



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Mortalidad por atropellamiento de vertebrados terrestres
al sureste de la Selva Lacandona, Chiapas, México:
influencia de las características del paisaje y de la
carretera**

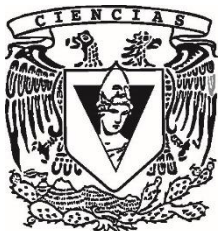
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

MIJAL MONTELONGO HUBERMAN



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ**

Ciudad Universitaria, CDMX, 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Montelongo
Huberman
Mijal
55 63 09 40
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
415030041

2. Datos del tutor

Dr.
Omar
Hernández
Ordóñez

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Irene
Sánchez
Gallen

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Silvia
Castillo
Argüero

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Lázaro
Guevara
López

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Graciela
Gómez
Álvarez

7. Datos de la tesis

Mortalidad por atropellamiento de vertebrados terrestres al sureste de la Selva Lacandona, Chiapas, México: influencia de las características del paisaje y de la carretera
82 p.
2020

Dedicatoria

A todos los pueblos, animales y ecosistemas que han sido desplazados, fragmentados, destruidos y matados con el fin de contribuir al “desarrollo” del ser humano.

Agradecimientos

Quiero agradecerle infinitamente al Dr. Omar Hernández Ordóñez por haberme dado la oportunidad para realizar este proyecto, por su guía, su asesoría y sus comentarios. Muchas gracias por la atención, el tiempo y el esfuerzo que le dedicaste a mí y a esta tesis. He aprendido mucho de ti y valoro nuestra amistad.

A Idea Wild por proporcionarme el equipo para tomar datos durante el muestreo.

A Donadora por ayudarme a juntar el financiamiento para mi salida a campo. Gracias a los que me ayudaron a hacer el video y a subir la información a Donadora, Iván y Jorge, y muchas gracias a todos los que compartieron y difundieron el video en redes sociales y a todos los que donaron y que contribuyeron a que se finalizara mi tesis.

A la Biól. Adriana González Hernández (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM); el M. en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo (Colección Nacional de Aves, Instituto de Biología, UNAM); y la M. en C. Julieta Vargas Cuenca (Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM) por su ayuda en la identificación de los restos de los individuos. También gracias a Omar, Martín, Laila, Miguel y Enya por su ayuda.

A mis sinodales la Dra. Irene Sánchez Gallen, la Dra. Silvia Castillo Argüero, el Dr. Lázaro Guevara López y la Dra. Graciela Gómez Álvarez, por sus comentarios a este trabajo.

A Iván, por su ayuda con el mapa.

A Álvaro y Graciela (y Omarcito) y a sus familias por dejarme vivir en su casa, alimentarme y ayudarme en los muestreos (y en la identificación). Gracias por dejarme formar parte de su familia durante mis salidas a Chiapas, por las risas, las caminatas, las idas al río, la confianza y la amistad. Mi estancia en la Selva Lacandona está llena de momentos felices gracias a ustedes.

A mi papá y mi mamá por siempre apoyarme en lo que hago, sus comentarios y estar allí. A mi hermana y mi hermano, Ivy y Omar, por dejarme hablar con ustedes cuando lo necesito y por ser mis personas favoritas.

A Chucha, Kotic, Rayas, Canicas, Fanny, Pancho, Sami, Luna, Mix, Loba, Cara Rara, Maggy, Morgan y Rama.

Gracias a los del “laboratorio”, Miguel, Toro y Daniel, por su interés y comentarios, y a todas las personas (familia y amigos) que me han apoyado y ayudado de alguna manera a realizar este proyecto o a quitarme el estrés de él.

También quiero agradecer a todos los animales que están incluidos en mis datos, sé que no fueron atropellados para ser registrados por una estudiante de biología, pero aun así, gracias.

Índice

1. Resumen	8
2. Abstract	9
3. Introducción	10
4. Antecedentes	14
5. Objetivos	18
5.1. Objetivo general.....	18
5.2. Objetivos particulares.....	18
6. Hipótesis y predicciones	19
6.1. Hipótesis.....	19
6.2. Predicciones.....	19
7. Métodos	21
7.1. Área de estudio.....	21
7.2. Diseño de muestreo.....	27
7.3. Análisis de datos.....	28
8. Resultados	35
8.1. Abundancia, riqueza y cobertura de muestreo.....	35
8.2. Distribución espacial de atropellamientos.....	37
8.3. Comparación temporal de atropellamientos.....	40
9. Discusión	44
9.1. Abundancia, riqueza y cobertura de muestreo.....	44
9.2. Distribución espacial de atropellamientos.....	50
9.3. Comparación temporal de atropellamientos.....	56
10. Conclusión	59
11. Consideraciones	60
12. Referencias	61
13. Anexos	74

Índice de cuadros

Cuadro 1. El número de individuos encontrados (N), el número de especies observadas (S obs), el estimador de la cobertura de la muestra (C. hat %), el número de especies registradas para la región (S esp) y la proporción de especies registradas en este estudio del total de especies de la región (S esp %).

Cuadro 2. Los valores obtenidos de la correlación de Spearman entre los componentes principales y las variables del paisaje y la carretera (PCA eje-1 – componente principal 1; PCA eje-2 – componente principal 2). * = $P < 0.01$, ** = $P < 0.001$.

Cuadro 3. Los resultados de la prueba de la U de Mann-Whitney (U) para la comparación entre el número de especies registradas (S) y el número de individuos atropellados (N) entre temporada por clase. * = $Z < 0.05$, ** = $Z < 0.01$.

Índice de figuras

Figura 1. Mapa de la ubicación de las carreteras Fronteriza y Ribereña, Chiapas, México (a) y de los sub-transectos muestreados (la carretera está representada por la línea negra gruesa, los cuerpos de agua principales por las líneas azul gruesas y los puntos blancos indican el inicio y/o final de cada sub-transecto, el tramo marcado con un asterisco “*” no formó parte de la carretera muestreada) (b). (MC-municipio Marqués de Comillas; MT-municipio Maravilla Tenejapa; RBMA; Reserva de la Biósfera Montes Azules). (Mapa modificado de Google Earth 2019).

Figura 2. Diagrama del estadístico K de Ripley. En la evaluación del estadístico en la primera escala con el radio inicial r , se centra un círculo con un radio determinado alrededor de un individuo atropellado y se suman otros atropellados dentro del círculo y esto se realiza para cada individuo (a). El análisis es repetido con medidas crecientes del radio hasta llegar a la longitud total (b). (Imagen modificada de Coelho *et al.*, 2014).

Figura 3. El número de individuos registrados y su porcentaje respecto al total de registros en este estudio según la clase, incluyendo a los individuos que no fueron identificados hasta el nivel de especie.

Figura 4. Los resultados obtenidos para la K de Ripley a lo largo de la carretera para los anfibios (a), reptiles (b), aves (c), mamíferos (d) y los vertebrados (e). Los valores de K, siendo $L(r)$ la diferencia entre el valor de K observado y el valor de K simulado con un radio r , están representados por la línea negra y los límites de confianza inferior y superior por las líneas grises.

Figura 5. Los puntos críticos (en color gris) a lo largo de la carretera muestreada separada por sub-transectos numerados (los puntos negros indican el inicio y/o final de cada sub-transecto) para los anfibios (a), los reptiles (b), las aves (c) y los vertebrados (d).

Figura 6. Los resultados del análisis de componentes principales 1 y 2 para cada tramo (los puntos grises con números) y para cada variable (los puntos negros con etiquetas: CUR-forma curva, REC-forma recta, RED-reductores de velocidad, VCD-vegetación con dosel, VSD-vegetación sin dosel, ESP-número de especies, IND-número de individuos).

Figura 7. Comparación de las curvas de rango-abundancia para anfibios (a), reptiles (b), aves (c) y mamíferos (d), según la temporada de lluvias (a la derecha y con puntos) y la temporada seca (a la izquierda y con triángulos). El código de cada especie se encuentra en el Anexo 1.

Resumen

Una actividad que lleva a la pérdida de la biodiversidad es la construcción de carreteras, siendo el atropellamiento de individuos el efecto más visible sobre los vertebrados terrestres. En este estudio se evaluó la mortalidad por atropellamiento de éstos en un tramo de 44 km en las carreteras Fronteriza y Ribereña, al sureste de la Selva Lacandona, Chiapas. Se estimó la riqueza de especies y el número de individuos por especie atropellados y se relacionaron con características del paisaje, la carretera y la temporalidad. Se registraron 759 individuos en 101 especies. Aunque sólo se encontró el 17% de las especies registradas para la región, los estimadores de cobertura de muestreo indicaron que la probabilidad de registrar otras especies es baja. La clase de vertebrados con la mayor abundancia fueron los anfibios y los que presentaron una mayor riqueza fueron las aves y los reptiles.

Los resultados principales fueron que se identificaron puntos críticos donde hay una mayor incidencia de atropellamientos y se encontró que donde había una menor proporción de dosel y donde la carretera era principalmente recta, había más especies e individuos atropellados. Además, se hizo una comparación de la riqueza, abundancia y composición de especies entre la temporada de lluvias y la seca, encontrando diferencias significativas en la abundancia de anfibios y reptiles.

En general, los vertebrados que son más atropellados son localmente abundantes, son especies generalistas de hábitat y se encuentran en zonas perturbadas y/o bordes de los bosques. Los factores que más influyen en la incidencia de atropellamiento son la vegetación, el diseño de la carretera y la temporada.

Abstract

The building of roads is a human activity that leads to biodiversity loss and roadkill is its most evident effect on terrestrial vertebrates. In this study, the road mortality of the vertebrates (amphibians, reptiles, birds and mammals) was assessed in a 44 km stretch of the Fronteriza and Ribereña roads, in the Southeast of Lacandona Rainforest, Chiapas. The richness of species and the number of individuals of roadkill were counted and they were associated to landscape and road characteristics and seasonality. 750 individuals of 101 species were found. Even though only 17% of the species listed for the area were identified in this study, the sample coverage estimators showed that the probability of finding other species was low. The class with highest abundance was the Amphibia, while the classes with greater species richness were Aves and Reptilia.

Roadkill hotspots were found where the road had a small proportion of canopy and the road type was mostly straight. Furthermore, while comparing species richness, abundance, and species composition, there was a significant difference in the abundance of amphibians and reptiles between the rainy and the dry season.

Overall, the vertebrates that are more hit by vehicles are locally abundant, they are generalist species and are usually found in disturbed areas and/or forest edges. In conclusion, the most influential factors in the roadkill incidence are the vegetation, the road type and the season.

Introducción

Una de las consecuencias principales de la pérdida y modificación de las selvas tropicales durante el Antropoceno es la pérdida de biodiversidad (Dirzo *et al.*, 2014; Ellis, 2013; Malhi *et al.*, 2014). En el caso de los vertebrados terrestres, actividades humanas como la reducción o modificación de sus hábitats nativos y la sobreexplotación de especies han causado una disminución o extirpación de sus poblaciones y/o la extinción de especies (Dirzo *et al.*, 2014; Ellis, 2013).

La construcción de caminos y carreteras es una actividad que ha causado la deforestación, fragmentación y disminución de ecosistemas tropicales (Forman *et al.*, 2003). Los primeros caminos en existir eran senderos hechos por humanos y animales de manada para facilitar su movimiento (Forman *et al.*, 2003). Los caminos construidos más antiguos datan 4,000 a.n.e. en ciudades del Medio Oriente, India y Gran Bretaña. La mayoría de los imperios antiguos, como los griegos, persas, asirios, romanos, chinos, japoneses, mayas e incas, dedicaron muchos recursos humanos y materiales en la construcción de caminos (Forman *et al.*, 2003). Para 200 a.n.e., los romanos habían construido 80,000 km de caminos de piedras y cemento alrededor del Mediterráneo (Forman *et al.*, 2003). Los caminos servían para transportar personas y bienes alrededor del mundo (van der Ree *et al.*, 2015).

Actualmente, las carreteras cubren 64,000,000 km de la superficie de la tierra (CIA, 2013) y son empleados principalmente para el desarrollo urbano, actividades económicas y para aumentar las interacciones sociales (Forman *et al.*, 2003; van der Ree *et al.*, 2015). En la última década se ha duplicado en tamaño la red global de carreteras (Brady y Richardson, 2017), y para 2050 se estima que éstas y las vías de trenes aumentarán en un 60% adicional (Dulac, 2013).

Los caminos son un elemento espacial presente en la mayoría de los paisajes (Forman, 1998; van der Ree *et al.*, 2011). Desde inicios del siglo XIX hasta mediados del siglo XX, los geógrafos de transporte analizaban la estructura de la red de carreteras, centrándose en sus propiedades y efectos en el uso de suelo, la distribución y la competencia entre productores, manufactureros, distribuidores y consumidores (Coffin, 2007). Los únicos problemas que estudiaban eran los sociales y específicos de la carretera, como la erosión, el transporte de sedimentos, el drenaje y el mantenimiento (Forman *et al.*, 2003).

Las carreteras dividen a los ecosistemas fragmentándolos y lo unen para la sociedad humana (Forman y Alexander, 1998); por otro lado, al estar en constante interacción con el paisaje y sus elementos, los caminos tienden a modificar ambientalmente las zonas por donde pasan y sus alrededores (Coffin, 2007). El estudio de los efectos de caminos y carreteras sobre poblaciones y comunidades naturales y el medio ambiente inició en la década de 1920 con algunas publicaciones aisladas (van der Ree *et al.*, 2011). A partir de la década de 1970, debido a la conciencia ambiental surgida en la década anterior, aumentó el número de estudios sobre los efectos de caminos y carreteras, sobre todo de la contaminación del aire, en Alemania y partes de Estados Unidos (Forman *et al.*, 2003; Coffin, 2007).

Sin embargo, fue hasta 1981, aunado con el desarrollo de la Ecología del Paisaje, que se estableció formalmente la Ecología de Caminos o de Carreteras (Coffin, 2007; van der Ree *et al.*, 2011). El término fue utilizado primero en alemán *Straßenökologie* (Ellenberg *et al.*, 1981) y posteriormente fue traducido al inglés como *road ecology* (Forman, 1998; Forman y Alexander, 1998). La Ecología de Carreteras estudia la interacción entre los organismos y su ambiente con el sistema de caminos y carreteras, analizando efectos ecológicos de éstos sobre individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas (Forman *et al.*, 2003; van der Ree *et al.*, 2011).

La construcción y el uso de carreteras conlleva varios impactos tanto negativos como positivos (Laurance *et al.*, 2006; 2009). Al momento de construir una carretera, se pierde y modifica el hábitat, al usar explosivos y maquinaria de construcción una gran cantidad de individuos muere tanto de invertebrados como vertebrados, y se contaminan los cuerpos de agua cercanos (Spellerberg, 1998; Vie *et al.*, 2008). Una vez construida una carretera, algunos de los efectos directos que causa son: la invasión de especies exóticas y de patógenos, la contaminación del suelo y de cuerpos de agua debido al derrame de aceites, combustibles y otros contaminantes sobre el camino, la contaminación del aire por la emisión de gases y el ruido, la fragmentación del hábitat, el aislamiento de algunas poblaciones, los cambios en el comportamiento de la fauna –ya que atraen o repelen a ciertas especies–, y la mortalidad por atropellamiento (Laurance *et al.*, 2009; Spellerberg, 1998; Tok *et al.*, 2011). Los cambios en el comportamiento dependen de la especie debido a que, para algunos, la carretera produce un efecto de barrera al impedir el desplazamiento de individuos, principalmente para insectos, ciertas aves y algunos mamíferos (Arroyave *et al.*, 2006). Mientras que para otros, se presenta el efecto de borde, que incluye la presencia de especies de borde o generalistas (Arroyave *et al.*, 2006). Además de que otros factores, como el ruido generado en la carretera, también afectan la presencia y el desplazamiento de la fauna (Forman y Alexander, 1998) y su éxito reproductivo, sobre todo para aves y anfibios (Goosem, 1997; Reijnen *et al.*, 1996). De estos efectos mencionados que producen las carreteras, la mortalidad por atropellamiento de vertebrados, ya sea porque sufrieron una colisión con el vehículo o éste les pasó por encima y ocasionó su muerte, es el impacto más evidente que tienen sobre la fauna (Pacheco-Figueroa *et al.*, 2014).

Dicha mortalidad puede representar impactos a diferentes niveles además del mero hecho de la muerte de un individuo dado que los vertebrados terrestres realizan diversas

funciones ecológicas (*i.e.* dispersión de semillas, polinización, ciclaje de nutrientes, control de poblaciones), lo cual los hace fundamentales para mantener el equilibrio de los ecosistemas ya que nos proporcionan servicios ecosistémicos indispensables (Sekercioglu, 2006; Valencia-Aguilar *et al.*, 2013; Hocking *et al.*, 2014). Sin embargo, también se ha generado una pérdida de estas funciones y servicios debido a la defaunación, la pérdida y la modificación del hábitat causadas por las actividades humanas, entre ellas la construcción de carreteras (Vie *et al.*, 2008; Dirzo *et al.*, 2014).

Este estudio servirá para contribuir al conocimiento sobre las comunidades de vertebrados locales y para la conservación de éstos, así como de sus funciones ecológicas mencionadas anteriormente. Con la información obtenida se sabrá más acerca de una de las actividades humanas que está teniendo un impacto sobre la biodiversidad de estas selvas, y así se podrán implementar aquellas medidas de conservación que se consideren pertinentes para disminuir esta amenaza.

Antecedentes

La mortalidad por atropellamiento es el impacto más evidente que tienen las carreteras sobre la fauna (Pacheco-Figueroa *et al.*, 2014), por lo que su estudio es una de las bases de la Ecología de Carreteras y que ha sido ampliamente estudiado (Trombulak y Frissell, 2000; Forman *et al.*, 2003; van der Ree *et al.*, 2015). Los cálculos y mediciones de las tasas de atropellamiento iniciaron desde la década de 1920, aplicados en mamíferos de interés cinegético (Forman *et al.*, 2003; Kroll, 2015), enfocados sobre todo a cérvidos (Bellis y Graves, 1971; Rost y Bailey 1979; Nellemann *et al.*, 2001). Sin embargo, ninguna especie terrestre es inmune a esta amenaza ya que los invertebrados, en particular los insectos y, más evidentemente, los vertebrados mueren al impactarse con un vehículo al cruzar la carretera (Trombulak y Frissell, 2000).

La mortalidad por atropellamiento es un tema estudiado ampliamente en países como Estados Unidos, Australia y algunos países de Europa, como los Países Bajos (Forman y Alexander, 1998; Trombulak y Frissell, 2000; Forman *et al.*, 2003); sin embargo, existe poca información del efecto de las carreteras sobre la fauna para el neotrópico, a excepción de la región del Amazonas (Forman *et al.*, 2003; Van der Ree *et al.*, 2015). En México, esta rama de la Ecología comenzó a estudiarse a partir de 1991 (Polaco y Guzmán, 1991). Desde entonces, según González-Gallina y Benítez (2013), se han generado tres fuentes de información: las ponencias en congresos, las evaluaciones de impacto ambiental y los artículos de investigación; sin embargo, es necesario llevar a cabo un esfuerzo mayor para evaluar de manera más precisa la magnitud de la afectación a la fauna.

