo), es prácticamente un hecho que ahora, en el 2012, las condiciones de extensión y configuración espacial de los hábitat de especies asociadas a la vegetación natural hayan

¹⁴ Áreas dentro del hábitat de una especie en las que la tasa de mortalidad es mayor que la de natalidad y la de inmigración es mayor que la de emigración.

¹⁵ Áreas que atraen a los organismos a pesar de ser hábitat de baja calidad y proporcionarles bajas expectativas de supervivencia y reproducción.

empeorado. Imágenes satelitales SPOT del 2006 (Google Inc. 2012), muestran cambios particularmente considerables en la parte norte (ejido Zamora Pico de Oro), aunque en general, se puede ver deforestación en toda el área, en especial en zonas aledañas a potreros preexistentes. En estas mismas imágenes, se puede apreciar que las zonas de conectividad identificadas en el presente estudio aún están presentes. Sin embargo, para asegurar que siguen uniendo a fragmentos con el tamaño deseado, sería necesario repetir el análisis con las nuevas extensiones de las coberturas.

Los resultados sugieren que dicha tendencia de desaparición de la vegetación natural como resultado de los cambios en el uso del suelo va a seguir presente en la región. Durante el 2007, habitantes de diferentes ejidos, nos comunicaron que como resultado del Programa de Certificación de Derechos Ejidales y Titulación de Solares (PROCEDE), muchos terrenos estaban siendo rentados o vendidos a productores ganaderos, lo cual también ha sido observado en el municipio de Benemérito de las Américas (Arellano 2009). De igual manera, en ese mismo año, se realizó la primer Feria Ganadera de la subregión Marqués de Comillas. Esta demanda de tierras para actividades pecuarias se refleja en el costo de los terrenos: la hectárea de potrero se vende más cara que la de selva. Este fenómeno es consistente con las dinámicas presentes, tanto en México, como en América Latina, en las que pequeños productores (que en su mayoría utilizan métodos tradicionales y tienden a tener un menor impacto sobre la vegetación natural) venden o rentan sus tierras a grandes productores (los cuales usan los terrenos de una manera más intensiva y extensiva, ocasionando mayores cambios) (Grau y Aide 2008; García-Barrios *et al.* 2009).

Actualmente se encuentra en proceso el ordenamiento ecológico y territorial del Estado de Chiapas, dentro del cual se incluye el área de estudio. Dicho plan, contempla incorporar un porcentaje importante de la extensión de los principales fragmentos de vegetación arbórea de la zona bajo la política de conservación, la cual busca promover la permanencia de paisajes terrestres y su utilización, sin que esto último implique cambios masivos en el uso del suelo (SEMAVIHN 2008, 2009). Aún no ha sido publicado el decreto con el ordenamiento de los municipios de la subregión Marqués de Comillas y la fecha

límite para hacerlo es durante el año 2012. Sin embargo, aún estando en vigor, hay que esperar para ver que tan efectivo es en cuanto a la conservación de dichas áreas. Independientemente de este ordenamiento, algunos ejidos ya cuentan con áreas reservadas para la conservación, como es el caso de Reforma Agraria o San Isidro; aunado a esto, en 2012, un predio de 912 ha colindante con el ejido Adolfo López Mateos, pasó a formar parte de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SRA 2012). Sin embargo, la conectividad entre estas pequeñas reservas, es de vital importancia para alcanzar su objetivo de preservación de la biodiversidad.

Teniendo en cuenta los cambios en la cobertura del suelo que se han presentado desde que fueron tomadas las fotos aéreas que analicé (2002) y los que se seguirán dando en el futuro, creo que es pertinente recalcar la importancia de la actualización de la información de las coberturas presentes en el área. Esto nos dará una imagen más precisa de la estructura espacial actual del paisaje y por ende de los hábitat de los diferentes ensamblajes de mamíferos terrestres. Considero que el presente estudio, además de servir como antecedente, ya que describe la estructura espacial del paisaje y su relación con el hábitat disponible para los diferentes ensamblajes en marzo de 2002, también puede servir como una guía en la búsqueda de zonas que requieren acciones de conservación urgentes (*e.g.*, fragmentos de mayor tamaño y corredores). Además de la identificación de estos elementos del paisaje, yo recomendaría que también se ubiquen y conserven los fragmentos más pequeños localizados entre 2 fragmentos grandes o entre un fragmento grande y la Reserva de la Biosfera Montes Azules, ya que éstos podrían facilitar el movimiento de las especies entre ambos lugares (*stepping stones*¹⁶), recordando que varias especies son capaces de moverse cierta distancia a través de la matriz (*e.g.*, Forman y Godron 1986; Baum *et al.* 2004), además de que estos pequeños fragmentos también son fuentes de propágulos que promueven la regeneración natural de la selva (Young 2000). En lo que respecta a la restauración, las áreas que rodean a los corredores podrían ser buenas candidatas para llevarla a cabo, ya que esto amortiguaría los efectos

¹⁶ Pequeños fragmentos de hábitat inmersos en la matriz que facilitan el desplazamiento de organismos entre fragmentos de mayor tamaño.

deletéreos que la matriz tiene sobre ellos y reforzaría la conectividad estructural del hábitat; de igual manera, la restauración de las zonas que se encuentren entre fragmentos clave separados entre sí, o hacia otros fragmentos más pequeños, como los *stepping stones*, también aumentarían dicha conectividad. Por otro lado, estudios sobre como las especies se mueven en el paisaje y utilizan sus diferentes elementos, serían muy útiles para identificar las características espaciales de los fragmentos que prefieren, medir su capacidad de atravesar la matriz y hasta que distancia lo pueden hacer, evaluar la funcionalidad de los corredores de vegetación, etc.

En la región existen otras amenazas para los mamíferos terrestres además de la pérdida de hábitat y de la presión de la cacería/captura. Entre ellas se encuentran los caminos, tanto pavimentados, como de terracería. La carretera pavimentada más transitada por los vehículos es la “fronteriza”, la cual atraviesa el área de estudio por la parte sur, muy cerca de la frontera con Guatemala; mientras que otro camino muy utilizado es la carretera “ribereña”, la cual sigue el curso del río Lacantún por su lado este (Fig. 12). Se ha visto que los caminos, además de tener un fuerte efecto sobre la estructura espacial de los hábitat de las especies, también provocan un número importante de atropellamientos de fauna, además de que pueden influir en la conducta de los individuos y propiciar que eviten sus alrededores, dificultando así su movimiento entre los fragmentos de hábitat y contribuyendo al aislamiento de sus poblaciones (Trombulak y Frissell 2000). Es muy probable que la carretera ribereña afecte de manera muy negativa el tránsito de fauna entre la Reserva de la Biosfera Montes Azules y la subregión Marqués de Comillas, aislando a las poblaciones y dificultando la recolonización de los fragmentos en caso de presentarse extinciones locales. En dicha carretera se observaron individuos atropellados de tlacuaches (*Didelphis* spp. y *Philander opossum*) y oso hormiguero (*Tamandua mexicana*). De igual manera, al circular por ella, se observó el cruce a nivel de suelo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) y de leoncillo (*Puma yagouaroundi*). Entre las medidas que se pueden implementar para disminuir los efectos nocivos que los caminos tienen sobre la fauna se encuentran (Laurance *et al.* 2009): creación de pasos a desnivel (ya existen algunos que permiten el paso del cauce de arroyos), señalización que advierta

acerca del paso de fauna, reductores de velocidad, instalación de pasos elevados para la fauna arborícola, no ampliar la red de carreteras, etc. También es necesario que, aunado al manejo de su hábitat, se implementen acciones en las que se involucre a las comunidades de la zona, teniendo en cuenta que se trata de una tarea compleja por la diversidad de grupos étnicos y distintas procedencias de los pobladores. Entre estas actividades podría mencionar: autoregulación de las prácticas de cacería para no extinguir localmente a las especies; diversificación de las actividades productivas para disminuir la demanda de terrenos para pastoreo; programas de educación ambiental enfocados en remarcar la importancia para las comunidades, tanto de las especies de mamíferos terrestres, como del resto de las especies de la región; programas que incrementen los ingresos económicos de los pobladores para que no se vean forzados a vender sus tierras a terceros; evitar la introducción de especies exóticas a la zona, cuidando que los animales domésticos no escapen y formen poblaciones ferales que afecten a la fauna nativa; controlar las quemas que se realizan con la finalidad de crear potreros o áreas de cultivo para evitar que se extiendan más allá de lo deseado; incorporar terrenos a programas de pago por servicios ambientales, etc. Especial atención se debe poner en las zonas agropecuarias, ya que se pueden implementar medidas que las hagan más amigables con la fauna, tales como cercas vivas, manchones de árboles dispersos dentro de los potreros intensificación de algunos cultivos para disminuir el área que ocupan, etc (Perfecto y Vandermeer 2008).

La conservación de la biodiversidad de la Selva Lacandona se debe llevar a cabo en todas sus subregiones y no únicamente en sus áreas naturales protegidas. Municipios como Marqués de Comillas, en los que todavía existen importantes áreas de vegetación natural, deben hacer todo lo posible por conservarlas así, ya que su riqueza biológica es irremplazable; conjuntando estas acciones, con un manejo de las zonas agropecuarias que impacte menos a la biodiversidad, se puede conservar una porción importante de las especies y a su vez disminuir la presión sobre las áreas naturales protegidas colindantes.

9.- Conclusiones

La descripción del paisaje presente en el año 2002 en el oeste de la subregión Marqués de Comillas usando diferentes métricas, permitió presentar un panorama general de la estructura espacial de sus coberturas del suelo y por lo tanto de las condiciones que ofrecían a los organismos asociados a ellas. En particular, al relacionarlo con los requerimientos de hábitat de los mamíferos terrestres no voladores, se pudo identificar qué especies han sido las más perjudicadas y cuales las más beneficiadas con los cambios en el uso que se le ha dado al suelo durante las últimas décadas.

El paisaje presente estaba dominado por vegetación arbórea y, en menor medida, por vegetación herbácea, ambas con condiciones de configuración espacial relativamente favorables. Esto ocasionaba que los hábitat de los mamíferos terrestres asociados a la vegetación natural, en particular los de aquellos capaces de utilizar en cierta medida la vegetación secundaria, fueran más extensos y con mejores condiciones de estructura espacial que los de especies asociadas exclusivamente a coberturas antropogénicas. Sin embargo, si se considera la extensión que tuvo la vegetación arbórea en la década de los 1970, es evidente que las especies asociadas a la vegetación natural han sido las más perjudicadas, mientras que las asociadas a las coberturas antropogénicas fueron las más beneficiadas.

