



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DEL PAISAJE EN LA MORTALIDAD POR ATROPELLAMIENTO DE
VERTEBRADOS TERRESTRES EN UNA REGIÓN TROPICAL MODIFICADA POR
ACTIVIDADES ANTRÓPICAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MIJAL MONTELONGO HUBERMAN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Omar Hernández Ordóñez
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Francisco Javier Botello López
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

Dr. Miguel Eduardo Equihua Zamora
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, INECOL

TUTOR INVITADO: Dr. Ian MacGregor Fors
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES, UNIVERSIDAD DE HELSINKI

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DEL PAISAJE EN LA MORTALIDAD POR ATROPELLAMIENTO DE
VERTEBRADOS TERRESTRES EN UNA REGIÓN TROPICAL MODIFICADA POR
ACTIVIDADES ANTRÓPICAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MIJAL MONTELONGO HUBERMAN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Omar Hernández Ordóñez

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Francisco Javier Botello López

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

Dr. Miguel Eduardo Equihua Zamora

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, INECOL

TUTOR INVITADO: Dr. Ian MacGregor Fors

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES, UNIVERSIDAD DE HELSINKI

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/259/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, el día **16 de enero de 2023** aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la estudiante **MONTELONGO HUBERMAN MIJAL** con número de cuenta **415030041** con la tesis titulada **"Influencia del paisaje en la mortalidad por atropellamiento de vertebrados terrestres en una región tropical modificada por actividades antrópicas"**, realizada bajo la dirección del **DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
Vocal: DR. EDUARDO MENDOZA RAMÍREZ
Vocal: DR. ALBERTO GONZÁLEZ GALLINA
Vocal: DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ
Secretario: DR. FRANCISCO JAVIER BOTELLO LÓPEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 14 de marzo de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por la oportunidad de desarrollar este proyecto de tesis y por el espacio para aprender más.

A CONACyT por concederme la beca para poder estudiar la maestría y llevar a cabo mi proyecto de tesis.

Al Dr. Omar Hernández Ordóñez por toda la ayuda y comentarios que me diste a lo largo de la maestría, y por haberme aceptado nuevamente como alumna para ahondar más en este proyecto. De nuevo, muchas gracias por la atención, el tiempo y el esfuerzo que le dedicaste a mí y a esta tesis.

A los miembros del comité tutor, el Dr. Francisco Javier Botello López y el Dr. Miguel Eduardo Equihua Zamora, y al tutor invitado, el Dr. Ian MacGregor Fors, por todas las observaciones hechas desde el principio sobre este proyecto. Muchas gracias por tomarse cada uno el tiempo de resolver mis dudas particulares y por los comentarios que hicieron al escrito. Aprendí mucho de ustedes y me ayudaron a consolidar este proyecto.

Agradecimientos a título personal

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 quienes compartieron y difundieron el video en redes sociales y a quienes donaron. 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 Idea Wild por proporcionarme el equipo para tomar datos durante el muestreo.

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 Daniel y Martín por ayudarme a realizar mis análisis y resolver mis dudas.

A mi papá y mi mamá, por siempre apoyarme en lo que hago, sus comentarios, su ayuda y estar allí. A Ivy y Omar, por dejarme hablar con ustedes cuando lo necesito y por ser mis personas favoritas. A Fer, por todo tu apoyo en cada paso de la maestría.

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

Gracias a todas las personas (familia y amig@s) 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 en español	1
2. Resumen en inglés (Abstract)	2
3. Introducción	3
4. Antecedentes	8
5. Objetivos	12
5.1. Objetivo general.....	12
5.2. Objetivos particulares.....	12
6. Hipótesis y predicciones	13
6.1. Hipótesis.....	13
6.2. Predicciones.....	13
7. Metodología	16
7.1. Área de estudio.....	16
7.2. Diseño de muestreo y colecta de datos.....	17
7.3. Análisis de datos.....	22
8. Resultados	26
9. Discusión	33
9.1. Especies registradas en los muestreos.....	33
9.2. Distribución espacial de los atropellamientos en función de las variables del paisaje.....	38
9.3. Distribución espacial de los atropellamientos en función de las variables de la carretera.....	42
10. Conclusiones	46
11. Implicaciones para la conservación	48
12. Referencias Bibliográficas	50
13. Anexos	61

Índice de cuadros

Cuadro 1. Especies registradas en este estudio que pertenecen a alguna 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) (EN-en peligro, NT-casi amenazado).