En los congresos relacionados con construcción de infraestructura (como el XXIV Congreso Mundial de Carreteras, México 2011, y el IAIA11-Impact Assessment and Responsible Development for Infrastructure, Business and Industry, Puebla 2011), y algunos

de ecología (como el IV Taller Internacional de Impactos de Infraestructuras Humanas sobre la Vida Silvestre en Latinoamérica, Tabasco 2011, y el IV Congreso Mexicano de Ecología: Conocimiento Ecológico para la Toma de Decisiones), se discute poco el impacto que tienen las carreteras sobre la fauna y las medidas de mitigación que podrían implementarse. Las evaluaciones de impacto ambiental proveen poca información confiable dado que suelen realizar evaluaciones sesgadas a favor del proyecto que se va a desarrollar (González-Gallina y Benítez, 2013). En cuanto a los artículos sobre la Ecología de Carreteras, éstos son escasos ya que sólo se han publicado alrededor de 15 artículos científicos sobre el tema. La mayoría de estos estudios se han realizado en 10 estados del país (Veracruz, Oaxaca, Michoacán, Sonora, Yucatán, Chiapas, Jalisco, Chihuahua, México y Quintana Roo) y se estudia principalmente mamíferos o alguna especie en particular (González-Gallina y Benítez, 2013; García, 2014; Köhler *et al.*, 2016). También se han realizado algunas tesis de licenciatura y de maestría sobre el tema (González-Gallina, 2011; García, 2014).

Los estudios que se han realizado de vertebrados o fauna en general en México han sido en Veracruz (Morales-Mávil *et al.*, 1997; González-Gallina, 2011; González-Gallina *et al.*, 2013), Nuevo León (Polaco y Guzmán, 1992), Oaxaca (Grosselet *et al.*, 2008), Chiapas (Pozo-Montuy y Bonilla-Sánchez, 2008) y Jalisco (Lara-Gómez, 2008). Éstos estimaron el número de individuos atropellados por día. En promedio 2.33 a 6.69 vertebrados son atropellados por día, siendo los anfibios y reptiles los más afectados (Grosselet *et al.*, 2008) y entre 290,175 y 2,031,225 mamíferos en todo el país (Polaco y Guzmán, 1992). Morales-Mávil *et al.* (1997) observaron una diferencia en el número de atropellados entre temporadas y tipos de vegetación, encontrando un mayor número de anfibios y mamíferos en la temporada seca y donde la vegetación era principalmente pastizal y acahual selvático, además de que reportan una correlación positiva entre el número de vehículos contados y la

mortalidad de individuos. Polaco y Guzmán (1993) afirman que los roedores fueron los mamíferos que más registraron y que encontraron un mayor número de atropellados en la temporada de lluvias y en los tramos rectos de la carretera.

Los artículos sobre el atropellamiento de alguna clase de vertebrados en particular han sido dos y fueron hechos en Michoacán. Uno de aves, que evaluó la correlación entre el número de aves atropelladas con el uso de pesticidas en zonas agrícolas cercanas, encontrando que los pesticidas reducen los reflejos de las aves y, por lo tanto, aumentan su probabilidad de ser atropelladas (Álvarez-Ramírez *et al.*, 2010). El otro artículo es sobre dos clases específicas de vertebrados, mamíferos y reptiles, el cual estimó el número de individuos atropellados cada cierta longitud de carretera (una muerte cada 11.6 km) y encontró que el mayor número de atropellados fue primero de mamíferos y, después, de reptiles, principalmente en secciones de la carretera donde había poca curva y la cobertura del dosel era mayor (Delgado-Trejo *et al.*, 2011). En Nuevo León se realizaron dos estudios sobre mamíferos: en uno se estimó el número de mamíferos atropellados al año en todo el país (Polaco y Guzmán, 1991) y en el otro se comparó el número de individuos encontrados en diferentes tipos de vegetación (Polaco y Guzmán, 1993). En Campeche se hizo una investigación que estimó el número de murciélagos atropellados cada día (13 murciélago cada 100 m en un día) y su impacto en la población de una cueva (Escobedo-Cabrera y Calmé, 2005). En Veracruz se publicó un artículo que se centraba en roedores, ya que fue el grupo más encontrado en otro estudio sobre vertebrados atropellados en general, y se compararon los individuos atropellados con las comunidades de roedores en los alrededores, registrando nueve especies en sitios cercanos a la carretera y 14 atropelladas (González-Gallina, 2011; González-Gallina *et al.*, 2015). Además, existe una revisión de felinos atropellados en todo

el país y se encontró una correlación positiva entre la densidad de carreteras y el número de individuos atropellados en cada estado (González-Gallina y Hidalgo-Mihart, 2018).

Los estudios sobre una especie en particular en México sólo han sido tres: uno en Sonora del berrendo, el cual confirma que los berrendos tienen una mayor probabilidad de ser atropellados si se ensanchan las carreteras (Castillo-Sánchez, 1999); otro en Nuevo León sobre la tortuga texana, que registra el número de tortugas atropelladas en un tramo de carretera, encontrando siete individuos de esta especie a lo largo de 194 km (Rendón y Polaco, 1996); y por último, un estudio del sapo de caña en Oaxaca, que estimó el número de individuos atropellados por día, 2.3 a 6.4 sapos en un tramo de 1 km, ya que es la especie más atropellada en la región (Becerril-Morales, 2001).

Tomando en cuenta que hay pocos estudios realizados en México sobre Ecología de Carreteras, es necesario generar más información sobre el impacto por atropellamiento que tienen las carreteras sobre los vertebrados para diseñar e implementar estrategias de mitigación apropiadas (Laurance y Balmford, 2013). Según Zimmermann *et al.* (2017), para aplicar de manera más efectiva las medidas de mitigación es necesario identificar el sitio y la temporada que tienen una incidencia de vertebrados atropellados más alta. En varios estudios se ha demostrado que los atropellamientos están agregados espacial y temporalmente debido a que están relacionados con los rasgos biológicos de las especies como su ámbito hogareño, las características de la carretera por ejemplo la velocidad de los vehículos que la transitan, el paisaje que se encuentra a los alrededores y/o las condiciones climáticas como la temperatura y la temporada de lluvias y seca (Gunson y Teixeira, 2015; Santos *et al.*, 2017). Al identificar estos patrones en este país, podrán establecerse puntos y momentos críticos (en inglés, *hotspots* o *hot moments*) para el diseño de medidas de mitigación adecuadas (Gunson y Teixeira, 2015).

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la mortalidad por atropellamiento de vertebrados terrestres en tramos de las carreteras Fronteriza y Ribereña al sureste de la Selva Lacandona, Chiapas, y relacionarla con las características del paisaje y de la carretera.

Objetivos particulares

1. Determinar la diversidad y composición de especies de vertebrados terrestres atropellados según la clase a la cual pertenecen y entre las temporadas de lluvias y seca.
2. Relacionar características de composición del paisaje a los lados de la carretera (tipo de vegetación) y características de la carretera (velocidad de los vehículos, forma de la carretera, reductores de velocidad) con la mortalidad de individuos y especies.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis

Las características del paisaje, la carretera y la temporalidad son factores relacionados con la diversidad y composición de especies de vertebrados terrestres atropellados.

Predicciones

1. Las carreteras afectan de diferente manera a cada clase de vertebrado. Los anfibios y reptiles serán los que presentan un mayor número de individuos atropellados. Esto se debe a que los anfibios van a cruzar las carreteras para migrar a cuerpos de agua donde se reproducen y los reptiles las utilizan como fuente de termorregulación. En cambio, las carreteras tienen un menor impacto sobre los mamíferos y las aves ya que las utilizan rápidamente como corredores de dispersión y fuentes de comida, además de que son de desplazamiento rápido, sobre todo las aves debido a que vuelan.
2. La composición del paisaje y las características de la carretera van a influir sobre el número de atropellados. En los sub-transectos de la carretera que estén adyacentes a vegetación con dosel como bosque conservado o bosque secundario se va a presentar una mayor incidencia de muertes que en sub-transectos con vegetación sin dosel como potreros, cultivos o poblados. La forma de la carretera, ya sea curva o recta, influye sobre la velocidad de los vehículos y, por lo tanto, el número de individuos atropellados. En tramos curvos, la velocidad de los vehículos va a ser menor que en las rectas, teniendo mayor oportunidad de esquivar algún animal que se cruza y, en consecuencia, va a haber menos atropellados.
3. Según la temporada, la diversidad de cada clase va a variar. En la temporada de lluvias va a haber una mayor cantidad de anfibios y reptiles atropellados debido a su búsqueda de cuerpos de agua para reproducirse, y de refugio de áreas inundables y

fuelle de termorregulaci3n, respectivamente. En la temporada seca la incidencia de aves atropelladas va a ser m1s alta dado que coincide con periodos de migraci3n. Los mam1feros tambi3n presentar1n un mayor n1mero de atropellados en la temporada seca debido a la alta movilidad que tendr1n por la b1squeda de alimento y agua, dado su escasez en esta temporada.

Métodos

Área de estudio

La Selva Lacandona se encuentra al sureste del país, ubicada entre los 16°04'12'' y 17°26'24'' latitud norte y los 90°22'48'' y 92°02'24'' latitud oeste, en una pequeña porción del estado de Tabasco y en el sureste del estado de Chiapas, México (Mendoza y Dirzo, 1999). En el estado de Tabasco abarca los municipios de Tenosique y Tenosique de Pino Suárez, y en Chiapas se encuentra en los municipios de Altamirano, La Independencia, Las Margaritas, Ocosingo, Palenque, Río Chancalá, Marqués de Comillas y San Juan Chancalaíto (Arriaga *et al.*, 2000).

La Selva Lacandona tenía una extensión original de 1.8 millones de hectáreas; en la actualidad sólo queda alrededor del 30% de esta cobertura (Frías y de la Maza, 2009). Ésta es el último remanente de bosque tropical perennifolio de gran extensión en México (Rzedowski y Huerta, 1978; Frías y de la Maza, 2009). De esta selva, 419,452 hectáreas se encuentran dentro de siete áreas naturales protegidas (ANP): las Áreas de Protección de Flora y Fauna Chankin, Nahá y Metzabok, el Monumento Natural Bonampak, y las Reservas de la Biosfera Lacan-Tun y Montes Azules (INE, 2000; Frías y de la Maza, 2009).

La Selva Lacandona pertenece al sistema Grijalva-Usumacinta, el cual es una de las regiones hidrológicas más extensas del país (1,550,200 ha) (INE, 2000). Las cuencas que conforman este sistema son las de los ríos Lacantún, Chixoy-Salinas, Usumacinta y Grijalva-La Concordia (INE, 2000).

Existen dos tipos de suelo principales en la Selva Lacandona: el leptosol lítico, con una profundidad en el suelo de 10 cm, y el nitisol háplico, con al menos 150 cm de profundidad, de acuerdo con la clasificación FAO-Unesco (1989) (Arriaga *et al.*, 2000). Las formaciones que predominan son rocas calizas con suelos delgados en fase crómica y

porciones orgánicas de texturas finas y medias de tonalidades negras, café rojizo o rojo y amarillento (rendzinas) (INE, 2000).

En la Reserva de la Biosfera Montes Azules, la temperatura media anual varía entre 24° y 26° C y la precipitación anual es de 1,500-3,500 mm (Mendoza y Dirzo, 1999; INE, 2000). Existen tres tipos de clima en la reserva: cálido húmedo, templado y semicálido templado húmedo, según la clasificación de Köppen (1884) (Arriaga *et al.*, 2000). El clima predominante es cálido húmedo con una temporada seca corta de febrero a mayo (Ramírez-Albores, 2009). Además, esta reserva presenta variaciones altitudinales que van de los 200 msnm en el Río Lacantún hasta 1,500 msnm en la meseta del Ocotol (INE, 2000). El tipo de vegetación principal que se encuentra en la región es el bosque tropical perennifolio (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963), y en menor medida hay bosque tropical subperennifolio, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, bosque ripario, jimales y sabanas (INE, 2000). La vegetación secundaria o acahuales es el tipo más frecuente, encontrándose en diferentes etapas de regeneración (Ramírez-Albores, 2009).

La Selva Lacandona en Chiapas, junto con las selvas al sur de Campeche y Quintana Roo, y la Selva El Petén en Guatemala y Belice, forman la Selva Maya, la cual es la selva tropical más amplia de Mesoamérica y la segunda en América, después de la Selva Amazónica (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992; Olivet y Asquith, 2004). La Selva Maya es considerada como una región importante para la conservación debido a su alta biodiversidad (Myers *et al.*, 2000). Además, alberga aproximadamente al 5.7% de las especies de vertebrados del planeta (Olivet y Asquith, 2004), y presenta un alto grado de endemismo de vertebrados (11 especies de mamíferos, 20 de aves, 40 de reptiles y 11 de anfibios) (Polaco y Guzmán, 1993). En particular, la Selva Lacandona, a pesar de abarcar el 0.4% del territorio mexicano, engloba el 9.4% de anfibios, 11% de reptiles, 24.8% de mamíferos, y 33% de aves

de México (INE, 2000; Hernández-Ordóñez *et al.*, 2014), siendo una Región Prioritaria para la Conservación de la Biodiversidad (Arriaga *et al.*, 2000).

Los habitantes más antiguos de la Reserva son los lacandones (INE, 2000). Desde la segunda mitad del siglo XX, han llegado inmigrantes de los Altos y del norte de Chiapas y otros estados de México a la región de Lacandona (INE, 2000). En el municipio de Ocosingo, en un área denominada “Zona Lacandona”, se encuentran otras poblaciones indígenas además de los lacandones, como los tzeltales, choles y tzotziles (Marion-Singer, 1991; INE, 2000). En la “Zona de Marqués de Comillas”, al sureste de la selva, la población es muy diversa tanto social como culturalmente, ya que hay personas de otros estados y de diferente origen étnico y hasta de Guatemala, que han sido expulsados de sus sitios de origen por diferentes razones (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992). En esta zona hay choles, tzotziles, tzeltales, zoques, chinantecos, mixtecos, tojolabales, nahuas, kekchís, quichés, cakchiqueles y mames refugiados guatemaltecos (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992), además de mestizos (INE, 2000). Las actividades diferentes que realizan todas estas poblaciones han sido implementadas en la selva, generando desequilibrios ambientales, económicos y sociales (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992). Las actividades que más se están practicando en esta zona son agropecuarias y, más recientemente, la exploración y extracción petrolera (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992).

A partir de 1981 llegaron refugiados guatemaltecos, los cuales se asentaron al sureste de la Selva Lacandona. En 1994, con el surgimiento del Ejército Zapatista de Liberación Nacional, en la porción oeste ocurrieron conflictos agrarios y desplazamiento de comunidades enteras hacia el interior de la selva (INE, 2000). Estos acontecimientos llevaron a problemas regionales como el crecimiento poblacional en la región y el establecimiento de nuevos asentamientos humanos, la búsqueda de tierras para sembrar, y el impacto sobre los

recursos naturales debido a la deforestación de la Selva Lacandona, los cuales ocasionaron la fragmentación del hábitat y la sobreexplotación de especies por la cacería de subsistencia y el tráfico ilegal (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992; Frías y de la Maza, 2009). También contribuyeron a que se introdujera la producción agropecuaria y forestal en la región, llevando consecuentemente a cambios en el uso del suelo (INE, 2000). Por todo esto, en las zonas fuera de las ANP se encuentra una matriz heterogénea de usos de suelo variados: principalmente cultivos de maíz y frijol y plantaciones de palma africana y, en menor medida, pastizal cultivado, agricultura de temporal, bosque conservado, potrero, cultivos agrícolas y vegetación secundaria (Montes de Oca *et al.*, 2015).

Debido a la emergencia del conflicto guerrillero en Guatemala, en 1982 se abrió la terracería a lo largo de la frontera con este país para construir una carretera que conectara Palenque con Comitán de Domínguez (Ascencio, 2008; Montes de Oca *et al.*, 2015). Esta carretera (México 307) es de tipo federal libre de dos carriles con un ancho de 6 metros y de una longitud de 482 km, se terminó de asfaltar en 1996 y se abrió oficialmente en el 2000 (Ascencio, 2008; Montes de Oca *et al.*, 2015). Esta carretera acercó a los habitantes de la región de Lacandona a servicios de salud, comercio, entre otros (Montes de Oca *et al.*, 2015). Además, la construcción de la carretera y otros caminos aceleró la colonización de la selva en algunas áreas (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992) y se intensificó la migración de campesinos hacia Marqués de Comillas, la cual es considerada como una zona de amortiguamiento para la selva (Marion-Singer, 1991). Se han observado dos patrones de distribución de la población en la región: uno a lo largo de la carretera, donde hubo desmontes para establecer parcelas agrícolas, y otro, representado por los ejidos y nuevos centros de poblaciones (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992). Debido a la colonización espontánea y la falta de planeación en la extracción forestal, la Selva Lacandona está amenazada principalmente por la

deforestación (Marion-Singer, 1991), las actividades agropecuarias y la exploración y extracción petrolera (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992).

Este estudio se llevó a cabo en la porción sureste de la Selva Lacandona (entre los 100 y 300 msnm), en los ejidos de Peña Blanca, Ixcán, 13 de septiembre y Loma Bonita, en el municipio de Ocosingo ($16^{\circ}08'N$, $91^{\circ}17'O$), y Boca de Chajul y Playón de la Gloria en el municipio de Marqués de Comillas ($16^{\circ}57' N$, $92^{\circ}06' O$). Estos ejidos están delimitados por el río Lacantún al norte y la frontera con Guatemala al sur (INE, 2000). Los muestreos se realizaron en sub-transectos de la carretera federal México 307 que se encontraban en los ejidos mencionados de Ocosingo y que van paralelos a la frontera con Guatemala (conocida localmente como carretera Fronteriza) y en los sub-transectos de la Ruta hacia Flor de Marqués de carretera estatal que pasa por los ejidos de Marqués de Comillas, que va paralela al río Lacantún (conocida localmente como carretera Ribereña; Figura 1).

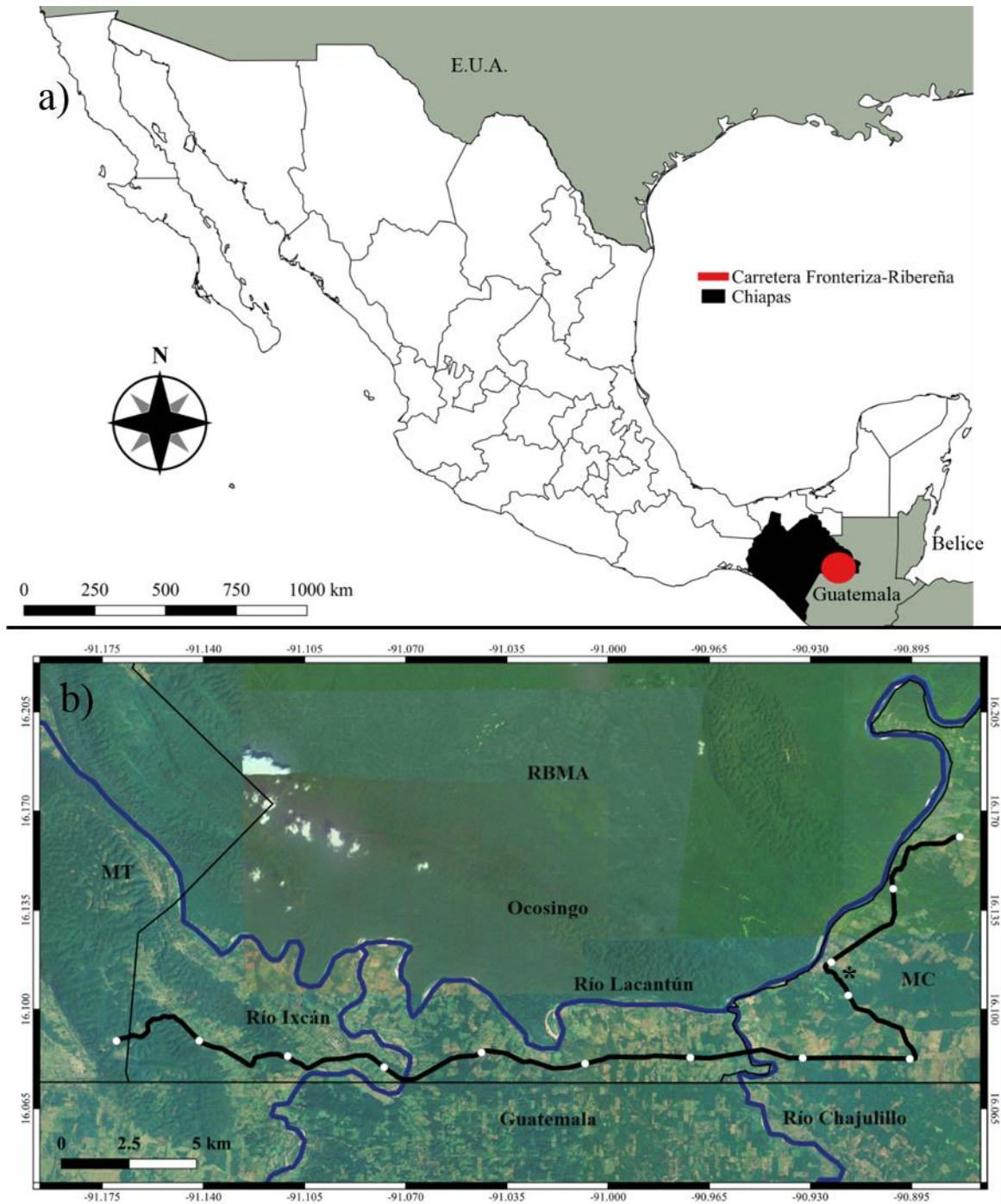


Figura 1. Mapa de la ubicación de las carreteras Fronteriza y Ribereña, Chiapas, México (a) y de los sub-transectos muestreados (la carretera está representada por la línea negra gruesa, los cuerpos de agua principales por las líneas azul gruesas y los puntos blancos indican el inicio y/o final de cada sub-transecto, el tramo marcado con un asterisco “*” no formó parte de la carretera muestreada) (b). (MC-municipio Marqués de Comillas; MT-municipio Maravilla Tenejapa; RBMA- Reserva de la Biósfera Montes Azules). (Mapa modificado de Google Earth 2019).