Con base en las tendencias de cambio de la cobertura del suelo observadas, es muy probable que, actualmente o en el futuro próximo, la vegetación herbácea tenga una mayor extensión que la vegetación arbórea, lo cual podría crear condiciones de configuración espacial favorables para las especies asociadas a las coberturas antropogénicas y desfavorables para las asociadas a la vegetación natural, exponiendo a las poblaciones de estas últimas a efectos ecológicos deletéreos que pueden propiciar su extinción local, con la consecuente pérdida de biodiversidad.

10.- Literatura citada

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J. P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* **297**: 999-1002.
- Álvarez-Romero, J. G., R. A. Medellín, A. Oliveras de Ita, H. Gómez de Silva y O. Sánchez. 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. CONABIO, UNAM, SEMARNAT, México.
- Anzures-Dadda, A., y R. H. Manson. 2007. Patch- and landscape-scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation* **10**: 69-76.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, Xalapa.
- Arellano, M. 2009. La identidad territorial en Benemérito de las Américas. Aproximaciones para comprender la problemática social y ambiental de un ejido en la subregión Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Autónoma de Chiapas.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano y J. Benítez-Malvido. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **70**: 69-77.
- Arroyo-Rodríguez, V., y S. Mandujano. 2009. Conceptualization and measurement of habitat fragmentation from the primate's perspective. *International Journal of Primatology* **30**: 497-514.

- Baguette, M., y H. Van Dyck. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* **22**: 1117-1129.
- Baltsavias, E. P. 1996. Digital ortho-images – a powerful tool for the extraction of spatial- and geo-information. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* **51**: 63-77.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* **18**: 1482-1491.
- Baum, K. A., K. J. Haynes, F. P. Dilleuth y J. T. Cronin. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* **85**: 2671-2676.
- Brittingham, M. C., y S. A. Temple. 1983. Have cowbirds caused forest songbirds to decline? *Bioscience* **33**: 31-35.
- Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett, K. C. Weathers y C. G. Jones. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* **53**: 750-758.
- Carrillo, E., J. C. Saenz y T. K. Fuller. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation* **108**: 317-324.
- Castillo-Campos, G., y H. Narave. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. Páginas 51-85 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

- Castillo-Santiago, M. A. 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas. Tesis de doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Castillo-Santiago, M. A., A. Hellier, R. Tipper y B. H. J. de Jong. 2007. Carbon emissions from land-use change: an analysis of causal factors in Chiapas, Mexico. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* **12**: 1213-1235.
- Ceballos, G., y G. Oliva, coordinadores. 2005. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO, Fondo de Cultura Económica, México.
- Challenger, A., R. Dirzo *et al.* 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. Páginas 37-73 en R. Dirzo, R. González e I. J. March, compiladores. *Capital natural de México. Vol. II Estado de conservación y tendencias de cambio.* CONABIO, México. Disponible en: <http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/capitalNatMex.html> (consultada en noviembre de 2012).
- CI (Conservación Internacional). 2003. Selva Lacandona. Siglo XXI. Estrategia conjunta para la conservación de la biodiversidad. CD-ROM. Conservación Internacional, USAID, Chiapas.
- Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* **20**: 37-46.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998. Subcuencas hidrológicas. Extraído de Boletín hidrológico. (1970). Subcuencas hidrológicas en Mapas de regiones hidrológicas. Escala más común 1:1,000,000. Secretaría de Recursos Hidráulicos, Jefatura de Irrigación y control de Ríos, Dirección de Hidrología, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (consultada en noviembre de 2012).

- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2008. Tipos de vegetación forestal y de suelos. Disponible en: <http://www.conafor.gob.mx/> (consultada en noviembre de 2012).
- Congalton, R. G. 1991. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment* **37**: 35-46.
- Congalton, R. G., y K. Green. 1999. Assessing the accuracy of remotely sensed data: principles and practices. Lewis Publishers, Nueva York.
- Crawshaw, P. 1995. Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Tesis de doctorado, Universidad de Florida, Gainesville, EUA.
- Cuarón, A. D. 1991. Conservación de los primates y sus hábitats en el sur de México. Tesis de maestría. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Cuarón, A. D. 1997. Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamerica. Ph.D. dissertation. University of Cambridge, Cambridge, Reino Unido.
- Cuarón, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* **14**: 1676-1692.
- Cuarón, A. D. 2005. Armadillo de cola desnuda, *Cabassous centralis*. Páginas 378-379 en G. Ceballos y G. Oliva, coordinadores. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO, Fondo de Cultura Económica, México.
- Cuarón, A. D., I. J. March y P. M. Rockstroh. 1989. A second armadillo (*Cabassous centralis*) for the faunas of Guatemala and Mexico. *Journal of Mammalogy* **70**: 870-871.
- Daily, G. C., G. Ceballos, J. Pacheco, G. Suzán y A. Sánchez-Azofeifa. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation

- opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology* **17**: 1814-1826.
- De Angelo, C., A. Paviolo y M. Di Bitetti. 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* **17**: 422-436.
- de Grammont, P. C., y A. D. Cuarón. 2006. An evaluation of threatened species categorization systems used on the American continent. *Conservation Biology* **20**: 14–27.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. A. Cairns. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO* **29**: 504-511.
- De la Torre, J. A., C. Muench y M. C. Arteaga. 2009. Nuevos registros de grisón *Galictis vittata* para la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* **13**: 109-114.
- De Vos, J. 1995. El Lacandón: Una introducción histórica. Páginas 331-361 en J. P. Viqueira y M. H. Ruz, editores. Chiapas. Los rumbos de otra historia. Centro de Estudios Mayas del Instituto de Investigaciones Filológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México, D.F.
- De Vos, J. 2002. Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona, 1950-2000. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, Fondo de Cultura Económica, México.
- Didham, R. K., y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* **31**: 17-30.

- Dirzo, R., y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity – A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* **4**: 444-447.
- Dirzo, R., y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* **6**: 84-90.
- Domínguez, E. 2011. Disponibilidad y conectividad de hábitat, y viabilidad poblacional para los felinos silvestres de la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Donald, P. F. 2004. Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. *Conservation Biology* **18**: 17-37.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, y H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**: 169-175.
- Emmons, L. H. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. 2^a. edición. University of Chicago Press, Chicago.
- Esseen, P-A. 1994. Tree mortality patterns after experimental fragmentation of an old-growth conifer forest. *Biological Conservation* **68**: 19-28.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* **17**: 759-783.
- Farina, A. 2000. *Landscape ecology in action*. Kluwer Academic, Boston.
- Fischer, J., y D. B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 265-280.

- Forman, R., y M. Godron. 1986. Landscape ecology. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Fragoso, J. M. V. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica* **30**: 458-469.
- Fuentes-Montemayor, E., A. D. Cuarón, E. Vázquez-Domínguez, J. Benítez-Malvido, D. Valenzuela-Galván y E. Andresen. 2009. Living on the edge: roads and edge effects on small mammal populations. *Journal of Animal Ecology* **78**: 857-865.
- García, E. 1998. Climas (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1,000,000. CONABIO, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (consultada en noviembre de 2012).
- García-Barrios, L., Y. M. Galván-Miyoshi, I. A. Valdivieso-Pérez, O. R. Masera, G. Bocco y J. Vandermeer. 2009. Neotropical forest conservation, agricultural intensification, and rural out-migration: the Mexican experience. *Bioscience* **59**: 863-873.
- García-Gil, J. G., y J. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. Páginas 39-49 en M. A. Vázquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2012. Global Biodiversity Information Facility Database. Disponible en: <http://www.gbif.net> (consultada en noviembre de 2012).

- Gilbert-Norton, L., R. Wilson, J. R. Stevens y K. H. Beard. 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* **24**: 660-668.
- González, J. R. 1995. Marqués de Comillas: cultura y sociedad en la selva fronteriza México-Guatemala. Páginas 425-444 en J. P. Viqueira y M. H. Ruz, editores. Chiapas. Los rumbos de otra historia. Centro de Estudios Mayas del Instituto de Investigaciones Filológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México, D.F.
- González-García, F. 1992. Aves de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Páginas 173-200 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Google Inc. 2012. Google Earth 6.2 Disponible en: <http://earth.google.es/> (consultado en noviembre de 2012).
- Goosem, M. 2001. Effects of tropical rainforest roads on small mammals: inhibition of crossing movements. *Wildlife Research* **28**: 351-364.
- Grau, H. R., y M. Aide. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* **13 (2)**: Art. 16.
- Guariguata, M. R., y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**: 185-206.
- Guerra, M. M. 2001. Cacería de subsistencia en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Gustafson, E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* **1**: 143-156.
- Hansen, M. C., y R. DeFries. 2004. Detecting long-term global forest change using continuous fields of tree-cover maps from 8-km advanced very high resolution radiometer (AVHRR) data for the years 1982–99. *Ecosystems* **7**: 695-716.
- Harris, L. D. 1984. The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, A. González-Romero y C. A. López-González. 2004a. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography* **31**: 2025-2038.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, C. A. López-González, C. E. Fernández y A. González-Romero. 2004b. Effect of a landfill on the home range and group size of coyotes (*Canis latrans*) in a tropical deciduous forest. *Journal of Zoology* **263**: 55-63.
- IG-SEMARNAT (Instituto de Geografía, UNAM – Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Inventario Nacional Forestal 2000. Vegetación y uso del suelo. eMapas, Instituto Nacional de Ecología, México. Disponible en: <http://www2.ine.gob.mx/emapas/index.html> (consultada en noviembre de 2012).
- INE-SEMARNAP (Instituto Nacional de Ecología - Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules. INE-SEMARNAP, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1988. Carta uso de suelo y vegetación 1:250,000. Las Margaritas E15-12, Chiapas.