Cuadro 2. Modelos resultantes con $\Delta AICc < 2$. Variables relacionadas con la probabilidad de atropellamientos. Para cada escala evaluada se muestran las variables obtenidas en los modelos con $\Delta AICc < 2$ y los valores de p , el número de parámetros (K), el $AICc$, la diferencia entre cada modelo y el que le seguía ($\Delta AICc$), los pesos $wAICc$ de cada modelo y los pesos acumulativos de $wAICc$ de cada modelo ($CwAICc$). Abreviaturas: I (probabilidad de atropellamiento de individuos), E (probabilidad de atropellamiento de especies), R (porcentaje de carretera recta), C (longitud de carretera), D (distancia al cuerpo de agua más cercano), F (grado de fragmentación), B (cobertura de bosque tropical perennifolio), U (cobertura de zona urbana), A (cobertura de tierras agrícolas), NC (número de coberturas) y A (cobertura de pastizales).

Índice de figuras

Figura 1. Grafo dirigido acíclico. Este grafo muestra las predicciones de las relaciones que se esperan comprobar entre las características de la estructura del paisaje y la carretera (círculos) y la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies de vertebrados atropellados a lo largo de la carretera (cuadrados). Cada relación está representada por un número y una letra; los números (1-6) indican una predicción y las letras (a-d) indican las relaciones que forman parte de una misma predicción. Las variables explicativas están divididas en las variables de composición del paisaje (círculo verde), de configuración del paisaje (círculos morados) y características de la carretera (círculos grises). Las flechas azules muestran una relación positiva y las rojas, una negativa.

Figura 2. Mapa de la ubicación del área de estudio con la carretera muestreada. En los mapas superiores se encuentra localizada el área de estudio en México (a la izquierda) y en Chiapas (a la derecha). Como referencia se indica la ubicación de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. En el mapa inferior se muestra el sitio de estudio con la sección muestreada de la carretera y los tipos principales de cobertura de uso del suelo y vegetación de la región con base en una imagen Sentinel de 2018 previamente clasificada por la CONABIO y la hidrología de la zona según INEGI (2022).

Figura 3. Mapa de calor de atropellamientos de vertebrados en la carretera Fronteriza-Ribereña. El mapa fue hecho con base en la densidad de Kernel (1/km) donde el rojo muestra las zonas de la carretera con mayor probabilidad de atropellamiento y el azul las zonas con menor probabilidad de atropellamiento.

Figura 4. Cantidad de individuos registrados por clase de vertebrado. Se encontraron 427 individuos de anfibios, 115 de reptiles, 140 de aves y 77 de mamíferos. Del total de individuos atropellados, no fue posible identificar el 10.7 % a nivel de especie.

Figura 5. Cantidad de especies registradas por clase de vertebrado. Se encontraron 12 especies de anfibios, 33 de reptiles, 37 de aves y 19 mamíferos.

Resumen

La construcción de carreteras es una actividad que va en aumento en el mundo; la mortalidad por atropellamiento es el efecto negativo más visible y estudiado que tiene el uso de las carreteras sobre la biodiversidad. Aunque en los últimos años ha incrementado el estudio de la ecología de carreteras en México, en la región de la Selva Lacandona, una región importante por la biodiversidad que alberga, no se han realizado estudios sobre los efectos de las carreteras sobre la fauna local. El atropellamiento está relacionado con diversos factores, tanto de la carretera como del paisaje en el que ésta se encuentra. El objetivo de este estudio fue evaluar la relación entre la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies de vertebrados y las características del paisaje y de la carretera a lo largo de un tramo de 44 km de la carretera Fronteriza-Ribereña al sur de la Selva Lacandona. Se realizó un mapa de calor que muestra la mayor y menor probabilidad de atropellamientos a lo largo de la carretera muestreada y, posteriormente, se hicieron modelos lineales para evaluar la relación entre las variables explicativas y de respuesta. Se encontró que la probabilidad de atropellamiento es mayor en las zonas de la carretera donde hay más áreas abiertas, cuerpos de agua cercanos y la carretera es recta. Se recomienda implementar medidas de mitigación en las zonas de la carretera que reúnen las características mencionadas.

Abstract

Road construction is increasing worldwide. The most conspicuous and studied biodiversity effect of road use is vertebrate roadkill. Although the road ecology studies in Mexico have increased, no studies have been done in the Selva Lacandona region, which is an important biodiversity hotspot. Roadkill is related to various factors, including road characteristics and the landscape that surrounds it. The aim of this study was to evaluate the relationship between the roadkill probability of species and individuals, and the road and landscape characteristics of a 44 km stretch of the Fronteriza-Ribereña road in the southern part of the Selva Lacandona. This was accomplished by elaborating a roadkill heatmap of the sampled road and by using linear models to examine the relationship between the independent and dependent variables. The results show that the roadkill probability is greater where there are open habitats, where there are waterbodies nearby and where there is a straight road. In these areas, the suggestion is that mitigation measures be built there.