Diseño de muestreo

El muestreo se llevó a cabo a lo largo de un transecto de 44 km, el cual abarca las carreteras Fronteriza y Ribereña. Los 44 km se dividieron en 11 sub-transectos de 4 km cada uno (Figura 1). El muestreo consistía en caminar uno o dos sub-transectos por día –dependiendo de cuestiones logísticas–, buscando vertebrados atropellados (Santos *et al.*, 2011), y se realizaban en las mañanas de 7:00 a 11:00 h entre dos personas a ambos lados de la carretera (Hartmann *et al.*, 2011; González-Gallina *et al.*, 2013). Los muestreos se realizaron caminando ya que, aunque en carro o bicicleta se abarcaría mayores distancias, de esta manera es más probable que se detecten taxones de tamaño pequeños (*e.g.* anfibios, reptiles, murciélagos y roedores; Erritzoe *et al.*, 2003; Langen *et al.*, 2007). Los 44 km muestreados son consecutivos a excepción de un tramo de 2 km entre el sub-transecto 9 y 10 que pasa por el pueblo del ejido de Boca de Chajul. El periodo de muestreo abarcó la temporada de lluvias entre los meses de julio y agosto de 2018, y en la temporada seca entre marzo y abril de 2019. En cada temporada se realizaron cinco muestreos de cada uno de los 11 sub-transectos.

A cada individuo registrado se le tomó una foto y los siguientes datos: fecha, georreferencia utilizando un GPS (Garmin GPSMAP 60CSx), tipo de vegetación a los lados de la carretera (potrero, vegetación secundaria, selva conservada, asentamiento humano, cultivo con dosel, cultivo sin dosel y cuerpo de agua), diseño del tramo carretero (curva o recta), clase y especie. Una vez realizado el registro, los individuos se quitaron de la carretera para evitar la sobrestimación (Garriga *et al.*, 2012; Kioko *et al.*, 2015).

Para la identificación de las especies que no pudieron identificarse en campo, se utilizaron guías de campo y claves de identificación locales y regionales para cada clase: anfibios y reptiles (Campbell, 1998; Lee, 2000); aves (Dunn y Alderfer, 2008; Van Perlo, 2006); y mamíferos medianos y grandes (Reid, 1997). En los casos en que se encontraron

murciélagos y roedores, sus cráneos se limpiaron por derméstidos (Hefti *et al.*, 1980) y fueron identificados usando claves de identificación (Álvarez-Castañeda *et al.*, 2017). Se determinaron las especies de algunos restos de individuos por medio de fotografías con la ayuda de la Biól. Adriana González Hernández (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM); el M. en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo (Colección Nacional de Aves, Instituto de Biología, UNAM); y la M. en C. Julieta Vargas Cuenca (Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM).

Se registró la velocidad de los vehículos para cada uno de los 11 sub-transectos tomando la velocidad de al menos cinco vehículos cada dos kilómetros aleatoriamente de 7:30 a 10:30 h, y de 17:00 a 19:30 h (Köhler *et al.*, 2016) con un radar de velocidad (Bushnell Speedster III).

Análisis de datos

Cobertura de muestreo. Para garantizar que la diversidad de especies se evaluó adecuadamente para cada una de las clases de vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos) en los muestreos, se calculó un estimador de cobertura de muestreo (Chao y Jost, 2012) usando el software de iNEXT (Chao *et al.*, 2016). Este estimador de cobertura es sensible para especies con uno o dos individuos (*singletons* y *doubletons*; Chao *et al.*, 2016) y se obtiene a partir de la información contenida únicamente en las muestras, siendo más preciso y eficiente cuando la muestra es relativamente grande (Chao y Jost, 2012). Éste es calculado a partir de la fórmula:

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

siendo f_1 el número de especies con un solo individuo, f_2 el número de especies con dos individuos y n el tamaño de la muestra (Chao y Jost, 2012). El estimador nos indica la

probabilidad de registrar una especie previamente encontrada si el tamaño de la muestra aumenta en un individuo (Chao y Jost, 2012; Chao *et al.*, 2016).

Comparación con los listados taxonómicos de vertebrados terrestres de la Selva Lacandona.

Para estimar el porcentaje de especies de vertebrados terrestres registradas en los muestreos con respecto al total de especies registradas en la región, se realizó una revisión bibliográfica de las especies reportadas en la porción sureste de la Selva Lacandona. Se revisaron listas para cada clase: anfibios y reptiles (Hernández-Ordóñez *et al.*, 2014), aves (González-García, 1993; Carrara, 2014) y mamíferos (Medellín, 1994; Amin, 1996; Zarza, 2001; Cruz-Lara *et al.*, 2004; Towns *et al.*, 2013).

Distribución espacial de atropellamientos. Para evaluar la distribución espacial de los individuos atropellados y determinar la ubicación de los puntos de la carretera con mayor incidencia de atropellamiento se utilizó un programa llamado Siriema (Coelho *et al.*, 2014). En éste se calculó el estadístico de K de Ripley, el cual compara el patrón de dispersión o distribución de los individuos atropellados con una dispersión aleatoria; si presenta una diferencia significativa en esta comparación, esto quiere decir que los individuos están agregados (Ripley, 1981; Gunson y Teixeira, 2015).

El estadístico es calculado de la siguiente manera: se centra un círculo con un radio determinado, en este caso fue de 500 m (Maschio *et al.*, 2016; Moroney, 2018), alrededor de un individuo atropellado y se suman otros atropellados dentro del círculo, esto se realiza para cada individuo (Figura 2). Dado que la longitud de la carretera dentro de los círculos varía para cada individuo, el número de vertebrados atropellados dentro del círculo es multiplicado por un factor de corrección que toma en cuenta la longitud de la carretera dentro de ese círculo. Cuando se evaluaron todos los individuos atropellados, los resultados se suman para calcular la intensidad de la dispersión para la escala que se está evaluando, es decir, la medida

del radio. Para comparar diferentes tramos de la carretera, esta última suma es multiplicada por la longitud total de la carretera y dividida por $n(n-1)$. El análisis es repetido con medidas crecientes del radio; en este estudio se aumentó 500 m a cada cálculo hasta llegar a la longitud total (Maschio *et al.*, 2016; Moroney, 2018) para evaluar la ocurrencia del patrón de dispersión en múltiples escalas (Coelho *et al.*, 2014). El cálculo se realizó con la siguiente fórmula:

$$K(r) = \frac{D}{n(n-1)} \sum_{i=1}^n \frac{2r}{C_i(r)} \sum_{j \neq i} f_{ij}$$

donde: $K(r)$ es el estadístico K para la escala r , D es la longitud de la carretera, n es el número de individuos atropellados, r es el radio (que para estos análisis fue de 500 m), i es un individuo, j es otro individuo, $C_i(r)$ es la longitud de la carretera dentro del círculo centrado en un individuo i con un radio r , f_{ij} es el índice igual a cero si j está fuera del círculo con un radio r y centrado en i o igual a uno si j está dentro del área.

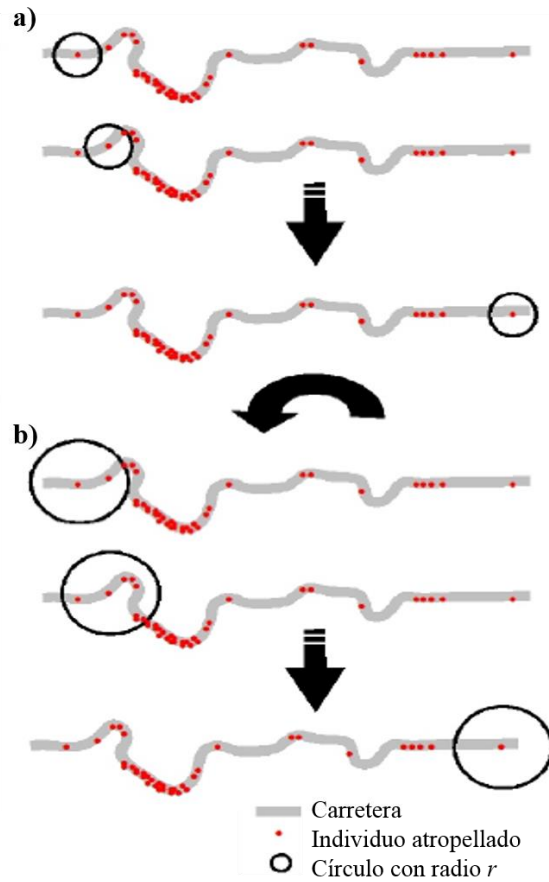


Figura 2. Diagrama del estadístico K de Ripley. En la evaluación del estadístico en la primera escala con el radio inicial r , se centra un círculo con un radio determinado alrededor de un individuo atropellado y se suman otros atropellados dentro del círculo y esto se realiza para cada individuo (a). El análisis es repetido con medidas crecientes del radio hasta llegar a la longitud total (b). (Imagen modificada de Coelho *et al.*, 2014).

Para interpretar las escalas diferentes que se utilizan y la significancia de los patrones de dispersión posibles, se utilizó esta función:

$$L(r) = K(r) - K_s(r),$$

siendo $L(r)$ la diferencia entre el valor de K observado con un radio r y el valor de K simulado con r , $K(r)$ es el valor de K observado con un radio r y $K_s(r)$ es el valor de K medio obtenido por las permutaciones de los eventos, que para este estudio fueron 1000 con límites de confianza del 95% (Coelho *et al.*, 2014).

Una vez que se comprobó la significancia de los patrones de dispersión, se realizó un análisis de identificación de puntos críticos (HotSpot Identification) para ubicar las secciones de la carretera donde hubiese una intensidad mayor de individuos atropellados (Teixeira *et al.*, 2013b; Coelho *et al.*, 2014). Este análisis se realizó dividiendo el tramo de la carretera en segmentos de una longitud igual, que en este caso fue en 500 segmentos de 93 m cada uno. Después, se trazó un círculo con un radio de 500 m a partir del punto central del primer segmento y todos los valores atribuidos a cada individuo atropellado en el área del círculo se sumaron; en este estudio, a todos se les atribuyó un valor de uno. La suma se multiplicó por un factor de corrección igual al usado para calcular la K de Ripley. El siguiente círculo se trazó a partir de la mitad del siguiente segmento y se volvió a sumar los individuos y multiplicar por el factor de corrección, y así se hizo para los siguientes segmentos. Esto generó un valor de intensidad de dispersión de individuos atropellados para cada segmento con esta fórmula

$$H_i(r) = 2r/C_i(r) \sum_{j=1}^n f_{ij}$$

donde $H_i(r)$ es el valor de dispersión para el punto i en la escala r , n es el número de individuos atropellados, r es el radio definido, i es el punto en la carretera, j es el individuo atropellado, $C_i(r)$ es la longitud de la carretera dentro del círculo con radio r centrado en un punto i , f_{ij} es el índice igual a cero si j está fuera del círculo de radio r centrado en i o igual al valor atribuido si j está adentro del área del círculo (Coelho *et al.*, 2014).

Para evaluar la significancia de la dispersión de cada punto, se utilizó esta función:

$$HS = H_i(r) - H_s(r) ,$$

siendo $H_s(r)$ el valor medio de H obtenido por las simulaciones de la distribución al azar de los eventos, que para este estudio fueron 1000 con límites de confianza del 95% (Coelho *et al.*, 2014).

En el programa Siriema, ambos análisis se hicieron con la opción de 2D, la cual mantiene la bidimensionalidad del diseño de la carretera y, consecuentemente, la ubicación exacta de los individuos atropellados; con esto no se aumentó la distancia entre individuos como hubiera pasado si se hubiera convertido la carretera en una línea recta (Coelho *et al.*, 2008; Coelho *et al.*, 2014). Estos análisis se hicieron para cada clase de vertebrados y para todos en conjunto. Si no se observaba un patrón de dispersión agregado de los individuos a lo largo de la carretera, no se procedió con el análisis de puntos críticos (Moroney, 2018).

Análisis de características del paisaje y de la carretera. Para determinar la relación de la composición del paisaje (el tipo de vegetación) y las características de la carretera (el diseño de la carretera, los reductores de velocidad y la velocidad de los vehículos) con la incidencia de especies e individuos atropellados, se realizó un análisis de componentes principales con las siguientes variables: número de especies, número de individuos, número de reductores de velocidad (baches, topes, estrechamiento de los carriles), velocidad promedio de los vehículos, porcentaje de tramos recto y curvo, y porcentaje de vegetación con dosel (bosque secundario, bosque viejo, plantaciones de palma y hule) y sin dosel (asentamiento humano, potrero, cultivo de maíz, frijol); esto se realizó para cada sub-transecto de la carretera muestreada. Para obtener estas variables se utilizaron imágenes satelitales de Google Earth (2019) para contar y estimar por sub-transecto el número de especies, individuos y reductores de velocidad, el porcentaje de tramos rectos y curvos, y el porcentaje de vegetación con y sin dosel. Además, se calculó el promedio de la velocidad de 15 vehículos de cada sub-transecto.

Este análisis se empleó con el fin de reducir las variables en variables compuestas o ejes e identificar cuáles tienen mayor importancia sobre la incidencia de animales atropellados. Con los componentes principales resultantes, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman para ver la intensidad de la relación entre éstos y las variables de la carretera y el paisaje con la rutina 'vegan' del programa R 3.5.2 (Oksanen *et al.*, 2016).

Comparación temporal de atropellamientos. Para determinar cambios en la estructura de las comunidades de las clases de vertebrados atropellados entre la temporada de lluvias y la seca se realizaron curvas de rango-abundancia, graficando la abundancia relativa de cada especie en una escala logarítmica (\log_{10}), contra el rango de especies (ordenadas de mayor a menor según el número de individuos por especie) (Magurran, 2004).

Con el fin de determinar diferencias estadísticas en la abundancia y la riqueza de especies para cada clase entre las temporadas de muestreo, se utilizó el estadístico no paramétrico de U de Mann-Whitney con el programa R 3.5.2 (Pozo-Montuy y Bonilla-Sánchez, 2008).

Resultados

Abundancia, riqueza y cobertura de muestreo

Se registraron 759 individuos pertenecientes a 101 especies de vertebrados (Anexo 1). La clase con un mayor número de individuos registrados fueron los anfibios con 427 individuos (representando el 56% del total de organismos encontrados), seguido por las aves con 140 (19%), los reptiles con 115 (15%) y los mamíferos con 77 individuos (10%) (Figura 3). Asimismo, la clase con una riqueza mayor fue la de las aves con 37 especies, después los reptiles con 33, seguida de los mamíferos con 19 y finalmente los anfibios con 12 especies (Cuadro 1). Del total de individuos atropellados, únicamente no fue posible identificar el 10.7% de éstos a nivel de especie.

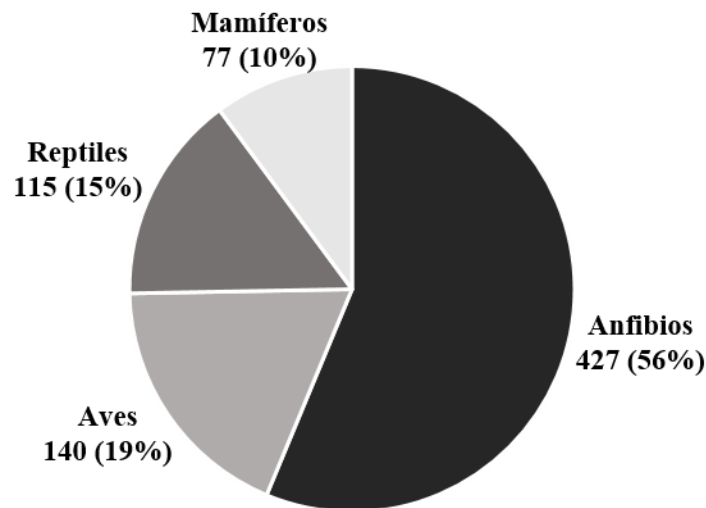


Figura 3. El número de individuos registrados y su porcentaje respecto al total de registros en este estudio según la clase, incluyendo a los individuos que no fueron identificados hasta el nivel de especie.

El número de especies de reptiles identificadas en el estudio, respecto a las especies de esta clase registradas para la región, representa casi la mitad de éstas (47.8%). Las especies de anfibios encontradas son un tercio de las de la región (33.3%), y las de los mamíferos y las aves son pocas en comparación con las listas de la región (13.9% y 10.4%,

respectivamente). Según los estimadores de cobertura de muestreo de cada clase, se han encontrado la mayoría de las especies posibles en los muestreos, ya que los estimadores obtenidos estuvieron por encima del 80%, sobre todo el de los anfibios que tuvo una cobertura de 98.7% (Cuadro 1).

Cuadro 1. El número de individuos encontrados (N), el número de especies observadas (S obs), el estimador de la cobertura de la muestra (C. hat %), el número de especies registradas para la región (S esp) y la proporción de especies registradas en este estudio del total de especies de la región (S esp %).

Clase	N	S obs	C. hat (%)	S esp	S esp (%)
Anfibios	398	12	98.7	36	33.3
Reptiles	108	33	90.0	69	47.8
Aves	126	37	83.4	356	10.4
Mamíferos	47	19	81.3	137	13.9

En el caso de los anfibios, el sapo de caña (*Rhinella horribilis*) fue la especie más atropellada (170), siendo también la que tuvo un mayor número de registros para todos los vertebrados, seguida de la rana arborícola (*Smilisca baudinii*; 101) y la tercera especie más registrada fue el sapo costero (*Incilius valliceps*; 93); se registraron cinco especies de anfibios con únicamente un individuo. Para los reptiles, las especies con el mayor número de individuos atropellados fueron el basilisco rayado (*Basiliscus vittatus*; 12), después la nauyaca terciopelo (*Bothrops asper*; 10) y posteriormente la boa constrictor (*Boa constrictor*; 8); se encontraron 11 especies con sólo un registro. Las aves más abundantes fueron el chotacabras pauraque (*Nyctidromus albicollis*; 37), el semillero aliblanco (*Sporophila americana*; 13) y el zorzal cola canela (*Catharus guttatus*; 10); registrando 21 especies de aves con un individuo. En el caso de los mamíferos, el tlacuache cuatrojos gris (*Philander opossum*) fue la especie más atropellada (9), seguida del ratón mexicano (*Peromyscus*

mexicanus; 8) y del conejo tropical (*Sylvilagus brasiliensis*; 5); se encontró un solo individuo de nueve especies de mamíferos (Anexo 1).