- INEGI. 2002. Ortofotos digitales E15D77E, E15D77F, E15D87A, E15D87B, E15D87C, E15D87D, E15D87E y E15D87F
- INEGI. 2004a. Carta topográfica 1:50,000, Boca de Chajul, E15D87, Chiapas.
- INEGI. 2004b. Carta topográfica 1:50,000, Zamora Pico de Oro, E15D77, Chiapas.
- INEGI. 2010. Censo de población y vivienda 2010. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/> (consultada en noviembre de 2012).
- Janzen, D. H. 1996. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. Páginas 192-202 en F. B. Samson y F. L. Knopf, editores. *Ecosystem management: selected readings*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Johnson, A. R., J. A. Wiens, B. T. Milne, y T. O. Crist. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape ecology* **7**: 63-75.
- Keuroghlian, A., D. P. Eaton y W. S. Longland. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation* **120**: 411-425.
- Kolar C. S, y D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199-204.
- Kolb, M., y L. Galicia. 2012. Challenging the linear forestation narrative in the Neo-tropic: regional patterns and processes of deforestation and regeneration in southern Mexico. *The Geographical Journal* **178**: 147-161.
- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. Páginas 243-264 en K. H.

- Redford y J. F. Eisenberg, editores. *Advances in neotropical mammalogy*. Sandhill Crane Press, Gainesville.
- Krummel, J. R., R. H. Gardner, G. Sugihara, R. V. O'Neill, y P. R. Coleman. 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos* **48**: 321-324.
- Kupfer, J. A., G. P. Malanson y S. B. Franklin. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 8-20.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* **16**: 605-618.
- Laurance, W. F., M. Goosem y S. G. W. Laurance. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* **24**: 659-669.
- Lazcano-Barrero, M. A., y R. C. Vogt. 1992. Peces de la Selva Lacandona, un recurso potencial. Páginas 135-144 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Lazcano-Barrero, M. A., E. Góngora-Arones y R. C. Vogt. 1992. Anfibios y reptiles de la Selva Lacandona. Páginas 145-171 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

- Leyva, X., y G. Ascencio. 2002. Lacandona al filo del agua. 2.^a edición. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, Programa de Investigaciones Multidisciplinarias sobre Mesoamérica y el Sureste de la Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Li, H., y J. Wu. 2004. Use and misuse of landscape indices. *Landscape ecology* **19**: 389-399.
- Lillesand, T. M., R. W. Kiefer, y J. W. Chipman. 2004. Remote sensing and image interpretation. 5.^a edición. J. Wiley, Nueva York.
- Lindenmayer, D. B., y J. Fischer. 2006. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Island Press, Washington.
- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, C. MacGregor, C. Tribolet y C. F. Donnelly. 2001. A prospective longitudinal study of landscape matrix effects on fauna in woodland remnants: experimental design and baseline data. *Biological Conservation* **101**: 157-169.
- Lord, J. M., y D. A. Norton. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* **4**: 197-202.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Maderey, R. L., y C. Torres-Ruata. 1990. Cuencas hidrológicas en: Hidrogeografía e hidrometría. IV.6.1. Atlas Nacional de México. Vol II. Escala 1: 4,000,000. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (consultada en noviembre de 2012).

- March, I. J., y M. Aranda. 1992. Mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. Páginas 201-220 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Martínez, E., C. H. Ramos y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. Boletín de la Sociedad Botánica de México. **54**: 99-175.
- McGarigal, K., S. A. Cushman, M. C. Neel, y E. Ene. 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Versión 3.3. University of Massachusetts, Amherst. Disponible en: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html> (consultada en noviembre de 2012).
- McIlroy, R. J. 1980. Introducción al cultivo de los pastos tropicales. Limusa, México.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. Conservation Biology **8**: 780-799.
- Medellín, R. A., G. Cancino, A. Clemente y R. Guerrero. 1992. Noteworthy records of three mammals from Mexico. Southwestern Naturalist **37**: 427-429.
- Mendoza, A. 2005. Zorrillo, *Conepatus semistriatus*. Páginas 387-388 en G. Ceballos y G. Oliva, coordinadores. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO, Fondo de Cultura Económica, México.
- Mendoza, E., y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. Biodiversity and Conservation **8**: 1621-1641.

- Merriam, G. 1984. Connectivity: A fundamental ecological characteristic of landscape pattern. Páginas 5-15 en J. Brandt y P. Agger, editores. Proceedings of the First International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning. International Association for Landscape Ecology, Roskilde University, Roskilde.
- Mesquita, R. C. G., P. Delamonica y W. F. Laurence. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* **91**: 129-134.
- Metzger, J. P. 2004. Estrutura da paisagem: o uso adequado de métricas. Páginas 423-453 en L. Cullen Jr., R. Rudran y C. Valladares-Padua, organizadores. Métodos de Estudos em Biologia da Conservação & Manejo da Vida Silvestre. Universidade Federal do Paraná, Fundação O Boticário de Proteção a Natureza, Paraná.
- Meyer, W. B., y B. L. Turner II, editores. 1994. Changes in land use and land cover: a global perspective. Cambridge University Press, Cambridge.
- Miranda, F., y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179.
- Mooney, H. A., y R. J. Hobbs. 2000. Invasive species in a changing world. Island Press, Nueva York.
- Mora, F. 2007. Papel de los vertebrados herbívoros en la dinámica de la comunidad de plántulas en bosques secundarios de la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morón, M. A. 1992. Estado actual del conocimiento sobre los insectos de la Selva Lacandona, Chiapas. Páginas 119-134 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. Reserva de la Biosfera Montes

- Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- Muench, C. E. 2006. Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 58-62.
- Myers, N. 1986. Tropical deforestation and a megaextinction spasm. Páginas 394-409 en M. E. Soulé, editor. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Naranjo, E. J., C. Lorenzo y A. Horváth. 2005. La diversidad de mamíferos de Chiapas. Páginas: 221-263 en M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruíz-Montoya, coordinadores. *Diversidad biológica en Chiapas*. ECOSUR, COCyTECH, Plaza y Valdés, México, D.F.
- Naveh, Z., y A. S. Lieberman. 1993. *Landscape ecology: theory and application*. 2.^a edición. Springer-Verlag, Nueva York.
- O'Neill, R. V., J. R. Krummel, R. H., Gardner, G. Sugihara, B. Jackson, D. L. DeAngelis, B. T. Milne, M. G. Turner, B. Zygmunt, S. W. Christensen, V. H. Dale, y R. L. Graham. 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology* **1**: 153-162.
- O'Neill, R. V., C. T. Hunsaker, S. P. Timmins, B. L. Jackson, K. B. Jones, K. H. Riitters y J. D. Wickham. 1996. Scale problems in reporting landscape pattern at the regional scale. *Landscape Ecology* **11**: 169-180.

- Olson, C. E. 1960. Elements of photographic interpretation common to several sensors. *Photogrammetric Engineering* **26**: 651-656.
- Paine, D. P., y J. D. Kiser. 2003. *Aerial photography and image interpretation*. 2.^a edición. J. Wiley, Nueva Jersey.
- Palacio-Prieto, J. L. *et al.* 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del inventario nacional forestal 2000. *Investigaciones Geográficas (Mx)* **43**: 183-203.
- Pearson, S. M., y R. H. Gardner. 1997. Neutral models: useful tools for understanding landscape patterns. Páginas 215-230 en J. A. Bissonette, editor. *Wildlife and landscape ecology, effects of pattern and scale*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Pennington, T. D., y J. Sarukhán. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. 3.^a edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México.
- Pereira, H. M., y G. C. Daily. 2006. Modeling biodiversity dynamics in countryside landscapes. *Ecology* **87**: 1877-1885.
- Perfecto, I., y J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. A new conservation paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1134**: 173-200.
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo, coordinadores. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- PRODESIS (Proyecto de Desarrollo Social Integrado y Sostenible). 2008a. *Libro blanco de la selva*. PRODESIS, EPYPSA, Secretaría de Desarrollo Social del Estado de Chiapas, Unión Europea, México. Disponible en: http://www.sedepas.chiapas.gob.mx/web/sedepas/docs/publicaciones_SEDEPAS/Acce

so_a_la_informacion/LIBRO%20BLANCO%20DE%20LA%20SELVA.pdf
(Consultada en noviembre de 2012).

PRODESIS. 2008b. Estudio de viabilidad plantaciones de palma africana en la región de la selva. PRODESIS, Secretaría de Desarrollo Social del Estado de Chiapas, Unión Europea, México. Disponible en: http://www.sedepas.chiapas.gob.mx/web/sedepas/docs/publicaciones_SEDEPAS/Produccion_sustentable/estudio%20de%20viabilidad%20de%20plantaciones%20de%20palma%20africana.pdf (Consultada en noviembre de 2012).

Prugh, L. R., K. E. Hodges, A. R. E. Sinclair y J. S. Brashares. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS* **105**: 20770-20775.

Rabinowitz, A. R., y B. G. Nottingham. 1986. Ecology and behaviour of the Jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* **210**: 149-159.

Ramírez-García, P., y A. Lot. 1992. Vegetación acuática de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. Páginas 87-99 en M. A. Vásquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos, editores. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A. C., San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales, y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **21**: 21-82.

Redford, K. H. 1992. The empty forest. *Bioscience* **42**: 412-422.

Reid, F. A. 2009. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. 2.^a edición. Oxford University Press, Nueva York.

- Rempel, R. 2008. Patch Analyst 3.1. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Lakehead University Campus, Thunder Bay, Ontario. Disponible en: <http://www.cnfer.on.ca/SEP/patchanalyst/> (consultada en noviembre de 2012).
- Retana, O. G., y C. Lorenzo. 2002. Lista de los mamíferos terrestres de Chiapas: endemismo y estado de conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **85**: 25-49.
- Riitters, K. H., R. V. O'Neill, C. T. Hunsaker, J. D. Wickham, D. H. Yankee, S. P. Timmins, K. B. Jones y B. L. Jackson. 1995. A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecology* **10**: 23-39.
- Roberge, J. M., y P. Angelstam. 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* **18**: 76-85.
- Rodrigues, E., R. L. Prieto-Cainzos, J. Queiroga, y B. C. Herrmann. 2004. Conservação em paisagens fragmentadas. Páginas 481-511 en L. Cullen Jr., R. Rudran y C. Valladares-Padua, organizadores. *Métodos de Estudos em Biologia da Conservação & Manejo da Vida Silvestre*. Universidade Federal do Paraná, Fundação O Boticário de Proteção a Natureza, Paraná.
- Romero-Balderas, K. G., E. J. Naranjo, H. H. Morales, y R. B. Nigh. 2006. Daños ocasionados por vertebrados silvestres al cultivo de maíz en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Interciencia* **31**: 276-283.
- Rzedowski, J. 1990. Vegetación Potencial. IV.8.2. Atlas Nacional de México. Vol II. Escala 1:4,000,000. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> (consultada en noviembre de 2012).