Introducción

La principal causa de la pérdida de la biodiversidad en las regiones tropicales es la pérdida y modificación del hábitat (Ellis, 2013; Dirzo *et al.*, 2014; Malhi *et al.*, 2014). Globalmente, se estima que la tasa neta anual de deforestación de los bosques tropicales fue de 5.5×10^5 ha/año en el periodo de 2010 a 2015 (Veldkamp *et al.*, 2020). Dentro de este contexto, la construcción y el uso de carreteras es una actividad que contribuye a la pérdida y modificación directa de estos ecosistemas (Forman *et al.*, 2003). La longitud total de las carreteras en la Tierra es de 64,000,000 km (CIA, 2013) y, en la última década, se ha duplicado el tamaño de la red global de carreteras (Brady y Richardson, 2017); para 2050 se estima que éstas y las vías de trenes aumentarán en un 60% adicional (Dulac, 2013).

El establecimiento de carreteras tiene efectos negativos sobre factores químicos y físicos al provocar cambios hidrológicos y geomorfológicos por la alteración de las dinámicas fluviales, la producción de sedimentos y el transporte de contaminantes, lo cual genera contaminación del agua y el aire; además de la contaminación lumínica y sonora que producen los vehículos (Laurance *et al.*, 2009; Spellerberg, 1998; Trombulak y Frissell, 2000; Zoker *et al.*, 2022). También tiene efectos negativos en la biodiversidad de manera general, como la invasión por especies exóticas y patógenos, la producción de efectos de borde y de barrera, la fragmentación y pérdida del hábitat (Arroyave *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2009; Spellerberg, 1998; Trombulak y Frissell, 2000), las alteraciones en la riqueza, abundancia y composición de especies, entre otros (Pinto *et al.*, 2020).

Los efectos negativos que tienen las carreteras sobre la fauna en particular son el aislamiento, disminución y fragmentación de sus poblaciones, los cambios en su comportamiento, la mortalidad de individuos, entre otros (Arroyave *et al.*, 2006; Laurance *et*

al., 2009; Spellerberg, 1998; Trombulak y Frissell, 2000; Pinto *et al.*, 2020). De todos estos efectos, el atropellamiento de fauna es uno de los más visibles y directos sobre los vertebrados terrestres (Pacheco-Figueroa *et al.*, 2014) y, dependiendo de la especie, su impacto puede ser mayor o menor (Fahrig y Rytwinski, 2009; Eberhardt *et al.*, 2013).

La distribución espacial del atropellamiento de fauna está relacionada con diversos factores del paisaje; por ejemplo, las coberturas de usos del suelo y vegetación, la presencia de y la distancia a cuerpos de agua, la presencia de carreteras, las métricas de los parches de cierto tipo de cobertura, entre otros (Carvalho y Mira, 2011, da Silva y Rodrigues, 2016). El paisaje es una extensión de tierra que está compuesta por diferentes tipos de coberturas de usos del suelo y vegetación, y es donde se interrelacionan los componentes bióticos y abióticos (Bastian y Steinhardt, 2002; Burel y Baudry, 2003). Los usos del suelo y vegetación se refieren a los territorios dedicados a actividades ya sean agrícolas, urbanas, acuícolas o ganaderas, así como a los territorios donde ha habido poca modificación humana y se conserva la vegetación natural (SEMARNAT, 2005), como el matorral xerófilo, bosque de coníferas, bosque de latifoliadas, etc. (INEGI, 2022). La estructura del paisaje y su heterogeneidad está dada por la variación en la composición espacial, que resulta en distintos tipos y proporciones de coberturas de uso del suelo y vegetación, y en la configuración, que se refiere al arreglo espacial o fisionomía de cada cobertura (Duelli, 1997).

Los diferentes tipos de cobertura de usos del suelo y vegetación incluidos en la composición de un paisaje son utilizados por las especies de diversas maneras para satisfacer sus requerimientos, ya que ofrecen distintos recursos en distintos momentos (Fahrig *et al.*, 2011). Se ha propuesto que los paisajes con mayor cantidad de coberturas pueden aportar mayor variedad de condiciones ambientales y, por lo tanto, una mayor seguridad espacial y

temporal, tal como lo plantea la hipótesis de la seguridad del paisaje (Tschardt *et al.*, 2012). Esto también permite a las especies obtener recursos complementarios en ciertas coberturas cuando no los encuentran en otras, como sugiere la hipótesis de complementación del paisaje (Dunning *et al.*, 1992). En estos paisajes con mayor cantidad de coberturas, se espera que haya una mayor diversidad de especies, la cual también está relacionada con la cantidad de hábitat, es decir, la cobertura de uso del suelo y vegetación que presenta condiciones favorables para que persista una especie, como lo establece la hipótesis de la cantidad de hábitat (Fahrig, 2013). Por lo que, el número de individuos y especies atropelladas puede estar relacionado con la cantidad de hábitat y la cantidad de coberturas presentes en un paisaje.