Distribución espacial de atropellamientos

Con los resultados obtenidos con la K de Ripley pudo observarse que todos los vertebrados en conjunto, los anfibios, los reptiles y las aves tienen una distribución espacial no aleatoria (Figura 4); mientras que, los mamíferos por sí solos presentaron una distribución aleatoria (Figura 4-d). Por lo anterior, no se calcularon los puntos críticos para los mamíferos pero sí se obtuvieron puntos para los vertebrados en conjunto y para los anfibios, los reptiles y las aves por separado.

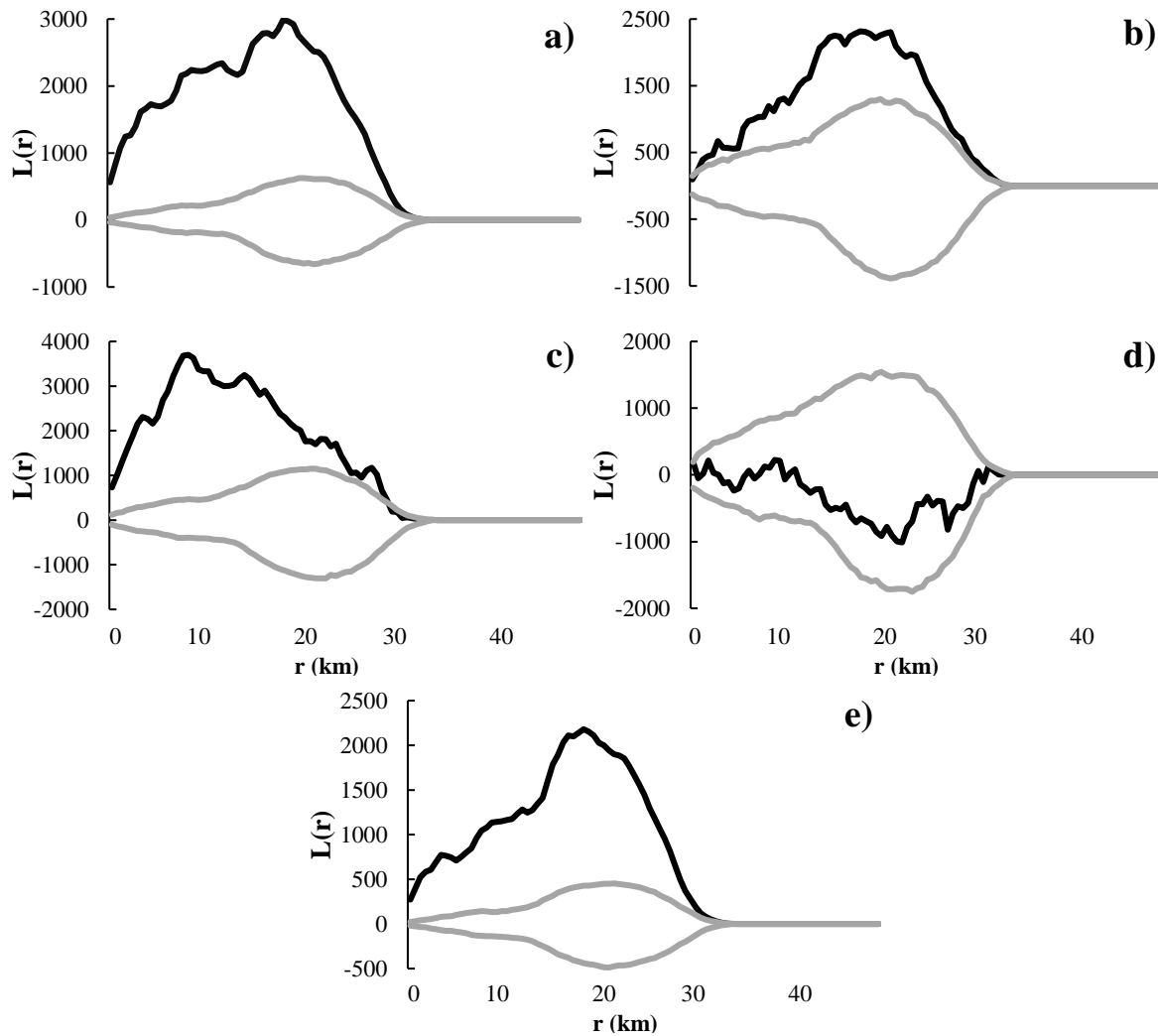


Figura 4. Los resultados obtenidos para la K de Ripley a lo largo de la carretera para los anfibios (a), reptiles (b), aves (c), mamíferos (d) y los vertebrados (e). Los valores de K , siendo $L(r)$ la diferencia entre el valor de K observado y el valor de K simulado con un radio r , están representados por la línea negra y los límites de confianza inferior y superior por las líneas grises.

Los anfibios se encontraron en 14 puntos en los sub-transectos T3, T4, T5, T7 y T9 (Figura 5-a); los reptiles, en 8 puntos en los sub-transectos T1, T3, T4, T5, T6 y T9 (Figura 3-b); y las aves, en 12 puntos en los sub-transectos T2, T5, T7, T8 y T9 (Figura 5-c). Todos los vertebrados mostraron 12 puntos críticos en los sub-transectos T3, T4, T5, T7, T8 y T9 (Figura 5-d).

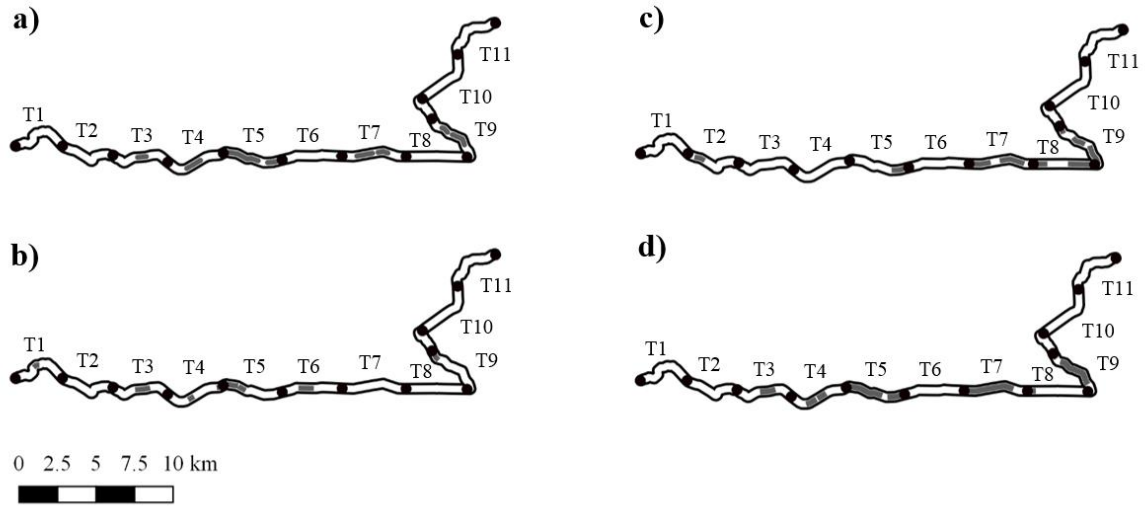


Figura 5. Los puntos críticos (en color gris) a lo largo de la carretera muestreada separada por sub-transectos numerados (los puntos negros indican el inicio y/o final de cada sub-transecto) para los anfibios (a), los reptiles (b), las aves (c) y los vertebrados (d).

En el análisis de componentes principales, los dos primeros ejes (CP1 y CP2) explican 76.3% de la variación (CP1-52.6% y CP2-23.8%). En el caso del CP1, este eje está positivamente relacionado con el porcentaje de carretera recta, vegetación sin dosel y el número de individuos; mientras que está negativamente relacionado con el porcentaje de vegetación con dosel. El CP2 está relacionado positivamente con el número de reductores de velocidad y negativamente relacionado con la velocidad promedio (Figura 6; Cuadro 2).

En el caso de los sub-transectos 1, 2, 3, y 4, éstos se explican mejor con el porcentaje de vegetación con dosel a los lados y la forma curva de la carretera. Por otro lado, los sub-transectos 10 y 11 se explican con la presencia de reductores de velocidad, y los 6 y 8 con la velocidad promedio. Los sub-transectos 5, 7 y 9 con la forma recta de la carretera, la vegetación a los lados sin dosel, el número de individuos y el número de especies (Figura 6).

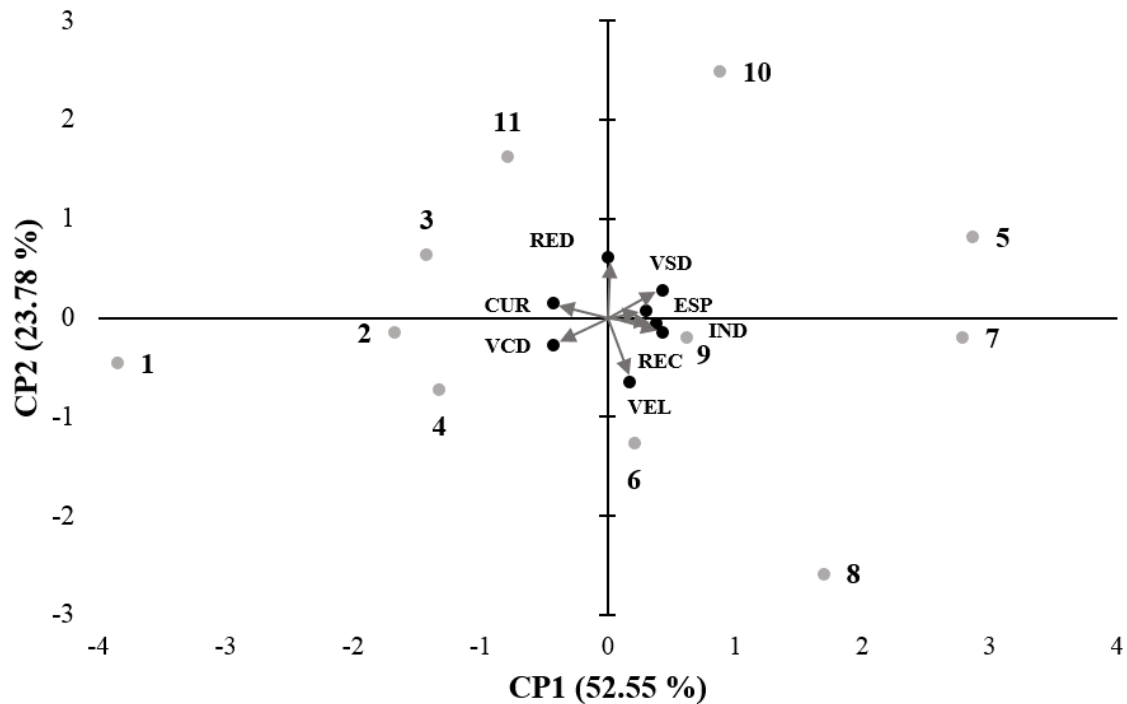


Figura 6. Los resultados del análisis de componentes principales 1 y 2 para cada tramo (los puntos grises con números) y para cada variable (los puntos negros con etiquetas: CUR-forma curva, REC-forma recta, RED-reductores de velocidad, VCD-vegetación con dosel, VSD-vegetación sin dosel, ESP-número de especies, IND-número de individuos).

Cuadro 2. Los valores obtenidos de la correlación de Spearman entre los componentes principales y las variables del paisaje y la carretera (PCA eje-1 – componente principal 1; PCA eje-2 – componente principal 2). * = $P < 0.01$, ** = $P < 0.001$.

Variable	PCA eje-1	PCA eje-2
Porcentaje de curva	0.59	0.27
Porcentaje de recta	0.90**	-0.02
Porcentaje de vegetación con dosel	-0.79*	-0.58
Porcentaje de vegetación sin dosel	0.79*	0.58
Velocidad promedio	0.31	-0.81*
Número de reductores de velocidad	-0.07	0.85*
Número de especies	0.50	0.28
Número de individuos	0.78*	-0.22

Comparación temporal de atropellamientos

En las temporadas de lluvias y seca, las especies de anfibios con mayor abundancia fueron las mismas: el sapo de caña, el sapo costero y la rana arborícola. La presencia del resto de las especies varió entre temporadas, a excepción de la rana leopardo (*Lithobates brownorum*) y la rana verde (*L. vaillanti*) que estuvieron presentes en ambas temporadas. La pendiente de

la curva de rango-abundancia para esta clase en la temporada seca fue más pronunciada que en la de lluvias, indicando una mayor dominancia por parte del sapo de caño y el sapo costero en la temporada seca y una mayor diversidad en la temporada de lluvias (Figura 7-a).

En el caso de los reptiles, el basilisco rayado fue la especie con mayor abundancia en la temporada de lluvias y la nauyaca terciopelo en la temporada seca. Según lo observado en las curvas para esta clase, la temporada de lluvias presentó una equitatividad mayor dado que la pendiente de la curva es menos pronunciada (Figura 7-b).

Las especies de aves con mayor abundancia en la temporada de lluvias fueron el chotacabras pauraque y el semillero aliblanco, en la temporada seca fueron superadas por dos especies migratorias: el zorzal cola canela y el maullador gris (*Dumetella caroliensis*). A diferencia de las otras clases, la curva de la temporada de lluvias fue la que presentó una pendiente más empinada que la seca, ya que hubo una dominancia por parte del chotacabras pauraque y a que se encontró un mayor número de especies con más de un individuo en la temporada seca, mostrando una diversidad mayor en esta temporada (Figura 7-c).

En ambas temporadas, los tlacuaches del género *Didelphis* sp. fueron los mamíferos atropellados más encontrados; sin embargo, no se logró distinguir a cuál de las dos especies de *Didelphis* sp. de la región (*Didelphis virginiana* y *Didelphis marsupialis*) pertenecían los restos encontrados. La especie de tlacuache que pudo identificarse (*Philander opossum*) también tuvo una abundancia alta en las dos temporadas, superada en las lluvias por el ratón mexicano. La curva de rango-abundancia de la temporada seca presentó una pendiente más pronunciada y corta que la de lluvias, indicando que en esta temporada la diversidad fue mayor (Figura 7-d). En la temporada seca se encontraron varios tlacuaches hembras del género *Didelphis* y de la especie *Philander opossum* que tenían crías en su marsupio, además de un juvenil del género *Didelphis*.

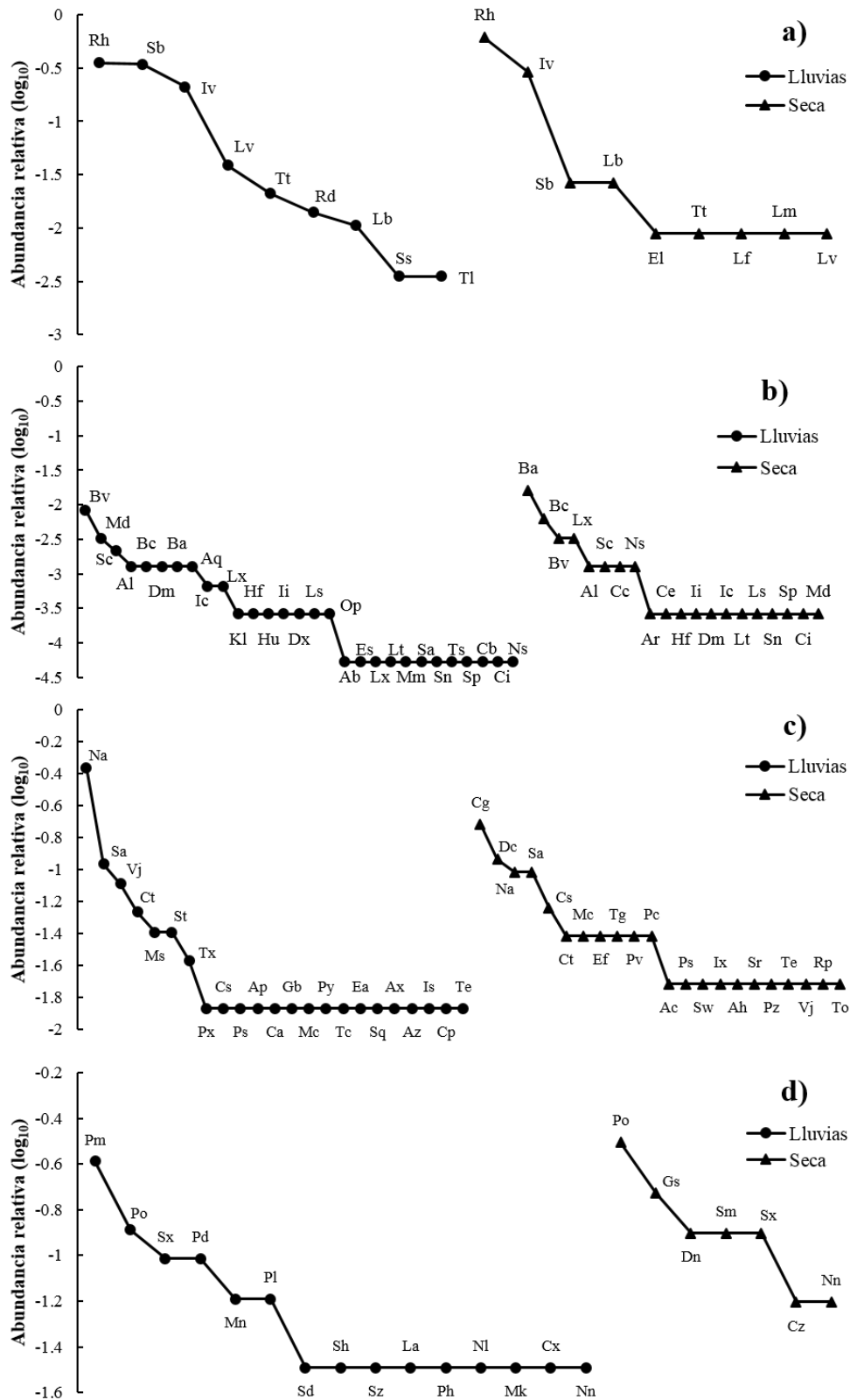


Figura 7. Comparación de las curvas de rango-abundancia para anfibios (a), reptiles (b), aves (c) y mamíferos (d), según la temporada de lluvias (a la derecha y con puntos) y la temporada seca (a la izquierda y con triángulos). El código de cada especie se encuentra en el Anexo 1.

Comparando las temporadas, el número de especies de anfibios fue el mismo, el de aves sólo fue uno menos en la temporada seca, los reptiles tuvieron un tercio menos en la seca y los mamíferos, la mitad de especies menos en la misma temporada. En cuanto a la abundancia entre temporadas, las aves tuvieron el 69 % de individuos en la temporada seca en comparación con la de lluvias, los reptiles y mamíferos tuvieron la mitad, y los anfibios, el 40 % (Cuadro 3). Con los valores obtenidos con la prueba U de Mann-Whitney se encontró que únicamente la riqueza y la abundancia de los anfibios ($U = 99$, $Z = 0.01$ y $U = 101.5$, $Z = 0.008$, respectivamente) y la abundancia de los reptiles ($U = 97.5$, $Z = 0.02$) fueron significativamente diferentes entre la temporada de lluvias y seca (Cuadro 3).

Cuadro 3. Los resultados de la prueba de la U de Mann-Whitney (U) para la comparación entre el número de especies registradas (S) y el número de individuos atropellados (N) entre temporada por clase. * = $Z < 0.05$, ** = $Z < 0.01$.