- Saldívar, L. 1998. Análisis de la deforestación en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Salom-Pérez, R., E. Carrillo, J. C. Sáenz y J. M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* **41**: 51-56.
- Santos, T., y Tellería J. L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* **15**: 3-12.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 18-32.
- Sarukhán, J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de *Terminalia amazona* en la planicie costera del Golfo de México. Tesis de maestría. Colegio de Posgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- SEGOB (Secretaría de Gobernación). 2008. Enciclopedia de los Municipios de México. E- local, Secretaría de Gobernación, México. Disponible en: <http://www.e-local.gob.mx/> (consultada en noviembre de 2012).
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010, 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 en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010: segunda sección 1-77. Disponible en: <http://dof.gob.mx/> (consultada en noviembre de 2012).
- SEMAVIHN (Secretaría del Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural del Estado de Chiapas). 2008. Programa de ordenamiento ecológico y territorial del Estado de Chiapas. SEMAVIHN, Chiapas.

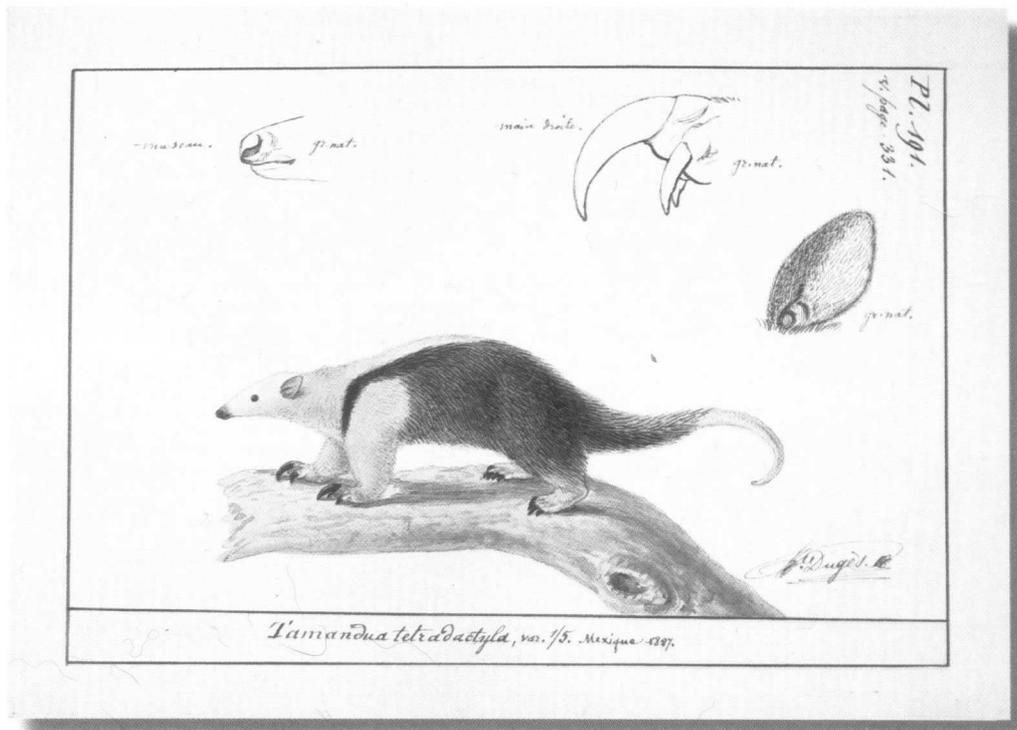
- SEMAVIHN. 2009. Agenda general de trabajo de la reunión técnica del Grupo de Ordenamiento Ecológico del Subcomité Especial de Medio Ambiente y Ordenamiento Ecológico del COPLADE. SEMAVIHN, Chiapas.
- Simberloff, D., J. A. Farr, J. Cox y D. W. Mehlman. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* **6**: 493-504.
- Soulé, M. E., D. T. Bolger, A. C. Alberts, J. Wright, M. Sorice y S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* **2**: 75-92.
- SRA (Secretaría de la Reforma Agraria). 2012. Acuerdo por el que la SRA pone a disposición de la Secretaría de la Función Pública, el terreno nacional denominado Adolfo López Mateos, ubicado en el Municipio de Marqués de Comillas, Edo. de Chiapas, con una superficie de 902-13-19 hectáreas. Diario Oficial de la Federación, 2 de noviembre de 2012: primera sección. Disponible en: <http://dof.gob.mx/> (consultada en noviembre de 2012).
- Tchoukanski, I. 2002. Edit Tools 3.6. ET Spatial Techniques. Disponible en: <http://www.ian-ko.com> (consultada en noviembre de 2012).
- Templeton, A. R., K. Shaw, E. Routman y S. K. Davis. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **77**: 13-27.
- Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman y M. A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**: 65-66.
- Tischendorf, L., y L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90**: 7-19.

- Triplay de Palenque. 1976. Estudio dasonómico de la Selva Lacandona. DYASA Consultores, México.
- Trombulak, S. C., y C. A. Frissell. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* **14**: 18-30.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 171-197.
- Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: what is the state of the science?. *Annual Review of Ecology and Systematics* **36**: 319-344.
- Turner, M. G., y R. H. Gardner, editores. 1991. Quantitative methods in landscape ecology. Springer-Verlag, Nueva York.
- Turner, M. G., R. H. Gardner, y R. V. O'Neill. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, Nueva York.
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). 2012. UICN Red List of Threatened Species. Disponible en: <http://www.redlist.org> (consultada en junio de 2012).
- UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México). 2009. Atlas Climático Digital de México. UNAM, Sistema de Informática para la Biodiversidad y el Ambiente, Centro de Ciencias de la Atmósfera. Disponible en: <http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/> (consultada en noviembre de 2012).
- Urquiza-Haas, T., C. A. Peres y P. M. Dolman. 2009. Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biological Conservation* **142**: 134-148.

- Usher, M. B. 1988. Biological invasions of nature reserves: a search for generalisations. *Biological Conservation* **44**: 119-135.
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* **75**: 1861-1876.
- Wainwright, M. 2002. The natural history of Costa Rican mammals. Zona Tropical, Miami.
- Wiens, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**: 81-120.
- Wiens, J. A. 1995. Habitat fragmentation: island versus landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* **137(suplemento 1)**: S97-S104.
- Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Páginas 9-31 en M. J. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart, editores. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens, J. A., C. S. Crawford, y J. R. Gosz. 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* **45**: 421-427.
- Wilson, D. E., y D. M. Reeder, editores. 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3.^a edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- With, K. A., y A. W. King. 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology* **14**: 73-82.
- Xie, Y., Z. Sha y M. Yu. 2008. Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. *Journal of Plant Ecology* **1**: 9-23.

Young, T. P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* **92**: 78-83.

Zarza, H., C. Chávez y G. Ceballos. 2007. Uso de hábitat del jaguar a escala regional en un paisaje dominado por actividades humanas en el sur de la península de Yucatán. Páginas 101-110 en G. Ceballos, C. Chávez, R. List y H. Zarza, editores. *Conservación y manejo del jaguar en México. Estudios de caso y perspectivas*. CONABIO, WWF/Telcel, UNAM, México.



Tamandua tetradactyla (*T. mexicana*), oso hormiguero. Alfredo Dugès. 1887. Tomado de Alfredo Dugès. *Notas de zoología tomadas durante mi estancia en México. Cuaderno 2*. 2008. Universidad de Guanajuato. p. 315.

11.- Apéndices



Bassaris sumichrasti (*Bassariscus sumichrasti*), cacomixtle; *Galictis barbara* (*Eira barbara*), viejo de monte. Alfredo Dugès. 1892. Tomados de Alfredo Dugès. *Notas de zoología tomadas durante mi estancia en México. Cuaderno 2.* 2008. Universidad de Guanajuato. Pp. 330-331.

Apéndice I. Fórmulas utilizadas en la evaluación de las fotointerpretaciones (basadas en Congalton y Green 1999).

a) Exactitud general

$$\text{Exactitud general} = \frac{\sum_{i=1}^r X_{ii}}{N}$$

En donde:

r = número de filas en la matriz de error

X_{ii} = número de observaciones en la fila i y en la columna i (números en la diagonal principal)

N = número total de observaciones incluidas en la matriz

b) Exactitud del productor (se calcula para cada categoría)

$$\text{Exactitud del productor para la categoría } C = \frac{\text{Valor en la diagonal principal para la categoría } C}{\text{Total de la columna de la categoría } C}$$

En donde:

C = categoría para la cual se va a evaluar la exactitud del productor

c) Exactitud del usuario (se calcula para cada categoría)

$$\text{Exactitud del usuario para la categoría } C = \frac{\text{Valor en la diagonal principal para la categoría } C}{\text{Total de la fila de la categoría } C}$$

En donde:

C = categoría para la cual se va a evaluar la exactitud del usuario

d) Coeficiente de concordancia KHAT (\hat{K})

$$\hat{K} = \frac{N \sum_{i=1}^r X_{ii} - \sum_{i=1}^r (X_{i+} * X_{+i})}{N^2 - \sum_{i=1}^r (X_{i+} * X_{+i})}$$

En donde:

N = número total de observaciones incluidas en la matriz

r = número de filas en la matriz de error

X_{ii} = número de observaciones en la fila i y en la columna i (números en la diagonal principal)

X_{i+} = total marginal de la fila i (total del lado derecho de la matriz)

X_{+i} = total marginal de la columna i (total de la parte baja de la matriz)

e) Coeficiente de concordancia KHAT condicional (\hat{K}_i)

$$\hat{K}_i = \frac{X_{ii} - (X_{i+} * X_{+i})}{X_{i+} - (X_{i+} * X_{+i})}$$

En donde:

X_{ii} = número de observaciones en la fila i y en la columna i (números en la diagonal principal)

X_{i+} = total marginal de la fila i (total del lado derecho de la matriz)

X_{+i} = total marginal de la columna i (total de la parte baja de la matriz)

f) Prueba de hipótesis con el estadístico Z para evaluar si una matriz de fotointerpretación es significativamente diferente a una hecha al azar

$$Z = \frac{\hat{K}}{\sqrt{\text{var}(\hat{K})}}$$

Hipótesis nula $H_0 : \hat{K} = 0$ (la matriz no es diferente a una hecha al azar)

Hipótesis alternativa $H_1 : \hat{K} \neq 0$ (la matriz es diferente a una hecha al azar)

En donde:

\hat{K} = Coeficiente de concordancia KHAT de la matriz evaluada

$\text{var}(\hat{K})$ = Varianza del KHAT de la matriz evaluada

H_0 es eliminada si $Z \geq Z_{\alpha/2}$, donde $\alpha/2$ es el nivel de confianza de la prueba Z de dos colas con los grados de libertad infinitos ($Z = 1.96$ para el 95%).

La fórmula para obtener la varianza del KHAT de la matriz es:

$$\text{var}(\hat{K}) = \frac{1}{N} + \left\{ \frac{\theta_1(1-\theta_1)}{(1-\theta_2)^2} + \frac{2(1-\theta_1)(2\theta_1\theta_2-\theta_3)}{(1-\theta_2)^3} + \frac{(1-\theta_1)^2(\theta_4-4\theta_2^2)}{(1-\theta_1)^4} \right\}$$

$$\theta_1 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^r X_{ii}$$

En donde:

N = número total de observaciones incluidas en la matriz

$$\theta_2 = \frac{1}{N^2} \sum_{i=1}^r (X_{i+} + X_{+i})$$

X_{ii} = observaciones en la fila i y en la columna i número de (números en la diagonal principal)

r = número de filas en la matriz de error

$$\theta_3 = \frac{1}{N^2} \sum_{i=1}^r X_{ij}$$

X_{i+} = total marginal de la fila i (total del lado derecho de la matriz)

X_{+i} = total marginal de la columna i (total de la parte baja de la matriz)

X_{ij} = cada uno de los valores en la fila j

$$\theta_4 = \frac{1}{N^3} \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^r X_{ij} [(X_{i+}) + (X_{+i})]^2$$

g) Prueba de hipótesis con el estadístico Z para evaluar si las diferencias de dos matrices de fotointerpretación con respecto a una hecha al azar son, a su vez, significativamente diferentes entre sí.

$$Z = \frac{|\hat{K}_1 - \hat{K}_2|}{\sqrt{\text{var}(\hat{K}_1) + \text{var}(\hat{K}_2)}}$$

Hipótesis nula $H_0 : (\hat{K}_1 - \hat{K}_2) = 0$ (las matrices no son diferentes entre sí)

Hipótesis alternativa
 $H_1 : (\hat{K}_1 - \hat{K}_2) \neq 0$ (las matrices son diferentes entre sí)

En donde:

\hat{K}_1 = Coeficiente de concordancia KHAT de la primer matriz

\hat{K}_2 = Coeficiente de concordancia KHAT de la segunda matriz

$\text{var}(\hat{K}_1)$ = Varianza del KHAT de la primer matriz evaluada

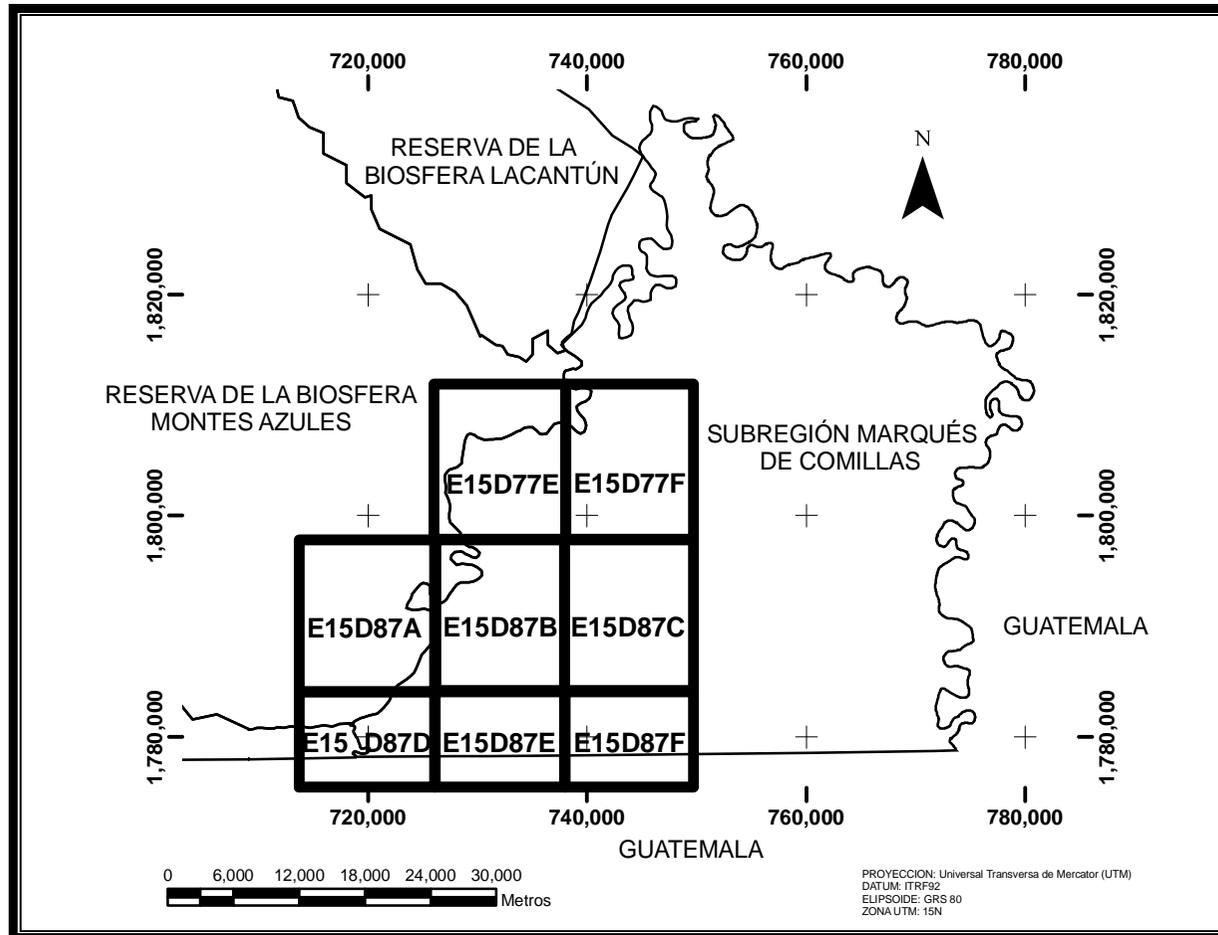
$\text{var}(\hat{K}_2)$ = Varianza del KHAT de la segunda matriz evaluada

H_0 es eliminada si $Z \geq Z_{\alpha/2}$, donde $\alpha/2$ es el nivel de confianza de la prueba Z de dos colas con los grados de libertad infinitos ($Z = 1.96$ para el 95%). La manera en la que se obtiene la varianza de cada una de las matrices es la misma que se menciona en la fórmula anterior.

Apéndice II. Metadatos de las ortofotos utilizadas en el presente trabajo y su ubicación geográfica (INEGI 2002).

Clave de la ortofoto	Zona UTM	Coordenadas de la esquina noroeste	Coordenadas de la esquina sureste	Dimensiones de la imagen	Datos generales
E15D77E	15N	este: 725,468 norte: 1,811,734	este: 737,531 norte: 1,797,731	columnas: 8,042 renglones: 9,335	Fuente: Fotografías aéreas escala 1:75,000 tomadas en marzo del 2002. Procesamiento: Rectificación de fotografías aéreas, con auxilio de puntos de control geodésico y modelo digital de elevación. Proyección: Universal transversa de Mercator (UTM). Datum: ITRF92 Elipsoide: GRS 80 Dimensiones del pixel: 1.5 metros. Formato: Datos binarios crudos, 1 byte por pixel.
E15D77F	15N	este: 737,340 norte: 1,811,867	este: 749,412 norte: 1,797,857	columnas: 8,048 renglones: 9,340	
E15D87A	15N	este: 713,700 norte: 1,797,800	este: 725,850 norte: 1,783,749	columnas: 8,100 renglones: 9,367	
E15D87B	15N	este: 725,550 norte: 1,797,950	este: 737,700 norte: 1,783,850	columnas: 8,100 renglones: 9,400	
E15D87C	15N	este: 737,400 norte: 1,798,060	este: 749,600 norte: 1,783,999	columnas: 8,100 renglones: 9,374	
E15D87D	15N	este: 713,830 norte: 1,783,970	este: 726,050 norte: 1,775,000	columnas: 8,147 renglones: 5,980	
E15D87E	15N	este: 725,700 norte: 1,784,100	este: 737,860 norte: 1,774,999	columnas: 8,107 renglones: 6,067	
E15D87F	15N	este: 737,600 norte: 1,784,230	este: 749,756 norte: 1,774,999	columnas: 8,104 renglones: 6,154	

Apéndice II (cont.) Metadatos de las ortofotos utilizadas en el presente trabajo y su ubicación geográfica (INEGI 2002).



Apéndice III. Relación de los 93 puntos de referencia utilizados para la corroboración de la fotointerpretación preliminar.

Punto	Cobertura rodalizada	Cobertura encontrada en campo	¿Coincidieron?	Causa por la que no coincidieron
1	Acahual	Vegetación agropecuaria (milpa)	No	Error de rodalización
2	Selva	Selva	Sí	
3	Vegetación agropecuaria	Poblado (José López Portillo)	No	Error de rodalización
4	Acahual	Poblado (José López Portillo)	No	Error de rodalización
5	Poblado	Poblado (Adolfo López Mateos)	Sí	
6	Acahual	Acahual	Sí	
7	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
8	Selva	Selva	Sí	
9	Cuerpos de agua	Cuerpos de agua (río)	Sí	
10	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
11	Selva	Selva	Sí	
12	Acahual	Acahual	Sí	
13	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
14	Acahual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
15	Selva	Selva	Sí	
16	Selva	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
17	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
18	Acahual	Acahual	Sí	
19	Selva	Selva	Sí	
20	Acahual	Vegetación agropecuaria (tumbado)	No	Deforestación
21	Vegetación agropecuaria	Acahual	No	Regeneración
22	Selva	Selva	Sí	
23	Selva	Selva	Sí	
24	Poblado	Poblado (Reforma Agraria)	Sí	
25	Cuerpos de agua	Cuerpos de agua (río)	Sí	
26	Selva	Selva	Sí	
27	Selva	Selva	Sí	
28	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
29	Acahual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Error de rodalización

Apéndice III (cont.) Relación de los 93 puntos de referencia utilizados para la corroboración de la fotointerpretación preliminar.