Clase	Parámetro	Temporada		U
		Lluvias	Seca	
Anfibios	S	9	9	99*
	N	286	115	101.5**
Reptiles	S	30	20	90
	N	72	36	97.5*
Aves	S	23	22	60.5
	N	74	51	71
Mamíferos	S	15	7	77.5
	N	31	16	78.5

Discusión

En este estudio se encontró una alta diversidad de especies atropelladas, comparado con otros artículos realizados en el país. Según los resultados obtenidos, se registró una mayor abundancia de anfibios y una mayor riqueza de aves. De las especies más encontradas, éstas son consideradas de amplia distribución como el sapo de caña, el basilisco rayado y los tlacuaches, mientras que eran escasas las especies registradas de distribución restringida como las especies que se encuentran principalmente en bosque primario o secundario, por ejemplo: el abaniquillo verde (*Anolis biporcatus*), el colibrí ermitaño enano (*Phaethornis striigularis*) y el tepezcuinle (*Cuniculus paca*; Anexo 1). Las variables de la vegetación a los lados y el diseño de la carretera fueron las que presentaron una mayor influencia sobre la incidencia de vertebrados atropellados. Además, se encontró una variación temporal en la diversidad y composición de especies, sobre todo para los anfibios y los reptiles.

Abundancia, riqueza y cobertura de muestreo

En la mayoría de los estudios que se realizan sobre animales atropellados, sobre todo los que determinan las tasas de mortalidad de individuos atropellados durante cierto tiempo o en una distancia determinada, tienden a subestimar la mortalidad de los individuos debido a que no toman en cuenta ciertos sesgos (Slater, 2002). Hay principalmente dos fuentes de sesgo para poder registrar una mayor cantidad de individuos o especies: la persistencia o la tasa de remoción de los cadáveres y la probabilidad de detección (Prosser *et al.*, 2008). La persistencia de los cadáveres depende de la actividad de los carroñeros, el clima (Slater, 2002), el flujo vehicular (Teixeira *et al.*, 2013a), y el tamaño del cadáver (Santos *et al.*, 2016). Por otro lado, la probabilidad de detección está influida por factores como el método de muestreo utilizado, el tamaño del cadáver (Santos *et al.*, 2016), la cantidad de vegetación

presente a los lados de la carretera, y la habilidad del investigador para encontrar cadáveres (Hobday y Minstrell, 2008; Teixeira *et al.*, 2013a).

En el muestreo realizado para este estudio la principal fuente de sesgo pudo haber sido la persistencia de los cadáveres ya que la actividad de carroñeros fue visible, sobre todo durante el día por el zopilote negro (*Coragyps atratus*) y las hormigas; puede asumirse que posiblemente también participaron en esta actividad los gatos domésticos y zorros durante la noche dado que se observaron individuos en las cercanías y han sido reportados en otros estudios (Slater, 2002; Ratton *et al.*, 2014). Además, en los días en que llovía, en especial durante la temporada de lluvias, y en los tramos de la carretera donde el flujo vehicular era mayor, la persistencia de animales de tamaño pequeño, como anfibios, aves y algunos mamíferos, disminuía (Teixeira *et al.*, 2013a). Este tipo de error podría haberse disminuido si se hubieran muestreado todos los tramos de la carretera diariamente, ya que los cadáveres permanecen aproximadamente dos días (Santos *et al.*, 2016). Sin embargo, en este muestreo cada sub-transecto se recorrió una vez por semana por cuestiones logísticas.

La probabilidad de detección como fuente de sesgo fue reducida por el hecho de que los muestreos se realizaron caminando, lo cual aumentó la probabilidad de detección de individuos pequeños que pueden pasar fácilmente desapercibidos si se utilizan otros métodos como ir en bicicleta o en un carro (Slater, 2002; Santos *et al.*, 2016). Sin embargo, otro evento que no es considerado en los muestreos en general es que hay individuos que son atropellados y logran desplazarse y morir lejos de la carretera, sin ser vistos por el investigador que muestrea sobre la carretera (Teixeira *et al.*, 2013a); Baker *et al.* (2004) estimaron que durante 7 años de monitoreo, el 31.5% de cadáveres se encontraban lejos de la carretera. En el caso de este estudio, el muestreo se limitó a la carretera y los acotamientos exclusivamente y no se tomó en cuenta este aspecto.

Otra fuente de sesgo observada que obstaculiza la identificación de especies es el grado del daño presentado en los ejemplares debido al impacto con los vehículos y al constante paso de éstos sobre los cadáveres. Esto pudo comprobarse en el caso de varios individuos que no pudieron identificarse a nivel de especie debido a la dificultad presentada para reconocer características particulares de las especies en ejemplares dañados.

Para el número de individuos encontrados en este estudio (759), la riqueza de especies es alta (101) en comparación con otros estudios que reportaron una abundancia similar a la registrada en este estudio (Cervantes-Huerta *et al.*, 2017) o que registraron más del doble de individuos pero que encontraron alrededor de la mitad de las especies identificadas en este muestreo (Gryz y Krauze, 2008; Attademo *et al.*, 2011; Garriga *et al.*, 2012). De los artículos que obtuvieron resultados similares en cuanto a riqueza, uno registró 100 especies para más de 32,000 individuos en un humedal en Canadá (Ashley y Robinson, 1996) y otro, 92 especies de 869 vertebrados en una selva de Brasil, sin registrar anfibios (Coelho *et al.*, 2008).

Comparado con los estudios realizados en México que han cuantificado la riqueza y la abundancia de las cuatro clases de vertebrados atropellados y que han recorrido la carretera caminando (Morales-Mávil *et al.*, 1997; Cervantes-Huerta *et al.*, 2017), este muestreo ha sido en el que se ha encontrado la riqueza y abundancia de especies más alta. Esta diferencia de resultados puede deberse principalmente a que este estudio se realizó en una región con una diversidad de especies alta (Arriaga *et al.*, 2000; Olivet y Asquith, 2004). Hay que señalar que otros estudios en México que realizaron sus muestreos con algún vehículo, registraron riquezas y abundancias mucho menores al resto (Pozo-Montuy y Bonilla-Sánchez, 2008; García, 2014). La única excepción fueron unos estudios que se llevaron a cabo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, la cual también es una región con una diversidad de vertebrados

alta, en los que los muestreos fueron realizados en carro y obtuvieron una abundancia alta (947 individuos; González-Gallina, 2011; González-Gallina *et al.*, 2013).

En el estudio de vertebrados atropellados más cercano al sitio donde se realizó este estudio, que se llevó a cabo en la cuenca baja del río Usumacinta ubicada al noreste de Chiapas, se encontraron únicamente seis especies de reptiles, aves y mamíferos, respectivamente, con 114 individuos de tamaño grande, ya que el muestreo se realizó por carro y no se registraron anfibios. En cuanto a los mamíferos, ambos estudios comparten las especies a excepción del mono aullador (*Alouatta pigra*) y el oso hormiguero mexicano (*Tamandua mexicana*), que no se encontraron en estos muestreos. En los muestreos realizados en ese estudio se registraron aves carroñeras y riparias, compartiendo con este estudio sólo el zopilote negro y el género *Sporophila*. De reptiles, ellos encontraron adicionalmente individuos de la tortuga jicotea (*Trachemys scripta*) y de la iguana rayada (*Ctenosaura similis*; Pozo-Montuy y Bonilla-Sánchez, 2008).

El método de muestreo utilizado también pudo ser la razón principal por la cual se encontró una mayor cantidad de anfibios en comparación con las otras clases de vertebrados. Este resultado coincide con otros estudios que también emplearon el método de muestreo de caminar y que, de igual manera, reportaron una incidencia de anfibios atropellados más alta que para otros vertebrados (Ashley y Robinson, 1996; Dodd *et al.*, 2004; Gryz y Krauze, 2008; Attademo *et al.*, 2011). Es importante señalar que los anfibios son considerados la clase de vertebrados con mayor mortandad por atropellamiento en muchas regiones (Glista *et al.*, 2008; Gerow *et al.*, 2010) y puede que sea la clase más impactada por esta amenaza a nivel mundial (Coelho *et al.*, 2012). En general, la herpetofauna puede ser el tipo de vertebrado más afectado por las carreteras en ciertas regiones debido a su escasa o poca vagilidad y a que no perciben el peligro que presenta el paso de vehículos (Ashley y

Robinson, 1996). Además, el uso del hábitat a los lados de la carretera por parte de estos animales, sobre todo cuando existe la presencia de cuerpos de agua, es otro factor que contribuye a la alta mortalidad de los anfibios (Attademo *et al.*, 2011) debido a que parte de su ciclo de vida es acuática y a que la reproducción de una gran número de las especies es externa, llevándose a cabo dentro del agua (Vitt y Cadwell, 2009).

A pesar de que se encontró una proporción pequeña de las especies registradas para la región, sobre todo en el caso de anfibios (33%), es poco probable encontrar varias especies reportadas (López-Herrera *et al.*, 2016) debido a sus características específicas, como que son especies que sólo se encuentran en sitios de bosque viejo con poca perturbación como las salamandras o especies del género *Craugastor*. A diferencia de las especies que sí se registraron, las cuales presentan características como que son de hábitos terrestres como el sapo de caña, la rana de bigotes (*Leptodactylus fragilis*) y la ranita hojarasca (*Leptodactylus melanonotus*; Campbell, 1998; Hernández-Ordóñez *et al.*, 2019).

Comparando las especies atropelladas encontradas con las registradas en la región, la clase con mayor número de especies registradas fue la de los reptiles (casi el 50%). Esto pudo deberse a que presentan varias características que contribuyen a la probabilidad de ser atropellados como la ectotermia, el tamaño corporal, el tamaño de ámbito hogareño, la vagilidad, los mecanismos de defensa, los requerimientos de hábitat, las estrategias de forrajeo, la edad y sexo, entre otros (Andrews, 2004; Ramos y Meza-Joya, 2018). Además, varias de las especies identificadas pueden habitar en una gran cantidad de hábitats como el basilisco rayado, la boa constrictora y la nauyaca terciopelo, por lo que es más probable que las especies de amplia distribución se presenten cerca de la carretera y la crucen, aumentando así su probabilidad de ser atropelladas (Anexo 1).

En cuanto a las aves y los mamíferos, se registró una proporción pequeña de las especies de la región (10-14%). Esto pudo deberse a los atributos de cada especie encontrada que propiciaban el ser atropelladas por ejemplo, la gran cantidad de hábitats en los que pueden encontrarse los tlacuaches o el comportamiento de posarse sobre caminos del chotacabras pauraque (Anexo 1; Quesnel, 1986; Cordero, 2000). Además, puede ser que otras especies que se encuentran en los bordes de la selva, que sean granívoras o carroñeras como los semilleros de la familia Thraupidae o el zopilote negro, o que utilicen la carretera como corredor, y que han sido registradas en la región, también sean atropelladas en esta carretera y sólo no se observaron cuando se realizaron los muestreos (Anexo 1; Ramos y Meza-Joya, 2018).

En general, se supone que la mortalidad por atropellamiento de animales se concentra en pocas especies que son abundantes localmente, altamente móviles y generalistas de hábitat (Forman *et al.*, 2003), sobre todo las especies sinántropas, es decir, asociadas a actividades humanas (Pracucci *et al.*, 2012). En el caso de los anfibios, el sapo de caña, que fue la especie encontrada con mayor abundancia para todos los vertebrados, se caracteriza por preferir hábitats abiertos o perturbados (Cedeño-Vázquez *et al.*, 2006) y presentarse en abundancias altas tanto en su hábitat como atropellados en la carretera (Grosselet *et al.*, 2008; Cruz-Elizalde *et al.*, 2016). Las especies de reptiles más encontradas en este estudio –el basilisco rayado, la boa constrictora y la nauyaca terciopelo–, también son especies abundantes (Campbell, 1998). Algunas de las especies de aves que más se registraron en este estudio fueron especies de semilleros de la familia Thraupidae como *Volatinia jacarina*, *Sporophila americana* y *Sporophila torqueola* que se encontraban en gran abundancia en áreas donde había pastos (Clevenger *et al.*, 2003; Santos *et al.*, 2018). De todas las especies de mamíferos encontradas atropelladas, éstas son especies que generalmente presentan abundancias altas,

a excepción del murciélago nariz de espada (*Lonchorhina aurita*) el cual es poco común (Reid, 1997). Además, hay ciertas especies que es frecuente que sean atropelladas en las carreteras como el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) y el puercoespín mexicano (*Sphiggurus mexicanus*) (Reid, 1997) independientemente de su abundancia. Asimismo, el mamífero más atropellado tanto en México como en otras partes de América es el tlacuache, que también es un mamífero abundante (Grosselet *et al.*, 2008; Pozo-Montuy y Bonilla-Sánchez, 2008).

Distribución espacial de atropellamientos

Los puntos críticos se identifican a través de la escala que se utiliza en el análisis. Cuando las escalas son pequeñas (por ejemplo, 100 m), pueden no encontrarse agregaciones significativas entre los ejemplares (Teixeira *et al.*, 2013b). Sin embargo, en este estudio se utilizó una escala grande (500 m) que ha sido usada para serpientes, aves y mamíferos (Maschio *et al.*, 2016; Moroney, 2018). Hay que mencionar que, para el caso de anuros y herpetofauna en general, se han utilizado escalas más pequeñas (50-300 m; Coelho *et al.*, 2012; Boyle *et al.*, 2017; Gonçalves *et al.*, 2018); mientras que para reptiles, aves y mamíferos se suelen emplear escalas más grandes (100-500 m) (Coelho *et al.*, 2008; Teixeira *et al.*, 2013b; Moroney, 2018).

En el caso de los anfibios, los análisis realizados en este estudio pudieron haberse realizado con una escala más pequeña y tal vez se hubieran encontrado más puntos críticos, aunque la ubicación general de éstos no variaría, reafirmando el hecho de que hay puntos críticos (Garrah *et al.*, 2015). La escala empleada para las serpientes y las aves fue la adecuada en este caso (Maschio *et al.*, 2016; Moroney, 2018) y para los mamíferos se podría variar la escala, ya sea más pequeña o más grande para verificar que no presente una

distribución agregada o que sí la presente pero en otra escala (Garrah *et al.*, 2015; Boyle *et al.*, 2017).

En algunos casos se encuentran patrones de dispersión al azar en la carretera (Ramos y Meza-Joya, 2018), como lo fue en el de los mamíferos en este estudio. Esto pudo deberse a que la muestra de mamíferos encontrados fue muy pequeña para el análisis o a que su dispersión es aleatoria a la escala en la cual se realizaron los análisis, ya que en otros estudios realizados con mamíferos grandes como cérvidos sí se ha encontrado una dispersión no aleatoria (Child, 1998; Hubbard *et al.*, 2000; Joyce y Mahoney, 2001).

Existen diversas variables que influyen en la distribución espacial de los individuos atropellados; las naturales son la composición del paisaje y las interacciones inter e intraespecíficas, y las antropogénicas son el flujo y velocidad vehicular, el tipo o diseño de la carretera y el comportamiento de los conductores (Gunson *et al.*, 2011; Boyle *et al.*, 2017). Con respecto a las variables naturales, en este estudio se encontró que los puntos críticos de los anfibios, los reptiles, las aves y los vertebrados en conjunto coincidieron en los sub-transectos 5, 7 y 9, que están caracterizados por un mayor porcentaje de vegetación sin dosel a los lados de la carretera (Cuadro 2). A pesar de que hay puntos críticos diferentes para cada clase de vertebrado (Teixeira *et al.*, 2013b), en otros estudios también se ha visto que hay secciones en las carreteras donde los puntos críticos concuerdan para varios taxones ya que están en proximidad a hábitats apropiados para las especies o con elementos necesarios para su supervivencia como la presencia de cuerpos de agua (Langen *et al.*, 2009; Garrah *et al.*, 2015). En cuanto a los puntos críticos encontrados en este estudio, el hecho de que presentaran un mayor porcentaje de vegetación sin dosel a los lados, influía sobre la presencia de ciertas especies que fueron altamente atropelladas ya que se encontraban en hábitats apropiados para éstas, como se explica a continuación.

La composición del paisaje circundante a la carretera, es decir, el tipo de vegetación, es un factor que influye altamente en el riesgo que tienen los individuos al cruzarlas (Santos *et al.*, 2018). Se han realizado estudios que afirman que se encuentra un mayor número de animales atropellados, sobre todo para el caso de mamíferos, en lugares donde la cobertura de la vegetación es mayor; esto es debido a que ésta provee protección y seguridad para los individuos que quieren cruzar la carretera. Cuando la cobertura es baja, se inhibe el movimiento de las especies, como es el caso de algunas aves, que se encuentran comúnmente en el interior de la selva (Bennett *et al.*, 1994; Andreassen *et al.*, 1996; Desrochers y Hannon, 1997).

En otros estudios, como en este caso, se ha encontrado que hay ciertas especies que son más probables de ser atropelladas en áreas abiertas por sus hábitos. Esto se aplica principalmente para las aves, ya que presentan una mayor probabilidad de ser atropelladas en hábitats abiertos (Clevenger *et al.*, 2003; Santos *et al.*, 2018). De igual manera, en otros estudios se ha visto que, cuando hay pastos a los lados de la carretera, la mortalidad de especies granívoras aumenta dado que presentan una mayor actividad en esas zonas y hay mayor probabilidad de que sean atropelladas al cruzar la carretera (Forman y Alexander, 1998; Dean y Milton, 2003). Por ejemplo, en este estudio se registraron las especies de semilleros de la familia Thraupidae como *Volatinia jacarina*, *Sporophila americana* y *Sporophila torqueola*, suelen posarse en pastos y postes a los lados de la carretera.

Para los vertebrados en general, es más probable que sean atropellados cerca de asentamientos humanos, ya sea en carreteras que cruzan o que se encuentren en los alrededores de algún poblado (Clevenger *et al.*, 2003). Más específicamente, se ha visto que la proximidad a áreas urbanas aumenta el riesgo de que las boas constrictor sean atropelladas, y la proximidad de cultivos y áreas abiertas para las nauyacac terciopelo también aumenta su

riesgo de ser atropelladas debido a la disponibilidad de alimento como roedores y gallinas (Santos *et al.*, 2018). Estos ejemplos respaldan los resultados obtenidos en este estudio que indicaron que los puntos críticos se caracterizaban por presentar un mayor porcentaje de cobertura sin dosel a los lados de la carretera muestreada.

Otro factor que puede llegar a influir sobre el atropellamiento de individuos es la presencia y cercanía de cuerpos de agua. Se ha encontrado que su cercanía está correlacionada con la presencia de puntos críticos de atropellamientos para la herpetofauna (Langen *et al.*, 2009; Garrah *et al.*, 2015). Sin embargo, en este estudio, la distancia de la carretera a los cuerpos de agua no fue analizada.

Respecto a las variables antropogénicas, en este estudio no se evaluó el flujo vehicular porque éste no variaba a lo largo de la carretera. La carretera Fronteriza es la carretera principal de esa zona y conecta a los ejidos entre sí y a ciudades concurrentes como Comitán y Palenque, por lo cual no variaba su flujo. Por otra parte, la carretera Ribereña es menos transitada dado que sólo conecta a los ejidos, pero tampoco se detectaron variaciones evidentes entre ésta y la Fronteriza (Figura 1), por lo que no se consideró pertinente evaluar el flujo vehicular en este estudio. Hay que señalar que en algunos artículos se ha considerado que esta variable no está relacionada directamente con la mortalidad por atropellamiento de individuos, en especial para las carreteras que llevan mucho tiempo en operación, debido a que la baja cantidad de atropellados encontrados en ciertos lugares puede deberse a una alta incidencia de mortalidad en el pasado que ha reducido la población localmente (Orłowski, 2007; Coelho *et al.*, 2012; Garrah *et al.*, 2015). Sin embargo, en otros estudios en donde hay variación en el flujo vehicular en la carretera, se ha visto que en los tramos con mayor tráfico, hay una mayor incidencia de animales atropellados (Langen *et al.*, 2009; Gonçalves *et al.*, 2018).