Punto	Cobertura rodalizada	Cobertura encontrada en campo	¿Coincidieron?	Causa por la que no coincidieron
30	Achual	Vegetación agropecuaria (milpa)	No	Error de rodalización
31	Selva	Selva	Sí	
32	Selva	Selva	Sí	
33	Poblado	Poblado (Zamora Pico de Oro)	Sí	
34	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
35	Achual	Achual	Sí	
36	Selva	Vegetación agropecuaria (milpa)	No	Deforestación
37	Selva	Selva	Sí	
38	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
39	Selva	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
40	Selva	Vegetación agropecuaria (tumbado)	No	Deforestación
41	Selva	Selva	Sí	
42	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
43	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
44	Achual	Achual	Sí	
45	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
46	Selva	Achual	No	Error de rodalización
47	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
48	Selva	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
49	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
50	Selva	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
51	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
52	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
53	Vegetación hidrófila herbácea	Achual	No	Error de rodalización
54	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
55	Selva	Vegetación agropecuaria (tumbado)	No	Deforestación
56	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
57	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	

Apéndice III (cont.) Relación de los 93 puntos de referencia utilizados para la corroboración de la fotointerpretación preliminar.

Punto	Cobertura rodalizada	Cobertura encontrada en campo	¿Coincidieron?	Causa por la que no coincidieron
58	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
59	Selva	Selva	Sí	
60	Selva	Vegetación agropecuaria (tumbado)	No	Deforestación
61	Selva	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
62	Selva	Selva	Sí	
63	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
64	Selva	Selva	Sí	
65	Selva	Selva	Sí	
66	Vegetación hidrófila herbácea	Achual	No	Error de rodalización
67	Selva	Vegetación agropecuaria (milpa)	No	Deforestación
68	Selva	Selva	Sí	
69	Selva	Selva	Sí	
70	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
71	Selva	Selva	Sí	
72	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
73	Vegetación hidrófila	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Error de rodalización y deforestación
74	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
75	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
76	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
77	Achual	Vegetación agropecuaria (potrero)	No	Deforestación
78	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
79	Achual	Achual	Sí	
80	Selva	Selva	Sí	
81	Vegetación agropecuaria	Vegetación agropecuaria (potrero)	Sí	
82	Selva	Achual	No	Error de rodalización
83	Selva	Selva	Sí	
84	Vegetación hidrófila herbácea	Achual	No	Error de rodalización

Apéndice III (cont.) Relación de los 93 puntos de referencia utilizados para la corroboración de la fotointerpretación preliminar.

Punto	Cobertura rodalizada	Cobertura encontrada en campo	¿Coincidieron?	Causa por la que no coincidieron
85	Selva	Acahual	No	Deforestación
86	Poblado	Poblado (San Isidro)	Sí	
87	Acahual	Acahual	Sí	
88	Selva	Selva	Sí	
89	Selva	Selva	Sí	
90	Selva	Selva	Sí	
91	Selva	Selva	Sí	
92	Acahual	Vegetación agropecuaria (milpa)	No	Error de rodalización
93	Selva	Vegetación agropecuaria (milpa)	No	Error de rodalización

Apéndice IV. Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, junto con sus categorías de riesgo de extinción, estado de endemismo a mesoamérica y si fue registrada en el área de estudio así como el método con que se hizo (con base en: March y Aranda 1992; Medellín 1994; INE-SEMARNAP 2000; orden taxonómico de acuerdo a: Wilson y Reeder 2005; subespecies presentes en la región de acuerdo a: Retana y Lorenzo 2002; Ramírez-Pulido *et al.* 2005; GBIF 2012; endemismo a mesoamérica con base en: Retana y Lorenzo 2002; cuando fue posible, se utilizaron los nombres comunes que se les dan a las especies en la zona).

Categorías de riesgo de extinción:

NOM-059-SEMARNAT-2010: P - En peligro de extinción
(SEMARNAT 2010)

A - Amenazada

Pr - Sujeta a protección especial

UICN 2012: EN - En peligro de extinción (*Endangered*)

(UICN 2012) **NT** - Casi amenazada (*Near threatened*)

LC - Poco riesgo de extinción (*Least concern*)

DD - Datos deficientes (*Data deficient*)

* Para estas especies no encontré registros para la Selva Lacandona, sin embargo, por la alta asociación con los poblados humanos de estas especies de roedores y por la expansión en los trópicos del área distribución del cánido (*e.g.*, Hidalgo-Mihart *et al.* 2004a), considero que es muy probable que dichas especies ya estén presentes en el área o lo estén en los próximos años.

** Especies de mamíferos domésticos criados en la zona (*obs. pers.*).

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059-SEMARNAT-2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
ORDEN DIDELPHIMORPHIA					
FAMILIA DIDELPHIDAE	TLACUACHES				
SUBFAMILIA CALUROMYINAE					
<i>Caluromys derbianus</i> (Waterhouse, 1841) <i>Caluromys derbianus aztecus</i> (Thomas, 1913)	Tlacuachillo dorado	A	LC		Obs. directa

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059-SEMARNAT-2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
SUBFAMILIA DIDELPHINAE					
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758 <i>Didelphis marsupialis cauae</i> J.A. Allen, 1900	Tlacuache común		LC		Obs. directa y huellas
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792 <i>Didelphis virginiana californica</i> Bennett, 1833	Tlacuache común norteño		LC		Obs. directa y huellas
<i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897 <i>Marmosa mexicana mexicana</i> Merriam, 1897	Ratón tlacuache		LC	X	Huellas
<i>Metachirus nudicaudatus</i> (Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) <i>Metachirus nudicaudatus dentaneus</i> Goldman, 1912	Tlacuache cuatro ojos café	A	LC		
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758) <i>Philander opossum pallidus</i> (J.A. Allen, 1901)	Tlacuache cuatro ojos gris		LC		Obs. directa
ORDEN CINGULATA					
FAMILIA DASYPODIDAE					
ARMADILLOS					
SUBFAMILIA DASYPODINAE					
<i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758 <i>Dasypus novemcinctus mexicanus</i> Peters, 1864	Armadillo común		LC		Huellas y cámara trampa
SUBFAMILIA TOLYPEUTINAE					
<i>Cabassous centralis</i> (Miller, 1899)	Armadillo cola de zorro	P	DD		Huellas
ORDEN PILOSA					
FAMILIA CYCLOPEDIDAE					
MIQUITOS DORADOS					
<i>Cyclopes didactylus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Cyclopes didactylus mexicanus</i> Hollister, 1914	Miquito dorado	P	LC		
FAMILIA MYRMECOPHAGIDAE					
OSOS HORMIGUEROS					
<i>Tamandua mexicana</i> (Saussure, 1860) <i>Tamandua mexicana mexicana</i> (Saussure, 1860)	Oso hormiguero		LC		Obs. directa y cámara trampa

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059- SEMARNAT- 2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
ORDEN PRIMATES					
FAMILIA ATELIDAE	MONOS				
SUBFAMILIA ALOUATTINAE					
<i>Alouatta pigra</i> Lawrence, 1933	Saraguato negro	P	EN	X	Obs. directa
SUBFAMILIA ATELINAE					
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820	Mono araña	P	EN	X	Obs. directa
<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i> Gray, 1866					
ORDEN RODENTIA					
FAMILIA SCIURIDAE	ARDILLAS				
SUBFAMILIA SCIURINAE					
<i>Sciurus aureogaster</i> F. Cuvier, 1829	Ardilla gris		LC	X	Obs. directa
<i>Sciurus aureogaster nigrescens</i> Bennett, 1833					
<i>Sciurus deppei</i> Peters, 1863	Ardilla selvática		LC	X	Obs. directa
<i>Sciurus deppei deppei</i> Peters, 1863					
<i>Sciurus yucatanensis</i> J.A. Allen, 1877	Ardilla yucateca		LC	X	
<i>Sciurus yucatanensis phaeopus</i> Goodwin, 1932					
FAMILIA HETEROMYIDAE	RATAS ESPINOSAS				
SUBFAMILIA HETEROMYINAE					
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868	Ratón espinoso montañoero		LC		
<i>Heteromys desmarestianus desmarestianus</i> Gray, 1868					
FAMILIA GEOMYIDAE	TUZAS				
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)	Tuza arroyera		LC	X	
<i>Orthogeomys hispidus chiapensis</i> (Nelson y Goldman, 1929)					

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059- SEMARNAT- 2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
FAMILIA CRICETIDAE	RATAS Y RATONES				
SUBFAMILIA NEOTOMINAE					
<i>Peromyscus mexicanus</i> (Saussure, 1860) <i>Peromyscus mexicanus saxatilis</i> Merriam, 1898	Ratón venado mexicano		LC	X	
SUBFAMILIA SIGMODONTINAE					
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> (Saussure, 1860) <i>Oligoryzomys fulvescens fulvescens</i> (Saussure, 1860)	Ratón arrocero		LC		
<i>Oryzomys alfaroi</i> (J.A. Allen, 1891) <i>Oryzomys alfaroi palatinus</i> Merriam, 1901	Rata arrocera de Alfaro		LC		
<i>Oryzomys couesi</i> (Alston, 1877) <i>Oryzomys couesi couesi</i> (Alston, 1877)	Rata arrocera de Coues		LC		
<i>Oryzomys rostratus</i> Merriam, 1901 <i>Oryzomys rostratus megadon</i> Merriam, 1901	Rata arrocera narizona		LC	X	
<i>Sigmodon hirsutus</i> (Burmeister, 1854)	Rata algodónera del sur		LC		
SUBFAMILIA TYLOMYINAE					
<i>Nyctomys sumichrasti</i> (Saussure, 1860) <i>Nyctomys sumichrasti salvini</i> (Tomes, 1862)	Rata arborícola de Sumichrast		LC	X	
<i>Otodylomys phyllotis</i> Merriam, 1901 <i>Otodylomys phyllotis connectens</i> Sanborn, 1935	Rata arborícola orejona		LC	X	
<i>Tylomys nudicaudus</i> (Peters, 1866) <i>Tylomys nudicaudus nudicaudus</i> (Peters, 1866)	Rata trepadora rojiza		LC		
FAMILIA MURIDAE	RATAS Y RATONES				
SUBFAMILIA MURINAE					
* <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	Ratón de casa		LC		
* <i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769	Rata café		LC		
* <i>Rattus rattus</i> Linnaeus, 1758	Rata negra		LC		