La velocidad de los vehículos está relacionada con la capacidad de la carretera (el volumen de vehículos que pueden transitar en ella), su diseño y topografía (Waller *et al.*, 2005; Barthelmess, 2014). Hay estudios que ofrecen explicaciones diferentes sobre el papel de la velocidad en la incidencia de atropellamientos. En varios estudios se ha encontrado que en aquellos tramos de la carretera donde se presentan velocidades altas o donde hay señalamientos con velocidades altas, es donde se encuentran más animales atropellados (Gunther *et al.*, 1998; Farmer y Brooks, 2012; Barthelmess, 2014). Sin embargo, en otros estudios, se ha visto que la velocidad no es un factor que lleva a altas tasas de atropellamiento y no es un predictor (Waller *et al.*, 2005; Collinson, 2013). También se propone que, como la mayoría de los vehículos van a una velocidad intermedia (ni muy lenta ni muy rápida), ocurren más atropellamientos en tramos de velocidad intermedia (Taylor y Goldingay, 2004; Rowden *et al.*, 2008).

En este estudio no se encontró que la velocidad fuera una variable tan influyente, es decir, no fue estadísticamente significativa, dado que los vehículos iban a una velocidad entre 40-80 km/h. A pesar de esto, se encontró que en los sub-transectos 6 al 8, los cuales presentaron un porcentaje de recta alto (83-100%), la velocidad promedio fue de las mayores (63-73 kph) y fue donde se registraron más especies e individuos atropellados. En cambio, los sub-transectos 1 al 3 presentaron un mayor porcentaje de curva (41-46%) y las velocidades promedio fueron bajas (48-55 kph); en estos sub-transectos fue donde se encontraron menos especies e individuos atropellados. Otra variable que pudo influir sobre la velocidad es el número de reductores de velocidad presentes en cada sub-transecto; los T10 y T11 fueron los que presentaron el mayor número de reductores (14-23), la velocidad promedio más baja (42-46 kph) y se encontraron pocos individuos atropellados. Tomando todo esto en cuenta, lo que puede afirmarse es que, en general, la velocidad es una variable

difícil de interpretar (Barthelmess, 2014) y parece ser que está relacionada con otras variables, como lo son el diseño de la carretera y la presencia de reductores de velocidad.

Con respecto al diseño de la carretera, se ha encontrado que ésta es una variable que puede influir en la incidencia de atropellamientos. En algunos artículos se ha demostrado que los animales presentan una probabilidad mayor de ser atropellados en tramos con curvas debido a que, mientras la curva sea más pronunciada, a los conductores se les dificultará más ver o esquivar individuos que cruzan (Rowden *et al.*, 2008; Barthelmess, 2014; Machado *et al.*, 2015). En cambio, Langley *et al.* (2006) encontraron que el 85.4% de los vertebrados atropellados en Estados Unidos ocurre en tramos rectos. La probabilidad de ser atropellados en recta puede aumentar debido a que los conductores están más alertas cuando van en curvas que cuando van en rectas debido al riesgo que presentan las primeras y, por lo tanto, reducen la velocidad del vehículo (De Freitas *et al.*, 2015; Tanner *et al.*, 2017). Dado que esto coincide con lo que se encontró en este estudio, esta explicación puede aplicarse en este caso.

En cuanto al comportamiento de los conductores, se ha encontrado a través de evidencia indirecta (entrevistas a personas) que algunos conductores atropellan intencionalmente a animales, principalmente reptiles (Ashley *et al.*, 2007; Beckmann y Shine, 2012; Secco *et al.*, 2014). En este muestreo las serpientes fueron el grupo de reptiles más atropellado en cuanto a riqueza y abundancia, lo cual puede ser explicado parcialmente por esta conducta humana dado que, durante los muestreos, algunas personas locales hicieron comentarios sobre el avistamiento de conductores que dirigían su vehículo directamente sobre estos animales. También se detectó que, en la región donde se muestreó, existe miedo a las serpientes venenosas, principalmente la nauyaca terciopelo, lo cual aumenta la probabilidad de que si se presenta la oportunidad, se atropellen serpientes indistintamente de su especie (Hernández y León, 2017).

Comparación temporal de atropellamientos

La temporada influye en el número de vertebrados atropellados (Clevenger *et al.*, 2001; Taylor y Goldingay, 2010). Cuando se compara la riqueza, la abundancia y la composición de especies atropelladas entre temporadas, pueden encontrarse diferencias relacionadas con el número de individuos de una especie y/o las tasas de movimiento de las especies a lo largo del año (Santos *et al.*, 2018). En general, en este estudio se registró una mayor riqueza y número de individuos en la temporada de lluvias que en la temporada seca dado que los vertebrados tienden a ser más activos durante la primera temporada (Collinson, 2013). Sin embargo, Langley *et al.* (2006) encontraron que el 91.1% de los vertebrados atropellados ocurría en la temporada seca; esto pudo deberse a la historia natural de las especies encontradas. También pudo ser debido a que, dada la escasez de recursos en la temporada seca, el desplazamiento de los individuos, sobre todo de los mamíferos, incrementa durante esta temporada buscando alimento y agua, principalmente en el caso de hembras con crías, como se observó en este estudio para los tlacuaches y que se ha reportado en otros artículos (Atramentowicz, 1982; Loretto y Vieira, 2005).

En el caso de los anfibios, se observó una mayor abundancia en la temporada de lluvias y esto puede deberse a sus hábitos reproductivos, dado que ocurren principalmente en estas fechas (Campbell, 1998), por lo cual aumenta su actividad y su desplazamiento (Carruthers y du Preez, 2011). Esto pudo comprobarse por el hecho de que se encontró el doble de anfibios atropellados en la temporada de lluvias y con el registro de cuatro ejemplares juveniles del sapo cavador (*Rhinophrynus dorsalis*) que fueron encontrados después de una noche de lluvias fuertes; ésta es una especie fosorial que generalmente no se encuentra arriba de la tierra sólo cuando los renacuajos realizan la metamorfosis y todos dejan el agua al mismo tiempo y se desplazan a los alrededores para refugiarse (Campbell, 1998).

Aunque en ambas temporadas se encontró la misma riqueza de especies de anfibios, la prueba U de Mann-Whitney mostró que había una diferencia significativa entre las temporadas debido a que esta prueba evalúa los valores de las medianas y, en este caso, se obtuvieron mayor número de especies en ciertos sub-transectos de la carretera muestreada en la temporada de lluvias a comparación de la seca, a pesar de que el total de especies en ambas temporadas fue el mismo. Además, esta prueba no toma en cuenta el total de individuos por tratamiento (Gravetter y Wallnau, 2009).

Los reptiles también presentaron una mayor abundancia y riqueza en la temporada de lluvias en comparación con la temporada seca. Esto puede deberse a que, durante la temporada en que hay mayor precipitación, los individuos están más activos sobre todo en su actividad de forrajeo ya que aprovechan que hay otros vertebrados, e incluso invertebrados, que suelen encontrarse a los lados de la carretera y que pueden formar parte de la dieta de los reptiles como los anfibios (Sosa y Schalk, 2016). En otros estudios también se ha encontrado que estos vertebrados son más atropellados en la temporada de lluvias (Sosa y Schalk, 2016); sin embargo, otros trabajos han reportado que hay más especies e individuos de reptiles atropellados en la temporada seca debido a la ectotermia de estos animales, la cual promueve que estén más activos cuando hay temperaturas más elevadas, como en la temporada seca (Vitt y Cadwell, 2009; Pracucci *et al.*, 2012; Machado *et al.*, 2015). Además, el hecho de que sean ectotérmicos los lleva a buscar y permanecer en las carreteras, las cuales guardan calor durante el día y en las primeras horas de la noche principalmente cuando las temperaturas son altas como en la temporada seca y, sobre todo, para las especies que prefieren obtener el calor de superficies con temperaturas altas que de la exposición directa al sol (Pracucci *et al.*, 2012; Machado *et al.*, 2015).

En la clase de las aves pudo verse claramente marcada una diferencia en la composición de especies entre las temporadas, dado que en la temporada seca –la cual también es la temporada de migración para las especies de aves migratorias de invierno– se registraron nueve especies migratorias según Berlanga *et al.* (2017) que no se observaron durante la temporada de lluvias, siendo dos de ellas (el zorzal cola canela y el maullador gris) las especies de aves más atropelladas en la temporada seca.

A diferencia de los anfibios, la temporada seca coincide con la temporada de reproducción de algunos mamíferos (Garriga *et al.*, 2012), lo cual pudo verificarse con el registro de varias tlacuaches hembras con crías en su marsupio, tanto del género *Didelphis* como del tlacuache cuatrojos gris, y una hembra del murciélago lengüetón (*Glossophaga soricina*) embarazada con la cría completamente formada. El peso agregado de las crías pudo contribuir a que las atropellaran porque las hacía más lentas (Atramentowicz, 1982; Loretto y Vieira, 2005).

Conclusión

El presente estudio es uno de los pocos realizados sobre la Ecología de Carreteras en la región de la Selva Lacandona en el sureste del país y en el cual se encontró que un gran número de especies e individuos son atropelladas en las carreteras Fronteriza y Ribereña, a comparación con otros estudios de México. De las clases de vertebrados estudiadas en este proyecto, se registró un mayor número de especies de aves y reptiles, mientras que los anfibios fue la clase con el número de individuos más alto; los mamíferos fueron la clase con menor número de especies e individuos. De las especies de vertebrados atropelladas más encontradas, éstas son localmente abundantes, son especies generalistas de hábitat y se encuentran en zonas perturbadas y/o bordes de los bosques.

En este estudio se comprobó que la mortalidad por atropellamiento depende de varios factores bióticos y abióticos. Se demostró que la vegetación que se encuentra a los lados de la carretera, el diseño de carretera y la temporada son variables que pueden generar patrones o puntos críticos de atropellamiento a lo largo de la carretera. Es decir, se encontró que en las secciones de la carretera donde la vegetación a los lados no tenía dosel, el diseño de la carretera era recta y en la temporada de lluvias, es dónde y cuándo hubo una mayor cantidad de vertebrados atropellados. La velocidad de los vehículos y los reductores de la velocidad resultaron ser unas variables poco influyentes sobre la incidencia de atropellamientos.

Consideraciones

Aunque el estudio de la Ecología de Carreteras va en aumento en el país, aún hacen falta investigaciones que estudien otros efectos que producen las carreteras. Por ejemplo, habría que analizar cómo están siendo afectadas las poblaciones y comunidades locales de los vertebrados por las carreteras, sobre todo en zonas protegidas y de importancia para la conservación como lo es la Selva Lacandona. También podría estudiarse la relación entre la incidencia de atropellamientos y otras variables, como la distancia entre la carretera y los cuerpos de agua y asentamientos humanos, y la topografía de la carretera. Además, pueden determinar si existen cambios en la diversidad y composición de especies en sitios cercanos a la carretera y lejanos a ella.

Para poder reducir la mortalidad por atropellamiento es necesario aplicar medidas de mitigación en la zona, principalmente en las secciones donde se encontraron los puntos críticos de mortandad. Como medida para los vertebrados en general, podrían implementarse reductores de velocidad o señalamientos de límites de velocidad; para tomar medidas de mitigación para ciertas especies en particular sería necesario primero conocer las formas y las razones del desplazamiento de éstas. Dado lo observado en este estudio, se sugiere que las medidas de mitigación se enfoquen en las serpientes (por ejemplo, pasos de fauna por debajo de la carretera) porque se encontró un alto número de especies e individuos atropellados de estos animales, además de que varias de las especies atropelladas están en alguna categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010 y la Unión Internacional de para la Conservación de la Naturaleza (2019). Los pasos de fauna por debajo de la carretera también podrían servir para los anfibios, mientras que los mamíferos se verían más beneficiados con los pasos por arriba de la carretera, y las aves y los mamíferos de la construcción de vallas a los lados de ésta.

Referencias

- Álvarez-Castañeda S.T., Álvarez, T., y González-Ruiz, N. (2017). *Keys for Identifying Mexican Mammals*. Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press, pp. 229- 240.
- Álvarez-Ramírez, M.T., Salgado-Ortiz, H.J. y Vázquez-Muñoz, M. (2010). Efecto de la aplicación de herbicidas en campos de cultivos en el número de aves atropelladas en las carreteras del occidente michoacano. En: *Memorias del X Congreso para el estudio y conservación de aves en México* (CECAM), Xalapa, Veracruz, México.
- Amin, M.A. (1996). *Ecología de comunidades de murciélagos en bosque tropical y hábitats modificados en la Selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de Licenciatura, UNAM. 83 pp.
- Andreassen, H. P., Ims, R. A., y Steinset, O. K. (1996). Discontinuous habitat corridors: effects on male root vole movements. *Journal of applied ecology*, 555-560.
- Andrews, K. M. (2004). *Interspecific comparisons of behavioral responses of southeastern snakes to roads*. Tesis de doctorado, Universidad de Georgia.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). (2000). *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. CONABIO. México.
- Arroyave, M. D. P., Gómez, C., Gutiérrez, M. E., Múnera, D. P., Zapata, P. A., Vergara, I. C., y Ramos, K. C. (2006). Impactos de las carreteras sobre la fauna silvestre y sus principales medidas de manejo. *Revista EIA*, (5), 45-57.
- Ascencio, G. (2008). *Regularización de la propiedad en la selva Lacandona: un cuento de nunca acabar*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Colección Selva Negra. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Ashley, E. P., y Robinson, J. T. (1996). Road mortality of amphibians, reptiles and other wildlife on the Long Point Causeway, Lake Erie, Ontario. *Canadian Field Naturalist*, 110(3), 403-412.
- Ashley, E.P., Kosloski, A., y Petrie, S. A. (2007). Incidence of intentional vehicle–reptile collisions. *Human Dimensions of Wildlife*, 12(3), 137-143.
- Atramentowicz, M. (1982). Disponibilités trophiques et rythmes de reproduction chez trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle*, 132, 123-130.
- Attademo, A. M., Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C., Elberg, G., Junges, C., Sanchez, L. C., y Bassó, A. (2011). Wildlife vertebrate mortality in roads from Santa Fe Province, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(3), 915-925.
- Baker, P.J., Harris, S., Robertson, C.P.J., Saunders, G., y White, P.C.L. (2004). Is it possible to monitor mammal population changes from counts of road traffic casualties? An analysis using Bristol's red foxes *Vulpes vulpes* as an example. *Mammal Rev*, 34, 115-130.

- Barthelmeß, E. L. (2014). Spatial distribution of road-kills and factors influencing road mortality for mammals in Northern New York State. *Biodiversity and Conservation*, 23(10), 2491-2514.
- Becerril-Morales, F. (2001). Sapos atropellados, mortalidad no natural del sapo marino (*Bufo marinus*; Bufonidae), en Puerto Angel, Oaxaca. *Ciencias y Mar*, 5, 47-52.
- Beckmann, C., y Shine, R. (2012). Do drivers intentionally target wildlife on roads? *Austral Ecology*, 37(5), 629-632.
- Bellis, A.D., y Graves, H.B. (1971). Deer mortality on a Pennsylvania interstate highway. *Journal of Wildlife Management*, 35, 232-237.
- Bennett, A. F., Henein, K., y Merriam, G. (1994). Corridor use and the elements of corridor quality: chipmunks and fencerows in a farmland mosaic. *Biological Conservation*, 68(2), 155-165.
- Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V.M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L.A., Ortega-Álvarez, R., y Calderón-Parra, R. (2017). *Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes*. CONABIO, México D.F.
- Boyle, S. P., Litzgus, J. D., y Lesbarrères, D. (2017). Comparison of road surveys and circuit theory to predict hotspot locations for implementing road-effect mitigation. *Biodiversity and Conservation*, 26(14), 3445-3463.
- Brady, S. P., y Richardson, J. L. (2017). Road ecology: shifting gears toward evolutionary perspectives. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(2), 91-98.
- Campbell, J.A. (1998). *Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, and Belize*. Animal Natural History Series, 4. Oklahoma City, USA. University of Oklahoma Press. 380 p.
- Carrara, E. (2014). *Efectos de la composición y configuración especial del paisaje sobre la diversidad de aves de la Selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de Maestría, UNAM. 45 pp.
- Carruthers, V. y du Preez, L. H. (2011). *Frogs and Frogging in South Africa*. Struik Nature, Cape Town. ISBN 978-1-77007-9151.
- Castillo-Sánchez, C. (1999). Highways and wildlife conservation in Mexico: the Sonoran pronghorn at El Pinacate y Gran Desierto de Altar Biosphere Reserve on the Mexico-USA border. En: *Proceedings of the international conference on wildlife ecology and transportation*, eds. GL Evink, P. Garrett, D. Zeigler (pp. 289-292).
- Cedeño-Vázquez, J. R., Calderón, R. R., y Pozo, C. (2006). *Anfibios de la región de Calakmul: Campeche, México*. CONABIO. México.
- Central Intelligence Agency (CIA). (2013). *The World Factbook 2012-13*. Central Intelligence Agency.
- Cervantes-Huerta, R., Escobar, F., García-Chávez, J. H., y González-Romero, A. (2017). Atropellamiento de vertebrados en tres tipos de carretera de la región montañosa central de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 33(3), 472-481.

- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., y Shen, T. J. (2006). Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62(2), 361-371.
- Chao, A., y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Ma, K.H. y Hsieh, T.C. (2016). iNEXT: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/.
- Chesser, R. T., K. J. Burns, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., D. F. Stotz, y K. Winker. (2019). Check-list of North American Birds (online). American Ornithological Society. <http://checklist.aou.org/taxa>
- Child, K. N. (1998). Incidental mortality. *Ecology and management of the North American moose. Smithsonian Institution Press, Washington, DC*, 275-301.
- Clevenger, A. P., Chruszcz, B., y Gunson, K. E. (2001). Highway mitigation fencing reduces wildlife-vehicle collisions. *Wildlife Society Bulletin*, 646-653.
- Clevenger, A. P., Chruszcz, B., y Gunson, K. E. (2003). Spatial patterns and factors influencing small vertebrate fauna road-kill aggregations. *Biological conservation*, 109(1), 15-26.
- Coelho, I. P., Kindel, A., y Coelho, A. V. P. (2008). Roadkills of vertebrate species on two highways through the Atlantic Forest Biosphere Reserve, southern Brazil. *European Journal of Wildlife Research*, 54(4), 689.
- Coelho, I. P., Teixeira, F. Z., Colombo, P., Coelho, A. V. P., y Kindel, A. (2012). Anuran road-kills neighboring a peri-urban reserve in the Atlantic Forest, Brazil. *Journal of Environmental Management*, 112, 17-26.
- Coelho, A.V.P., Coelho, I.P., Teixeira, F.T., y Kindel, A. (2014). *Siriema: road mortality software. User's Manual V. 2. 0*. NERF, UFRGS, Porto Alegre, Brasil. Disponible en: www.ufrgs.br/siriema
- Coffin, A.W. (2007). From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography*, 15, 396-406. <https://doi.org/10.1016/j.jtrangeo.2006.11.006>
- Collinson, W. J. (2013). *A standardised protocol for roadkill detection and the determinants of roadkill in the Greater Mapungubwe Transfrontier Conservation Area, Limpopo Province, South Africa*. Tesis de doctorado. Rhodes University.
- Cordero, R. G. (2000). The biology of the opossum (*Didelphis marsupialis*) in urbanized environments from Northern Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 20(2), 13-28.
- Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., Hernández-Salinas, U., Martínez-Morales, M. A., y Ramírez-Bautista, A. (2016). Amphibian species richness and diversity in a modified tropical environment of central Mexico. *Tropical Ecology*, 57(3), 407-417.

- Cruz-Lara, L. E., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo, E., y Ramírez-Marcial, N. (2004). Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(1), 63-81.
- De Freitas, C. H., Justino, C. S., y Setz, E. Z. (2015). Road-kills of the giant anteater in south-eastern Brazil: 10 years monitoring spatial and temporal determinants. *Wildlife Research*, 41(8), 673-680.
- Dean, W. R. J., y Milton, S. J. (2003). The importance of roads and road verges for raptors and crows in the Succulent and Nama-Karoo, South Africa. *Ostrich-Journal of African Ornithology*, 74(3-4), 181-186.
- Delgado-Trejo, C., Hernández, N., y Robledo-Herrera, R. (2011). *Mortalidad de vertebrados silvestres en la carretera costera de Michoacán*. INIRENA. <http://www.inirena.umich.mx/ycarretera.html>.
- Desrochers, A., y Hannon, S. J. (1997). Gap Crossing Decisions by Forest Songbirds during the Post-Fledging Period: Decisiones de Cruce de Claros por Aves Paserinas de Bosques Durante el Periodo Post-Juvenil. *Conservation Biology*, 11(5), 1204-1210.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dodd Jr. C. K., Barichivich, W. J., y Smith, L.L. (2004). Effectiveness of a barrier wall and culverts in reducing wildlife mortality on a heavily traveled highway in Florida. *Biological Conservation*, 118(5), 619-631.
- Dulac, J. (2013). Global land transport infrastructure requirements: estimating road and railway infrastructure capacity and costs to 2050. *International Energy Agency*, 1-54.
- Dunn, J., y Alderfer, J.K. (2008). *National Geographic field guide to the birds of western North America*. Washington, D.C., USA: National Geographic Society.
- Ellenberg H., Müller K., y Stottele T. (1981). Strassen-Ökologie. En: *Ökologie und Strasse*, pp.19-115. Broschurenreihe de Deutschen Strassenliga, Bonn, Ger.
- Ellis, E. C. (2013). Sustaining biodiversity and people in the world's anthropogenic biomes. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.07.002>
- Erritzoe, J., Mazgajski, T. D., y Rejt, Ł. (2003). Bird Casualties on European Roads — A Review. *Acta Ornithologica*, 38(2), 77–93. <https://doi.org/10.3161/068.038.0204>
- Escobedo-Cabrera, E., y Calmé, Y.S. (2005). Subproyecto Murciélagos. Pp. 1-39. En: *Uso y Monitoreo de los Recursos Naturales en el Corredor Biológico Mesoamericano (Áreas Focales Xpujil-Zoh Laguna y Carrillo Puerto, Pozo, C. y S. Calmé, Responsables)*. Clave BJ002. Reporte Técnico. El Colegio de la Frontera Sur - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (ECOSUR-CONABIO).

- Farmer, R. G., y Brooks, R. J. (2012). Integrated risk factors for vertebrate roadkill in southern Ontario. *The Journal of Wildlife Management*, 76(6), 1215-1224.
- Forman, R. T. (1998). Road ecology: a solution for the giant embracing us. *Landscape Ecology*, 13(4), III-V.
- Forman, R. T., y Alexander, L. E. (1998). Roads and their major ecological effects. *Annual review of ecology and systematics*, 29(1), 207-231.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R., Goldman, C.R., Heanue, K., Jones, J.A., Swanson, F.J., Turrentine, T., y Winter, T.C. (2003). *Road ecology. Science and solution*. Washington, DC. Island Press.
- Frías, R., y de la Maza, J. (2009). Atención a grupos irregulares en la Selva Lacandona. En: *Capital Natural de México*, Vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México pp. 385-341.
- Frost, D.R. (2019). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 Electronic Database accessible en <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
- García, D.A. (2014). *Impacto por atropellamiento en la fauna silvestre de dos carreteras del municipio de Juárez: Libramiento Samalayuca-San Jerónimo y Juárez-Porvenir*. Tesis de Licenciatura, UACJ. 44 p.
- Garrah, E., Danby, R. K., Eberhardt, E., Cunnington, G. M., y Mitchell, S. (2015). Hot spots and hot times: wildlife road mortality in a regional conservation corridor. *Environmental management*, 56(4), 874-889.
- Garriga, N., Santos, X., Montori, A., Richter-Boix, A., Franch, M., y Llorente, G. A. (2012). Are protected areas truly protected? The impact of road traffic on vertebrate fauna. *Biodiversity and Conservation*, 21(11), 2761–2774. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0332-0>
- Gerow, K., Kline, N. C., Swann, D. E., y Pokorny, M. (2010). Estimating annual vertebrate mortality on roads at Saguaro National Park, Arizona. *Human-Wildlife Interactions*, 4(2), 283-292.
- Glista, D. J., DeVault, T. L., y DeWoody, J. A. (2008). Vertebrate road mortality predominantly impacts amphibians. *Herpetological Conservation and Biology*, 3(1), 77-87.
- Gonçalves, L. O., Alvares, D. J., Teixeira, F. Z., Schuck, G., Coelho, I. P., Esperandio, I. B., y Kindel, A. (2018). Reptile road-kills in Southern Brazil: composition, hot moments and hotspots. *Science of the Total Environment*, 615, 1438-1445.
- González-Gallina, A. (2011). *Atropellamiento de fauna en el libramiento carretero de Amozoc-Cantona-Perote (2010-2011)*. Tesis de Maestría, INECOL. 82 p.
- González-Gallina, A., y Benítez, G. B. (2013). Road ecology studies for Mexico: a review. *Oecologia*

- Australis*, 17(171), 175–190. <https://doi.org/10.4257/oeco.2013.1701.14>
- González-Gallina, A., Benítez-Badillo, G., Rojas-Soto, O. R., y Hidalgo-Mihart, M. G. (2013). The small, the forgotten and the dead: Highway impact on vertebrates and its implications for mitigation strategies. *Biodiversity and Conservation*, 22(2), 325–342. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0396-x>
- González-Gallina, A., Benítez-Badillo, G., Hidalgo-Mihart, M. G., Equihua, M., y Rojas-Soto, O. R. (2015). Roadkills as a complementary information source for biological surveys using rodents as a model. *Journal of Mammalogy*, 97(1), 145-154.
- González-Gallina, A., y Hidalgo-Mihart, M. G. (2018). A Review of Road-killed Felids in Mexico. *Therya*, 9(2), 147-159.
- González-García, F. (1993). Avifauna de la Reserva de la Biosfera “Montes Azules”, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 55: 1-86.
- Google Earth. (2019). [Municipios Maravilla Tenejapa, Marqués de Comillas y Ocosingo, Chiapas, México]. Consultado el 24 de septiembre de 2019.
- Goosem, M. (1997). Internal fragmentation: the effects of roads, highways, and powerline clearings on movements and mortality of rainforest vertebrates. En: *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, 241-255.
- Gravetter, F.J., y Wallnau, L.B. (2009). *Statistics for the Behavioral Sciences*. Wadsworth CENGAGE Learning. E.U.A.
- Grosselet, M., Villa-Bonilla, B., y Ruiz-Michael, G. (2008). Afectaciones a vertebrados por vehículos automotores en 1.2 km de carretera en el istmo de Tehuantepec. En *Proceedings of the Fourth International Partners in Flight Conference: Tundra to Tropic* (pp. 1-5).
- Gryz, J., y Krauze, D. (2008). Mortality of vertebrates on a road crossing the Biebrza Valley (NE Poland). *European Journal of Wildlife Research*, 54(4), 709-714.
- Gunson, K. E., Mountrakis, G., y Quackenbush, L. J. (2011). Spatial wildlife-vehicle collision models: a review of current work and its application to transportation mitigation projects. *Journal of Environmental Management*, 92(4), 1074-1082.
- Gunson, K., y Teixeira, F. Z. (2015). Road-Wildlife Mitigation Planning can be Improved by Identifying the Patterns and Processes Associated. *Handbook of road ecology*, 101.
- Gunther, K. A., Biel, M. J., y Robison, H. L. (1998). Factors influencing the frequency of road-killed wildlife in Yellowstone National Park. En: *International Conference on Wildlife Ecology and Transportation (ICOWET 1998)*. Florida Department of Transportation US Department of Transportation US Forest Service Defenders of Wildlife.

- Hartmann, P. A., Hartmann, M. T., y Martins, M. (2011). Snake Road Mortality in a Protected Area in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 6(1), 35-42. <https://doi.org/10.2994/057.006.0105>
- Hefti, E., Trechsel, U., Rüfenacht, H., y Fleisch, H. (1980). Use of dermestid beetles for cleaning bones. *Calcified Tissue International*, 31(1), 45-47. <https://doi.org/10.1007/BF02407166>
- Hernández-Ordóñez, O., Martínez-Ramos, M., Arroyo-Rodríguez, V., González-Hernández, A., González-Zamora, A., Zárate, D. A., y Reynoso, V. H. (2014). Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: an update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science*, 7(1), 1-25.
- Hernández Ordóñez, O., y León Pérez, J. (2017). Conocimiento etnozoológico de las serpientes en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Estudio de caso 9; págs. 425-429, en, Reynoso, V.H., Coates, R.I., y Vázquez Cruz, M.L. (eds.), *Avances y Perspectivas en la Investigación de los Bosques Tropicales y sus Alrededores: la Región de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Hernández-Ordóñez, O., Santos, B. A., Pyron, R. A., Arroyo-Rodríguez, V., Urbina-Cardona, J. N., Martínez-Ramos, M., y Reynoso, V. H. (2019). Species sorting and mass effect along forest succession: Evidence from taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of amphibian communities. *Ecology and evolution*, 9(9), 5206.
- Hobday, A. J., y Minstrell, M. L. (2008). Distribution and abundance of roadkill on Tasmanian highways: human management options. *Wildlife Research*, 35(7), 712-726.
- Hocking, D. J., Babbitt, K. J., y Hocking, D. J. (2014). Amphibian contributions to ecosystem services. *Herpetological Conservation and Biology*, 9(1), 1-17.
- Hubbard, M. W., Danielson, B. J., y Schmitz, R. A. (2000). Factors influencing the location of deer-vehicle accidents in Iowa. *The Journal of Wildlife Management*, 707-713.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Montes Azules. INE. México.
- Joyce, T. L., y Mahoney, S. P. (2001). Spatial and temporal distributions of moose-vehicle collisions in Newfoundland. *Wildlife Society Bulletin*, 281-291.
- Kioko, J., Kiffner, C., Jenkins, N., y Collinson, W. J. (2015). Wildlife roadkill patterns on a major highway in Northern Tanzania. *African Zoology*, 50(1), 17-22. <https://doi.org/10.1080/15627020.2015.1021161>
- Köhler, G., Cedeño-Vázquez, J.R., y Beutelspacher-García, P.M. (2016). The Chetumal Snake Census: generating biological data from road-killed snakes. Part 1. Introduction and identification key to the snakes of southern Quintana Roo, Mexico. *Mesoamerican Herpetology*, 3(3), 670-687.

- Kroll, G. (2015). An environmental history of roadkill: road ecology and the making of the permeable highway. *Environmental History*, 20(1), 4-28.
- Langen, T. A., Machniak, A., Crowe, E. K., Mangan, C., Marker, D. F., Liddle, N., y Roden, B. (2007). Methodologies for Surveying Herpetofauna Mortality on Rural Highways. *Journal of Wildlife Management*, 71(4), 1361–1368. <https://doi.org/10.2193/2006-385>
- Langen, T. A., Ogden, K. M., y Schwarting, L. L. (2009). Predicting hot spots of herpetofauna road mortality along highway networks. *The Journal of Wildlife Management*, 73(1), 104-114.
- Langley, R. L., Higgins, S. A., y Herrin, K. B. (2006). Risk factors associated with fatal animal-vehicle collisions in the United States, 1995–2004. *Wilderness y Environmental Medicine*, 17(4), 229-239.
- Lara-Gómez, G. (2008). Mortalidad de fauna Silvestre por Infraestructura Carretera en la Región 08 Costa Sur del Estado de Jalisco, México. Pp. 235-250. En: A.J. Sánchez, M.G. Hidalgo-Mihart, S.L. Arriaga-Weiss y W.M. Contreras-Sánchez (orgs.) *Perspectivas en Zoología Mexicana*, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Tabasco, México. 265 p.
- Laurance, W. F., Croes, B. M., Tchignoumba, L., Lahm, S. A., Alonso, A., Lee, M. E., y Ondzeano, C. (2006). Impacts of roads and hunting on central African rainforest mammals. *Conservation Biology*, 20(4), 1251–1261. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00420.x>
- Laurance, W. F., Goosem, M., y Laurance, S. G. W. (2009). Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.009>
- Laurance, W. F., y Balmford, A. (2013). A global map for road building: roads are proliferating across the planet. Located and designed wisely, they can help rather than harm the environment. *Nature*, 495(7441), 308-310.
- Lazcano-Barrero, M. A., March, I. J., y Vásquez-Sánchez, M. A. (1992). Importancia y situación actual de la selva lacandona: perspectivas para su conservación. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Pub. Esp. Ecosfera, 1, 393-437.
- Lee, J.C. (2000). *A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world. The lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize*. Ithaca y London. Cornell University Press.
- López-Herrera, D. F., León-Yusti, M., Guevara-Molina, S. C., y Vargas-Salinas, F. (2016). Reptiles en corredores biológicos y mortalidad por atropellamiento vehicular en Barbas-Bremen, departamento del Quindío, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(156), 484-493.
- Loretto, D., y Vieira, M. V. (2005). The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy*, 86(2), 287-293.

- Machado, F. S., Fontes, M. A., Moura, A. S., Mendes, P. B., y Romao, B. D. S. (2015). Roadkill on vertebrates in Brazil: seasonal variation and road type comparison. *North-Western Journal of Zoology*, 11(2).
- Magurran, A. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Company. EEUU.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., y Zelazowski, P. (2014). Tropical Forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39(1), 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141>
- Marion-Singer, M. (1991). *Los hombres de la selva. Un estudio de tecnología cultural en medio selvático*. Colección Regiones de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
- Maschio, G. F., Santos-Costa, M. C., y Prudente, A. L. (2016). Road-kills of snakes in a tropical rainforest in the Central Amazon Basin, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 11(1), 46-54.
- Medellín, R.A. (1994). Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8(3), 780-799.
- Mendoza, E., y Dirzo, R. (1999). Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity y Conservation*, 8(12), 1621-1641.
- Miranda, F.D.P., y Hernández-Xolocotzi, E. (1963). *Los tipos de vegetación de México y su clasificación* (No. 581.972 M57).
- Montes de Oca, R.E., Castro, E., Ramírez-Martínez, C., Naime, J., y Carabias, J. (2015). Actividades productivas y uso de suelo en: Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.) *Conservación y Desarrollo Sustentable en la Selva Lacandona 25 años de actividades y experiencias*, México. Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Morales-Mávil, J. E., Villa-Cañedo, J. T., Aguilar Rodríguez, S. H., y Barragán Morales, L. (1997). Mortalidad de vertebrados silvestres en una carretera asfaltada de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre*, 27, 7-23.
- Moroney, A. (2018). *The use of spatial and temporal analysis in the maintenance of road mortality mitigation measures for wildlife in Ireland*. KTH Royal Institute of Technology. 70 pp.
- Myers, N., Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, R., Fonseca, G. B., Fonseca, G. B., y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–8. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nellemann, C., Vistnes, I., Jordhoy, P., y Strand, O. (2001). Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. *Biological Conservation*, 101, 451-360.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación, México. 30 de diciembre de 2010.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Meglinn, D., y Minchin, P.R. (2016). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olivet, C.R. y Asquith, N. (eds). (2004). *Perfil de ecosistema: Región norte del hotspot de biodiversidad de Mesoamérica Belice, Guatemala, México*. Critical Ecosystema Partnership Fund.
- Orłowski, G. (2007). Spatial distribution and seasonal pattern in road mortality of the common toad *Bufo bufo* in an agricultural landscape of south-western Poland. *Amphibia-Reptilia*, 28(1), 25-31.
- Pacheco-Figueroa, C.J., Luna-Ruíz, R.C., Marcelo-Guadarrama, E., Valdez-Leal, J.D., Godrillo-Chávez, E.J., Saenz-Méndez, J., Mata-Zayas, E.E., Gama-Campillo, L.M., Rangel-Ruíz, L.J., Cruz-Hernández, Y.S., y Zapata-Ruíz, F.D. (2014). Un asesino a sueldo: el impacto de las carreteras en la fauna silvestre. *Kuxulkab'*, 38: 23-28.
- Polaco, O. J., y Guzmán, A. F. (1991). Mortalidad animal en carretera y colectas biológicas. *Zoología Informa*, 23, 1-7.
- Polaco, O. J., y Guzmán, A. F. (1992). Mortalidad animal de vertebrados silvestres en las carreteras de México. Pp. 48-53. En: *X Simposio sobre fauna silvestre "Gral. MV Manuel Cabrera Valtierra"*. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Polaco, O.J., y Guzmán, A.F. (1993). Mortalidad anual de mamíferos en una carretera al sur de Nuevo León. Pp: 395-408. En: R. Medellín y G. Ceballos (eds). *Avances en el Estudio de Mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, Distrito Federal, México.
- Pozo-Montuy, G., y Bonilla-Sánchez, Y. M. (2008). Las carreteras y su impacto sobre la fauna silvestre en una región de la cuenca baja del Río Usumacinta. En: *Memoria del XIX Congreso Nacional de Zoología*, (Capítulo 9; pp: 253-265). Tabasco, México: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Pracucci, A., da Rosa, C. A., y Bager, A. (2012). Variação sazonal da fauna selvagem atropelada na rodovia MG 354, Sul de Minas Gerais–Brasil. *Biotemas*, 25(1), 73-79.
- Prosser, P., Nattrass, C., y Prosser, C. (2008). Rate of removal of bird carcasses in arable farmland by predators and scavengers. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 71(2), 601-608.
- Quesnel, V. C. (1986). Why do Nightjars sit on the roads at night? *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*.
- Ramírez-Albores, J.E. (2009). Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropica*, 6 (12). doi: bn02806022006
- Ramos, E., y Meza-Joya, F. L. (2018). Reptile road mortality in a fragmented landscape of the middle Magdalena Valley, Colombia. *Herpetology Notes*, 11, 81-91.

- Ratton, P., Secco, H., y Da Rosa, C. A. (2014). Carcass permanency time and its implications to the roadkill data. *European journal of wildlife research*, 60(3), 543-546.
- Reid, F. (1997). *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. New York, USA: Oxford University Press.
- Reijnen, R., Foppen, R., y Meeuwsen, H. (1996). The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands. *Biological conservation*, 75(3), 255-260.
- Rendón, A., y Polaco, O.J. (1996). Mortalidad en carreteras de la tortuga del desierto *Gopherus berlandieri*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 7(1): 11-12.
- Ripley, B. D. (2005). *Spatial statistics* (Vol. 575). John Wiley y Sons.
- Rost, G.R., y Bailey, J.A. (1979). Distribution of mule deer and elk in relation to roads. *Journal of Wildlife Management*, 43, 634-641.
- Rowden, P., Steinhardt, D., y Sheehan, M. (2008). Road crashes involving animals in Australia. *Accident Analysis y Prevention*, 40(6), 1865-1871.
- Rzedowski, J., y Huerta, L. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, DF.
- Santos, S. M., Carvalho, F., y Mira, A. (2011). How long do the dead survive on the road? Carcass persistence probability and implications for road-kill monitoring surveys. *PLoS One*, 6(9), e25383.
- Santos, R. A. L., Santos, S. M., Santos-Reis, M., de Figueiredo, A. P., Bager, A., Aguiar, L. M., y Ascensao, F. (2016). Carcass persistence and detectability: reducing the uncertainty surrounding wildlife-vehicle collision surveys. *PloS one*, 11(11), e0165608.
- Santos, R. A. L., Ascensão, F., Ribeiro, M. L., Bager, A., Santos-Reis, M., y Aguiar, L. M. (2017). Assessing the consistency of hotspot and hot-moment patterns of wildlife road mortality over time. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(1), 56-60.
- Santos, R. A., Mota-Ferreira, M., Aguiar, L. M., y Ascensão, F. (2018). Predicting wildlife road-crossing probability from roadkill data using occupancy-detection models. *Science of the total environment*, 642, 629-637.
- Secco, H., Ratton, P., Castro, E., da Lucas, P. S., y Bager, A. (2014). Intentional snake road-kill: a case study using fake snakes on a Brazilian road. *Tropical Conservation Science*, 7(3), 561-571.
- Sekercioglu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.007>
- Slater, F. M. (2002). An assessment of wildlife road casualties—the potential discrepancy between numbers counted and numbers killed. *Web Ecology*, 3(1), 33-42.
- Sosa, R., y Schalk, C. M. (2016). Seasonal activity and species habitat guilds influence road-kill patterns of neotropical snakes. *Tropical Conservation Science*, 9(4), 1940082916679662.