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059- SEMARNAT- 2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
FAMILIA ERETHIZONTIDAE	PUERCOESPINES				
SUBFAMILIA ERETHIZONTINAE					
<i>Sphiggurus mexicanus</i> (Kerr, 1792) <i>Sphiggurus mexicanus mexicanus</i> (Kerr, 1792)	Puercoespín tropical	A	LC	X	
FAMILIA DASYPROCTIDAE	GUAQUEQUES				
<i>Dasyprocta punctata</i> Gray, 1842 <i>Dasyprocta punctata yucatanica</i> Goldman, 1913	Guaqueque alazán		LC		
FAMILIA CUNICULIDAE	TEPEZCUINTLES				
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766) <i>Cuniculus paca nelsoni</i> Goldman, 1913	Tepezcuintle		LC		Obs. directa y cámara trampa
ORDEN LAGOMORPHA					
FAMILIA LEPORIDAE	CONEJOS Y LIEBRES				
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758) <i>Sylvilagus brasiliensis truei</i> (J.A. Allen, 1890)	Conejo de bosque		LC		
ORDEN CARNIVORA					
FAMILIA FELIDAE	FELINOS				
SUBFAMILIA FELINAE					
** <i>Felis catus</i> (Linnaeus, 1758)	Gato doméstico				
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758) <i>Leopardus pardalis pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	Ocelote	P	LC		Huellas
<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821) <i>Leopardus wiedii yucatanica</i> (Nelson y Goldman, 1931)	Tigrillo	P	NT		Cámara trampa
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771) <i>Puma concolor mayensis</i> (Nelson y Goldman, 1929)	Puma		LC		Huellas
<i>Puma yagouaroundi</i> (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) <i>Puma yagouaroundi fossata</i> (Mearns, 1901)	Leoncillo	A	LC		Obs. directa y cámara trampa

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059- SEMARNAT- 2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
SUBFAMILIA PANTHERINAE					
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	Jaguar	P	NT		Huellas y cámara trampa
<i>Panthera onca centralis</i> (Mearns, 1901)					
FAMILIA CANIDAE					
CÁNIDOS					
* <i>Canis latrans</i> Say, 1823	Coyote		LC		
** <i>Canis lupus familiaris</i> (Linnaeus, 1758)	Perro doméstico				
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	Zorra gris		LC		
<i>Urocyon cinereoargenteus fraterculus</i> Elliot, 1896					
FAMILIA MUSTELIDAE					
MUSTÉLIDOS					
SUBFAMILIA MUSTELINAE					
<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	Viejo de monte	P	LC		
<i>Eira barbara senex</i> (Thomas, 1900)					
<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)	Grisón	A	LC		Cámara trampa
<i>Galictis vittata canaster</i> (Nelson, 1901)					
<i>Mustela frenata</i> Lichtenstein, 1831	Comadreja		LC		
<i>Mustela frenata perda</i> (Merriam, 1902)					
FAMILIA MEPHITIDAE					
ZORRILLOS					
<i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1784)	Zorrillo		LC		Cámara trampa
<i>Conepatus semistriatus conepatl</i> (Gmelin, 1788)		Pr			

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059-SEMARNAT-2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
FAMILIA PROCYONIDAE	PROCIÓNIDOS				
<i>Bassariscus sumichrasti</i> (Saussure, 1860)	Cacomixtle	Pr	LC	X	
<i>Bassariscus sumichrasti variabilis</i> (Peters, 1874)					
<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)	Tejón		LC		Obs. directa y cámara trampa
<i>Nasua narica narica</i> (Linnaeus, 1766)					
<i>Potos flavus</i> (Schreber, 1774)	Mico de noche	Pr	LC		Obs. directa
<i>Potos flavus chiriquensis</i> J.A. Allen, 1904					
<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	Mapache		LC		Huellas
<i>Procyon lotor shufeldti</i> Nelson y Goldman, 1931					
ORDEN PERISSODACTYLA					
FAMILIA EQUIDAE	CABALLOS Y BURROS				
** <i>Equus asinus</i> (Linnaeus, 1758)	Burro doméstico				
** <i>Equus caballus</i> (Linnaeus, 1758)	Caballo doméstico				
FAMILIA TAPIRIDAE	TAPIRES				
<i>Tapirus bairdii</i> (Gill, 1865)	Tapir	P	EN		Huellas y excretas
ORDEN ARTIODACTYLA					
FAMILIA SUIDAE	CERDOS				
SUBFAMILIA SUINAE					
** <i>Sus scrofa</i> (Linnaeus, 1758)	Cerdo doméstico				
FAMILIA TAYASSUIDAE	PECARÍES				
<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	Pecarí de collar		LC		Obs. directa, huellas y cámara trampa
<i>Pecari tajacu nelsoni</i> Goldman, 1926					
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	Senso	P	NT		
<i>Tayassu pecari ringens</i> Merriam, 1901					

Apéndice IV (cont.) Lista de las 49 especies de mamíferos no voladores de la Selva Lacandona considerados en el presente estudio, sus categorías de riesgo de extinción y estado de endemismo a mesoamérica.

Grupo taxonómico y nombre científico	Nombre común	NOM-059-SEMARNAT-2010	UICN 2012	Endémico a mesoamérica	Registro en el área de estudio
FAMILIA CERVIDAE	VENADOS				
SUBFAMILIA CAPREOLINAE					
<i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792)	Venado cabrito		DD		Obs. directa, huellas y cámara trampa
<i>Mazama temama temama</i> (Kerr, 1792)					
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)	Venado cola blanca		LC		Obs. directa y huellas
<i>Odocoileus virginianus nelsoni</i> Merriam, 1898					
FAMILIA BOVIDAE	RESES, CABRAS Y BORREGOS				
SUBFAMILIA BOVINAE					
** <i>Bos taurus</i> (Linnaeus, 1758)	Res				
SUBFAMILIA CAPRINAE					
** <i>Capra hircus</i> (Linnaeus, 1758)	Cabra doméstica				
** <i>Ovis aries</i> (Linnaeus, 1758)	Borrego doméstico				

Apéndice V. Lista de los mamíferos no voladores de la Selva Lacandona agrupados en ensamblajes según sus afinidades a los diferentes tipos de cobertura del suelo y categorías a las que pertenecen sus hábitat (con base en: Emmons 1997; Aranda 2000; Cuarón 2000; Wainwright 2002; Ceballos y Oliva 2005; Reid 2009).

Vegetación arbórea = Selvas, acahual maduro y agricultura arbórea.

Vegetación arbustiva = Acahual joven, jimbales y milpas.

Vegetación hidrófila = Vegetación herbácea de zonas inundables.

Vegetación herbácea = Pastizales inducidos y agricultura mecanizada.

Poblados = Asentamientos humanos.

Hábitat	Nombre común	Categoría a la que pertenece su hábitat
Vegetación arbórea		
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	Rata arborícola de Sumichrast	
<i>Leopardus wiedii</i>	Tigrillo	
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	Cacomixtle	Hábitat disminuyendo marcadamente
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña	
<i>Alouatta pigra</i>	Saraguato negro	
<i>Tayassu pecari</i>	Senso	
Vegetación arbórea y arbustiva		
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Tlacuache cuatro ojos café	
<i>Caluromys derbianus</i>	Tlacuachillo dorado	
<i>Cyclopes didactylus</i>	Miquito dorado	
<i>Sciurus aureogaster</i>	Ardilla gris	
<i>Sciurus deppei</i>	Ardilla selvática	
<i>Sciurus yucatanensis</i>	Ardilla yucateca	
<i>Tylomys nudicaudus</i>	Rata trepadora rojiza	
<i>Ototylomys phyllotis</i>	Rata arborícola orejona	
<i>Peromyscus mexicanus</i>	Ratón venado mexicano	Hábitat disminuyendo
<i>Oryzomys rostratus</i>	Rata arrozera narizona	
<i>Heteromys desmarestianus</i>	Ratón espinoso montañoso	
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	Puercoespín tropical	
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guaqueque alazán	
<i>Puma concolor</i>	Puma	
<i>Eira barbara</i>	Viejo de monte	
<i>Potos flavus</i>	Mico de noche	
<i>Nasua narica</i>	Tejón	
<i>Pecari tajacu</i>	Pecarí de collar	
<i>Mazama temama</i>	Venado cabrito	
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila		
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	Conejo de bosque	
<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	Hábitat disminuyendo
<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	

Apéndice V (cont.) Lista de los mamíferos no voladores de la Selva Lacandona agrupados en ensamblajes según sus afinidades a los diferentes tipos de cobertura del suelo y categorías a las que pertenecen sus hábitat.

Hábitat	Nombre común	Categoría a la que pertenece su hábitat
Vegetación arbórea, arbustiva e hidrófila		
<i>Panthera onca</i> <i>Procyon lotor</i> <i>Tapirus bairdii</i>	Jaguar Mapache Tapir	Hábitat disminuyendo
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y poblados		
<i>Philander opossum</i>	Tlacuache cuatro ojos gris	Hábitat disminuyendo
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila y herbácea		
<i>Puma yagouaroundi</i> <i>Urocyon cinereoargenteus</i> <i>Galictis vittata</i>	Leoncillo Zorra gris Grisón	Hábitat estable
Vegetación arbórea, arbustiva y herbácea		
<i>Marmosa mexicana</i> <i>Dasypus novemcinctus</i> <i>Cabassous centralis</i> <i>Tamandua mexicana</i> <i>Oligoryzomys fulvescens</i> <i>Orthogeomys hispidus</i> <i>Odocoileus virginianus</i>	Ratón tlacuache Armadillo común Armadillo cola de zorro Oso hormiguero Ratón arrocero Tuza arroyera Venado cola blanca	Hábitat estable
Vegetación arbórea, arbustiva, herbácea y poblados		
<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo	Hábitat estable
Vegetación arbórea, arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados		
<i>Didelphis marsupialis</i> <i>Didelphis virginiana</i> <i>Oryzomys alfaroi</i> <i>Oryzomys couesi</i>	Tlacuache común Tlacuache común norteño Rata arrocera de Alfaro Rata arrocera de Coues	Hábitat estable
Vegetación arbustiva, hidrófila, herbácea y poblados		
<i>Sigmodon hirsutus</i>	Rata algodónera del sur	Hábitat aumentando marcadamente

Apéndice V (cont.) Lista de los mamíferos no voladores de la Selva Lacandona agrupados en ensamblajes según sus afinidades a los diferentes tipos de cobertura del suelo y categorías a las que pertenecen sus hábitat.