- Spellerberg, I. F. (1998). Ecological effects of roads and traffic: A literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7(5), 317–333. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.1998.00308.x>
- Tanner, A. L., Leroux, S. J., y Saunders, P. W. (2017). Road characteristics best predict the probability of vehicle collisions with a non-native ungulate. *Écoscience*, 24(1-2), 1-11.
- Taylor, B. D., y Goldingay, R. L. (2004). Wildlife road-kills on three major roads in north-eastern New South Wales. *Wildlife Research*, 31(1), 83-91.
- Taylor, B. D., y Goldingay, R. L. (2010). Roads and wildlife: impacts, mitigation and implications for wildlife management in Australia. *Wildlife Research*, 37(4), 320-331.
- Teixeira, F. Z., Coelho, A. V. P., Esperandio, I. B., y Kindel, A. (2013a). Vertebrate road mortality estimates: effects of sampling methods and carcass removal. *Biological Conservation*, 157, 317-323.
- Teixeira, F. Z., Coelho, I. P., Esperandio, I. B., da Rosa Oliveira, N., Peter, F. P., Dornelles, S. S., y Kindel, A. (2013b). Are road-kill hotspots coincident among different vertebrate groups? *Oecologia Australis*, 17(1), 36-47.
- Tok, C. V., Ayaz, D., y Cicek, K. (2011). Road mortality of amphibians and reptiles in the Anatolian part of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 35(6), 851–857. <https://doi.org/10.3906/zoo-0911-97>
- Towns, V., León, R., de la Maza, J., y Sánchez-Cordero, V. (2013). Aportaciones al listado de los mamíferos carnívoros del sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. *Therya*, 4(3), 627-640.
- Trombulak, S. C., y Frissell, C. A. (2000). Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation biology*, 14(1), 18-30.
- Uetz, P. (editor). (2019). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, consultado en el 17 de noviembre, 2019.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza UICN. (2019). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-3. <http://www.iucnredlist.org>.
- Valencia-Aguilar, A., Cortés-Gómez, A. M., y Ruiz-Agudelo, C. A. (2013). Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*. <https://doi.org/10.1080/21513732.2013.821168>
- Van der Ree, R., Jaeger, J. A., van der Grift, E. A., y Clevenger, A. P. (2011). Effects of roads and traffic on wildlife populations and landscape function: road ecology is moving toward larger scales. *Ecology and society*, 16(1).
- Van der Ree, R., Smith, D.J., y Grilo, C. (2015). *Handbook of road ecology*. Wiley Blackwell. Oxford, Reino Unido.
- Van Perlo, B. (2006). *Birds of Mexico and Central America*. Princeton, USA: Princeton University Press.

- Vásquez-Sánchez, M.A., Lazcano-Barrero, M.A., y I. J. March. (1992). Características socioeconómicas de la elva Lacandona En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.) *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*, pp. 287-323. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. ECOSFERA.
- Vie, J.-C., Hilton-Taylor, C., y Stuart, S. N. (2008). *Wildlife in a changing world - an analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Switzerland: IUCN. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2009.17.en>
- Vitt, L.J., y Caldwell, J.P. (2009). *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Elsevier. E.U.A.
- Waller, J. S., Servheen, C., y Patterson, D. A. (2005). Probabilistic measure of road lethality. *Proceedings of the International Conference on Ecology and Transportation*, San Diego, CA. pp. 503-508.
- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. (editores). (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2,142 pp. (Disponible de Johns Hopkins University Press, 1-800-537-5487 o (410) 516-6900, o en <http://www.press.jhu.edu>).
- Zarza, H. (2001). *Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura, UNAM. 129 pp.
- Zimmermann Teixeira, F., Kindel, A., Hartz, S. M., Mitchell, S., y Fahrig, L. (2017). When road-kill hotspots do not indicate the best sites for road-kill mitigation. *Journal of Applied Ecology*, 54(5), 1544-1551.

Anexos

Anexo 1. Especies registradas en este estudio, su abundancia (N), su categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Pr-Sujetas a protección especial, A-Amenazadas) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), su tendencia poblacional según la UICN (LC-de preocupación menor, VU-vulnerable, NT-casi amenazado, NE-no evaluado), el código utilizado para cada especie en las curvas de rango-abundancia y el hábitat en el cual se encuentra (BO-borde de bosque primario o bosque secundario con pastizal, BP-bosque primario, CCD-cultivos con dosel, CDS-cultivos sin dosel, PA-pastizal, BS-bosque secundario, ZU-zona urbana). Las especies con un asterisco (*) son especies de aves migratorias según Berlanga *et al.* (2017). Los campos con un guión corto (-) indican que la especie no ha encontrado categorizada por las instituciones mencionadas. Los nombres de las especies y el listado taxonómico se recabaron de Frost (2019) para anfibios, de Uetz (2019) para reptiles, de Chesser *et al.* (2019) para aves y de Wilson y Reeder (2005) para mamíferos.

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
CLASE ANFIBIA												
Orden Anura												
Familia Bufonidae												
<i>Rhinella horribilis</i>	170	-	LC	En aumento	Rh	×	×	×	×	×	×	×
<i>Incilius valliceps</i>	93	-	LC	Estable	Iv	×	×	×	×	×	×	×
Familia Eleutherodactylidae												
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	1	-	VU	Disminuyendo	El	×	×	×			×	
Familia Hylidae												
<i>Scinax staufferi</i>	1	-	LC	Estable	Ss		×		×	×	×	×
<i>Smilisca baudinii</i>	101	-	LC	Estable	Sb	×	×	×	×	×	×	×
<i>Tlalocohyla loquax</i>	1	-	LC	Estable	Tl	×	×			×	×	
<i>Trachycephalus typhonius</i>	7	-	LC	Estable	Tt	×	×			×	×	
Familia Leptodactylidae												
<i>Leptodactylus fragilis</i>	1	-	LC	Estable	Lf	×	×	×	×	×	×	×
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	1	-	LC	Estable	Lm					×	×	×

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
Familia Ranidae												
<i>Lithobates berlandieri</i>	6	Pr	LC	Estable	Lb	×	×	×	×	×	×	×
<i>Lithobates vaillanti</i>	12	-	LC	Estable	Lv	×	×	×	×	×	×	×
<i>Lithobates</i> sp.	24	-	-	-	-							
Familia Rhinophrynidae												
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	4	Pr	LC	Estable	Rd	×	×			×	×	
CLASE REPTILIA												
Orden Testudines												
Familia Kinosternidae												
<i>Kinosternon leucostomum</i>	2	Pr	NE	NE	Kl	×	×	×	×	×	×	×
<i>Kinosternon</i> sp.	7	-	-	-	-							
Orden Squamata												
Familia Dactyloidae												
<i>Anolis biporcatus</i>	1	-	NE	NE	Ab	×	×					
<i>Anolis lemurinus</i>	6	-	NE	NE	Al	×	×	×	×	×	×	×
<i>Anolis rodriguezii</i>	1	-	NE	NE	Ar		×	×			×	
Familia Corytophanidae												
<i>Basiliscus vittatus</i>	12	-	LC	Estable	Bc	×	×	×	×	×	×	×
Familia Eublepharidae												
<i>Coleonyx elegans</i>	1	A	LC	Estable	Ce		×	×			×	
Familia Phrynosomatidae												
<i>Sceloporus teapensis</i>	7	-	LC	Estable	Sc	×		×			×	
Familia Scincidae												
<i>Eumeces schwartzei</i>	1	-	LC	Estable	Es		×				×	

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
Familia Teiidae												
<i>Holcosus festivus</i>	3	-	LC	Estable	Hf		×	×			×	
<i>Holcosus undulatus</i>	2	-	LC	Estable	Hu		×	×			×	
Familia Iguanidae												
<i>Iguana iguana</i>	3	Pr	LC	NE	Ii	×	×	×	×	×	×	×
Familia Xantusiidae												
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	1	Pr	LC	NE	Lz		×	×			×	
Familia Boidae												
<i>Boa constrictor</i>	8	A	NE	NE	Bc	×	×	×	×	×	×	×
Familia Colubridae												
<i>Adelphicos quadrivirigatum</i>	4	-	LC	NE	Aq		×				×	
<i>Drymarchon melanurus</i>	2	-	LC	Estable	Dx	×			×	×	×	
<i>Drymobius margaritiferus</i>	5	-	LC	Estable	Dm	×	×	×	×	×	×	×
<i>Imantodes cenchoa</i>	4	Pr	NE	NE	Ic		×	×			×	
<i>Lampropeltis triangulum</i>	1	A	NE	NE	Lt	×	×	×	×	×	×	×
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	3	-	LC	Estable	Ls	×	×	×	×	×	×	×
<i>Leptophis ahaetulla</i>	1	A	NE	NE	Ly	×	×				×	
<i>Leptophis mexicanus</i>	6	A	LC	Estable	Lx	×					×	
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	1	-	LC	Estable	Mm	×	×	×	×	×	×	×
<i>Oxyrhopus petola</i>	2	-	NE	NE	Op			×			×	
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	1	-	LC	Estable	Sy	×	×	×				
<i>Sibon nebulatus</i>	2	-	NE	NE	Sn		×				×	
<i>Spilotes pullatus</i>	2	-	NE	NE	Sp	×	×	×	×	×	×	×

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat							
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU	
<i>Tropidodipsas sartorii</i>	1	-	LC	Estable	Ts		×					×	
Familia Dipsadidae													
<i>Clelia clelia</i>	2	-	NE	NE	Cc		×					×	
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1	-	LC	Estable	Cb	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Coniophanes imperialis</i>	2	-	LC	Estable	Ci		×					×	
Familia Elapidae													
<i>Micrurus diastema</i>	7	Pr	LC	Estable	Md	×	×	×	×	×	×	×	
<i>Ninia sebae</i>	3	-	LC	Estable	Ns	×	×	×	×	×	×	×	×
Familia Viperidae													
<i>Bothrops asper</i>	10	-	NE	NE	Ba	×	×	×	×	×	×	×	×
CLASE AVES													
Orden Columbiformes													
Familia Columbidae													
<i>Columbina talpacoti</i>	6	-	LC	En aumento	Ct	×	×					×	×
Orden Cuculiformes													
Familia Cuculidae													
<i>Piaya cayana</i>	1	-	LC	Estable	Px	×	×						
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	4	-	LC	Disminuyendo	Cs	×			×	×	×		
Orden Caprimulgiformes													
Familia Caprimulgidae													
<i>Nyctidromus albicollis</i>	37	-	LC	Disminuyendo	Na	×	×		×	×	×		
<i>Antrostomus carolinensis*</i>	1	-	NT	Disminuyendo	Ac		×			×			
Orden Apodiformes													
Familia Trochilidae													

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
<i>Phaethornis striigularis</i>	2	-	LC	NE	Ps		×					×
<i>Anthracothorax prevostii</i>	1	-	LC	NE	Ap	×	×		×	×		
Orden Cathartiformes												
Familia Cathartidae												
<i>Coragyps atratus</i>	1	-	LC	En aumento	Ca	×			×	×	×	×
Orden Strigiformes												
Familia Strigidae												
<i>Glaucidium brasilianum</i>	1	-	LC	Disminuyendo	Gb	×	×		×			
Orden Passeriformes												
Familia Pipridae												
<i>Manacus candei</i>	3	Pr	LC	Estable	Mc	×	×	×				×
Familia Tyrannidae												
<i>Poecilotriccus sylvia</i>	1	-	LC	En aumento	Py	×	×					×
<i>Todirostrum cinereum</i>	1	-	LC	En aumento	Tc	×	×		×	×		
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	1	-	LC	Estable	Tx	×	×	×		×		
<i>Tolmomyias</i> sp.	1	-	-	-	-							
<i>Myiozetetes similis</i>	3	-	LC	Estable	Ms	×	×		×	×		×
<i>Empidonax flaviventris</i> *	2	-	LC	En aumento	Ef	×	×	×				
Familia Turdidae												
<i>Catharus guttatus</i> *	10	-	LC	En aumento	Cg	×	×					
<i>Turdus grayi</i>	3	-	LC	En aumento	Tg	×	×					
Familia Mimidae												
<i>Dumetella caroliensis</i> *	6	-	LC	Estable	Dc		×					×
Familia Fringilidae												

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
<i>Euphonia affinis</i>	1	-	LC	Estable	Ea	×	×	×				×
<i>Spinus atriceps</i>	1	A	LC	Estable	Sw	×	×					×
<i>Spinus psaltria</i>	1	-	LC	Disminuyendo	Sq	×		×	×			×
Familia Emberizidae	4	-	-	-	-							
Familia Passerellidae												
<i>Arremonops chloronotus</i>	1	-	LC	Disminuyendo	Ax	×	×					
<i>Aimophila rufescens</i>	1	-	LC	Estable	Az	×	×		×			×
Familia Icteridae												
<i>Icteria virens</i>	1		LC	Estable	Ix	×	×					×
Familia Icteridae												
<i>Amblycercus holosericeus</i>	1	-	LC	Estable	Ah	×	×					×
<i>Icterus spurius*</i>	1	-	LC	Estable	Is	×	×			×		×
Familia Parulidae												
<i>Setophaga ruticilla*</i>	1	-	LC	Disminuyendo	Sr	×	×					×
<i>Setophaga sp.</i>	1	-	-	-	-							
Familia Cardinalidae												
<i>Caryothraustes poliogaster</i>	1	-	LC	NE	Cp	×	×					×
<i>Passerina cyanea*</i>	1	-	LC	Disminuyendo	Pz	×	×					×
<i>Passerina versicolor*</i>	2	-	LC	Estable	Pv		×		×			
<i>Passerina ciris*</i>	2	Pr	LC	Estable	Pc	×	×					×
Familia Thraupidae												
<i>Thraupis episcopus</i>	2	-	LC	Estable	Te	×	×	×		×		
<i>Volatinia jacarina</i>	7	-	LC	Estable	Vj		×		×	×		×
<i>Ramphocelus passerinii</i>	1	-	LC	Estable	Rp	×	×	×		×		

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
<i>Tiaris olivaceus</i>	1	-	LC	En aumento	To	×			×	×	×	
<i>Sporophila americana</i>	13	-	LC	Disminuyendo	Sa	×	×		×	×	×	
<i>Sporophila torqueola</i>	3	-	LC	En aumento	St				×	×	×	
<i>Sporophila</i> sp.	1	-	-	-	-							
CLASE MAMMALIA												
Orden Didelphimorphia												
Familia Didelphidae												
<i>Didelphis</i> sp.	21	-	-	-	-							
<i>Philander opossum</i>	9	-	LC	Estable	Po	×	×	×	×	×	×	×
Orden Cingulata												
Familia Dasypodidae												
<i>Dasypus novemcinctus</i>	2	-	LC	Estable	Dn	×	×			×	×	
Orden Rodentia												
Familia Sciuridae												
<i>Sciurus deppei</i>	1	-	LC	Estable	Sd		×		×			
Familia Cricetidae												
<i>Peromyscus mexicanus</i>	8	-	LC	Estable	Pm		×		×	×		
<i>Sigmodon hispidus</i>	1	-	LC	En aumento	Sh				×	×		
Familia Erethizontidae												
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	2	A	LC	NE	Sm	×	×					×
Familia Cuniculidae												
<i>Cuniculus paca</i>	1	-	LC	Estable	Cz		×					×
Orden Lagomorpha												
Familia Leporidae												

Anexo 1. Continuación

Especie	N	NOM-059- SEMARNAT-2010	UICN	Tendencia poblacional	Código	Hábitat						
						BO	BP	CCD	CSD	PA	BS	ZU
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	5	-	LC	NE	Sx	×	×			×	×	
Orden Chiroptera	2											
Familia Emballonuridae												
<i>Saccopteryx bilineata</i>	1	-	LC	NE	Sz	×	×					
Familia Phyllostomidae												
Glossophaginae	1	-	-	-	-							
<i>Glossophaga soricina</i>	3	-	LC	Estable	Gs		×			×		
<i>Lonchorhina aurita</i>	1	A	LC	Estable	La		×		×			
<i>Platyrrhinus helleri</i>	1	-	LC	Estable	Ph	×	×			×		
Familia Mormoopidae												
<i>Pteronotus davyi</i>	3	-	LC	Estable	Pd		×					
Familia Natalidae												
<i>Natalus lanatus</i>	1	-	LC	Disminuyendo	Nl		×					
Familia Vespertilionidae												
<i>Myotis keaysi</i>	1	-	LC	NE	Mk	×	×					×
<i>Myotis nigricans</i>	2	-	LC	Estable	Mn		×			×		
<i>Myotis</i> sp.	1	-	-	-	-							
Orden Carnivora												
Familia Mephitidae												
<i>Conepatus semistriatus</i>	1	-	LC	NE	Cx		×			×		
Familia Procyonidae												
<i>Nasua narica</i>	2	-	LC	Disminuyendo	Nn		×			×		
<i>Procyon lotor</i>	2	-	LC	En aumento	Pl	×		×		×	×	×

Anexo 2. Los resultados obtenidos de la correlación de Spearman entre los componentes principales y las variables (PCA1 – componente principal 1; PCA2 – componentes principal 2; CUR – porcentaje de curva; REC – porcentaje de recta; VEL – velocidad promedio; RED – número de reductores de velocidad; VCD – porcentaje de vegetación con dosel; VSD – porcentaje de vegetación sin dosel; ESP- número de especies; IND – número de individuos).
 * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$.

	PCA1	PCA2	CUR	REC	VEL	RED	VCD	VSD	ESP	IND
PCA1	1	0.10	0.59	0.90***	0.31	-0.07	-0.79**	0.79**	0.50	0.78**
PCA2	0.10	1	0.27	-0.02	-0.81**	0.85**	-0.58	0.58	0.28	-0.22
CUR	0.59	0.27	1	0.68*	-0.17	0.12	-0.64*	0.64*	-0.11	0.16
REC	0.90***	-0.02	0.68*	1	0.34	-0.11	-0.57	0.57	0.47	0.55
VEL	0.31	-0.81**	-0.17	0.34	1	-0.65*	0.20	-0.20	0.09	0.59
RED	-0.07	0.85**	0.12	-0.11	-0.65*	1	-0.30	0.30	0.15	-0.35
VCD	-0.79**	-0.58	-0.64*	-0.57	0.20	-0.30	1	-1***	-0.37	-0.52
VSD	0.79**	0.58	0.64*	0.57	-0.20	0.30	-1***	1	0.37	0.52
ESP	0.50	0.28	-0.11	0.47	0.09	0.15	-0.37	0.37	1	0.37
IND	0.78**	-0.22	0.16	0.55	0.59	-0.35	-0.52	0.52	0.37	1