Hábitat	Nombre común	Categoría a la que pertenece su hábitat
Vegetación arbustiva, herbácea y poblados		
<i>Mustela frenata</i>	Comadreja	Hábitat aumentando marcadamente
Vegetación arbustiva y herbácea		
* <i>Canis latrans</i>	Coyote	Hábitat aumentando marcadamente
Poblados		
* <i>Mus musculus</i>	Ratón de casa	
* <i>Rattus norvegicus</i>	Rata café	
* <i>Rattus rattus</i>	Rata negra	
** <i>Felis catus</i>	Gato doméstico	
** <i>Canis familiaris</i>	Perro doméstico	
** <i>Equus asinus</i>	Burro doméstico	Hábitat aumentando
** <i>Equus caballus</i>	Caballo doméstico	
** <i>Sus scrofa</i>	Cerdo doméstico	
** <i>Bos taurus</i>	Res	
** <i>Capra hircus</i>	Cabra doméstica	
** <i>Ovis aries</i>	Borrego doméstico	

* Para estas especies no encontré registros para la Selva Lacandona, sin embargo, por la alta asociación con los poblados humanos de estos roedores y por la expansión en los trópicos del área de distribución del cánido (e.g., Hidalgo-Mihart *et al.* 2004a), considero que es muy probable que dichas especies ya estén presentes en el área o lo estén en los próximos años.

** Especies de mamíferos domésticos criados en la zona (*obs. pers.*).

Apéndice VI. Fórmula para calcular la distancia entre los hábitat de los diferentes ensamblajes de especies y el escenario ideal utilizando tres métricas del paisaje (O'Neill *et al.* 1996).

$$Z = \left[(A_1 - A_2)^2 + (B_1 - B_2)^2 + (C_1 - C_2)^2 \right]^{0.5}$$

En donde:

Z = distancia geométrica entre dos puntos en el espacio

A₁ B₁ y C₁ = valores del escenario ideal para los tres índices seleccionados

A₂ B₂ y C₂ = valores de los tres índices seleccionados para el hábitat a comparar

Apéndice VII. Tabla de pesos de los contrastes entre las coberturas del suelo.

El valor de 0 indica que no hay contraste, el de 1 que existe un contraste máximo.

Cobertura	Vegetación arbórea	Vegetación arbustiva	Vegetación hidrófila	Vegetación herbácea	Poblados	Caminos
Vegetación arbórea	0	0.2	0.4	0.6	0.8	1
Vegetación arbustiva	0.2	0	0.2	0.4	0.6	0.8
Vegetación hidrófila	0.4	0.2	0	0.2	0.4	0.6
Vegetación herbácea	0.6	0.4	0.2	0	0.2	0.4
Poblados	0.8	0.6	0.4	0.2	0	0.2
Caminos	1	0.8	0.6	0.4	0.2	0

Ala del sur

La gran selva
dormida: gritos,
bramar de monos,
crujir de ramas leves y
un silencio magnífico
después.

Desde la fronda un
billón de ojos miran el
estrellado cielo: su
reflejo.

El ancho río fluye
como una vena dulce
en la espesura.

La densa noche
tropical y su vaho
amoroso bajo la blanca
Luna.

*

¿Cuándo vendrá?

Te ofrezco nueces
secas, flautas pobres,
encendidas palabras,
flores débiles.

¿Cuándo vendrá la
lluvia?

La tarde gris corteja a
los relámpagos.

Escuchen como canta
el ave de la Luna.

*

Del magno tronco
herido por el rayo
brota el rojizo
manantial.

*

Rama de luz estéril, la
mañana golpea las
ijadas del Fuego.
La rabia crece al
interior del más
carnoso fruto.
¿Quién galopa en el
lomo del incendio?
¿Quién grita? ¿Quién
aulla? ¿Quién hace
arder el esplendor, el
brillo de la materia
viva que se abrasa?

Rama de luz estéril, la
mañana que puebla un
vasto mar inmóvil de
ceniza.

En ella quiebra la
serpiente su colmillo.
En ella enciende su
cigarro la noche. En
ella hace la muerte su
signo y su conjuro.

¿Han visto cómo el
águila se posa sobre la
blanca Luna?

*

Un río de brasas las
dulces rama tiernas y
las macollas de carrizo
que el tapir
ramoneaba (En el río
de brasas el carrizo se
enciende
inesperadamente: sus
ramas esbeltísimas
chisporrotean y
animan el incendio. Y
uno guarda en los ojos
aquel pez volador que
brotaba del agua:
aquel pez de otro
tiempo.

Un río de brasas:
hojarasca, raíces,
musgo, helechos,
palmas anteriormente
cargadas de rocío,
bejucos, gruesos tallos,
hojas gigantes, plantas
trepadoras, densas
ramas de sombra: la
alta floración del
verano y el verano
mismo ardiendo.

*

Y hubo un galope
largo de jaguares
manchados y hubo
un galope largo de
ocelotes manchados
y hubo un galope
largo de tigrillos
manchados y la
mañana entera tuvo
la piel manchada.

*

Los pumas soberbios
fueron amigos de los
venados. El hurón
escapó con los conejos.
Y las tortugas y los
tapires también lo
intentaron y se
reintegraron a la
manada los solitarios
tejones viejos.

Todos llevaban el
incendio en los ojos.

*

Y el crepitar el crepitar
el crepitar. El aire
combustible como un
papel delgado.

Y el rojo crepitar que
cruje.

*

Atrás venía galopando
el Fuego opacando el
crepúsculo.

*

Aun los más grandes
árboles *querían* correr.

*

Y hubo una hoguera
capaz de calentar el
comal del cielo.

*

La cojolite lo dijo al
tucán, las chachalacas
a la codorniz y las
tórtolas al faisán.

El zopilote lo dijo al
pavón, los loros
pequeños a las
guacamayas y la
lechuza al picaflor.

Lo dijeron las ranas a
las salamandras. Lo
dijeron los grillos a las
nauyacac. Lo dijeron
los sapos a las iguanas
y las mariposas a las
arañas y las abejas a
las hormigas y los
insectos a los reptiles y
las ardillas a los
tlacuaches y los
tlacuaches a los
mapaches y los
mapaches al oso
hormiguero y el oso
hormiguero al caracol
y las lombrices al
puerco espín y el

puerco espín al
armadillo y el
armadillo al
tepesquintle y al agutí.

Y los que viven bajo la
tierra allá se
escondieron y se
cocieron. Y los que
viven en la hojarasca
se sorprendieron y se
encendieron y se
integraron a la ceniza:
se deshicieron.

Y los que viven en la
fronda se espantaron y
se quedaron entre la
fronda y allí se asaron.

*

Había guacamayas
empollando en un
hueco del ramón
cuando el humo llegó.
Y hubo un piar
desolado que nadie
escuchó porque un
nutrido crepitar de
ramas bajas lo borró.

Y las guacamayas
volaron un rato junto a
la copa del ramón,
pero no dejaron el
nido con huevos que
se derrumbó ni
murieron solas las
crías desoladas que
nadie escuchó.

Y con los colores de la
guacamaya toda
lengua llameante se
coloreó y el feroz
incendio se incendió.

*

Los frutos generosos:
el mamey, el zapote,
las anonas, la
pomarroja de aliento
afrodisíaco y la
guanábana sensual
sintieron las primeras
oleadas del humo y
del calor y poco a poco
se secaron y poco a
poco se partió su piel y
los frutos gotearon
desde sus rajaduras
una miel amorosa
(pero su miel, otrora
dulce, hirvió lamida
por las lenguas
insaciables del Fuego).

Los frutos dieron
humo, se secaron y
empezaron a arder con
amargas llamitas
azulosas y verdes.
Luego cayeron con un
ciego rencor al río rojo
de las brasas.

*

Los *micos de noche*
tuvieron tos. El *máx* y
el *ba'ts* cayeron
asfixiados. Desde lo

alto del humo hasta
las brasas se
derrumbaron. Cuando
tocaron brasa ya su
pelambre se había
quemado. En las
brasas quedaron los
cuerpos retorcidos y
reventados. Se hacía
blanca su sangre
negra. Sus huesos
blancos se
ennegrecían. Y a carne
asada olían la tarde y
la ceniza. Se hizo brasa
la mano de cinco
dedos y las nobles
barbas del mono
aullador.

*

Y el pantano más
grande se secó. Y el
cocodrilo se coció. Y la
tersa superficie de la
laguna hirvió. Y el
pequeño caimán se
deshidrató. Y el tapir
ciego perdió la
orientación y se arrojó
entre el humo y se
trabó en las ramas
rojizas del incendio
que lo quemó.

*

Se incendió
regiamente la palma
real. Se incendiaron la
jimba y el chacaj. Se

quemaron el
guanacaste y el
corozal. Ardieron la
caoba colosal, los
contrafuertes de la
ceiba, el rojo cedro y el
canshán.

El humo traía a veces
ráfagas de pimienta y
de copal.

*

Ala del sur: herida ala
sombría.

Ala quebrada en
varios fragmentos con
un palo.

Ala golpeada por la
piedra o la bala.

Ala de la agonía.

Ala que ya no vuela.

Ala rota.

Ala mía.

Ojo de Jaguar. Efraín
Bartolomé. 1982.
Universidad de Ciencias
y Artes de Chiapas, Casa
Juan Pablos, Edición
conmemorativa 25 años,
2007. Pp. 95-110.