La conectividad del paisaje, que es el grado en el que se facilita o impide el movimiento y dispersión de individuos entre parches de hábitat para la búsqueda y el uso de recursos (Taylor *et al.*, 1993), ha sido una variable poco considerada en estudios de ecología de carreteras (Fabrizio *et al.*, 2019). La conectividad se ve afectada por la fragmentación y pérdida del hábitat que, aunque ocurren al mismo tiempo (Fahrig, 1997), la fragmentación resulta en la división del paisaje y en la pérdida de la cobertura de uno o más usos del suelo y vegetación (Fahrig, 2003). Estudios que han evaluado la relación de la conectividad del paisaje con el atropellamiento de vertebrados han encontrado que es una variable importante para determinar el riesgo de atropellamiento (Grilo *et al.*, 2011; Santos *et al.*, 2013; Kang *et al.*, 2016; Fabrizio *et al.*, 2019).

La fragmentación del paisaje causada por la presencia de las carreteras puede poner en riesgo de ser atropellados a los individuos que despliegan ciertos patrones de conducta relacionados con su estrategia de forrajeo (*e.g.* especies carroñeras o granívoras), su

mecanismo de reproducción (*e.g.* cerca o en cuerpos de agua) u otra característica de su historia de vida (Coffin, 2007). Específicamente, la interrupción en la conectividad inducida por el ser humano entre un hábitat de bosque y uno asociado a un cuerpo de agua utilizados por diferentes etapas de la historia de vida de una especie es conocida como *habitat split* o división del hábitat (Becker *et al.*, 2007; Pereira *et al.*, 2022). Este fenómeno puede afectar principalmente a los anfibios que presentan una etapa acuática y que tienen que cruzar la carretera para llegar de un hábitat de bosque a otro con un cuerpo de agua para reproducirse (Fonseca, 2013). En general, los cuerpos de agua, como arroyos, ríos y charcas, cercanos a la carretera son componentes importantes del paisaje y ayudan a predecir los sitios de cruce de individuos (Zeller *et al.*, 2012; Schuster *et al.*, 2013), sobre todo en la temporada seca (Carvalho y Mira, 2011).

A partir del desarrollo de la ecología del paisaje, surgió la ecología de carreteras (Coffin, 2007), la cual estudia la interacción entre los organismos y su hábitat con el sistema de carreteras (Forman *et al.*, 2003; van der Ree *et al.*, 2011) y sirve para responder preguntas tales como cuál es el impacto que tienen las carreteras sobre la biodiversidad de acuerdo con la estructura del paisaje (Carr *et al.*, 2002). La mayor parte de los artículos sobre la ecología de carreteras analizan las características del paisaje alrededor de cada individuo atropellado (*e.g.* Ng *et al.*, 2008; Langen *et al.*, 2009; Mayer *et al.*, 2021), aunque también han incluido características específicas de la carretera en los análisis, como el ancho de la carretera, el tipo de superficie, el número de carriles, la velocidad y el volumen del tráfico, etc. (Smith y van der Ree, 2015). Se ha comprobado que las características de la carretera, como el diseño o la sinuosidad (Grilo *et al.*, 2011; Bueno *et al.*, 2015; Colino-Rabanal *et al.*, 2011; Girardet *et al.*, 2015), la velocidad de los vehículos (McShea *et al.*, 2008; Ng *et al.*, 2008; Colino-

Rabanal *et al.*, 2011) y la cantidad o densidad de carreteras locales (Seiler, 2005; Kang *et al.*, 2016; Fabrizio *et al.*, 2019), están relacionadas con la probabilidad de atropellamiento. Al tener datos tanto del paisaje como de la carretera pueden evaluarse de manera más completa los impactos de la carretera sobre la vida silvestre e identificar los sitios con una mayor incidencia de atropellamientos (Smith y van der Ree, 2015).

Antecedentes

A pesar de que la ecología de carreteras ha sido ampliamente estudiada en países como Alemania, Francia, Países Bajos, Suiza, Canadá, India, Estados Unidos y Australia (Forman y Alexander, 1998; Forman, 2004), apenas se está desarrollando en las regiones neotropicales, pese a que estas regiones tienen altos niveles de biodiversidad (Antonelli *et al.*, 2018). En México, según una revisión hecha por González-Gallina y Benítez (2013), se han publicado 16 artículos científicos sobre el impacto de las carreteras en los vertebrados. Después de esa revisión se han publicado otros artículos (González-Gallina *et al.*, 2015; Köehler *et al.*, 2016; Cervantes-Huerta *et al.*, 2017; Lazcano *et al.*, 2017; Delgado-Trejo *et al.*, 2018; González-Gallina *et al.*, 2018; Hernández-Pérez *et al.*, 2020; Cervantes-Huerta y Durán-Antonio, 2022; Rubio-Rocha *et al.*, 2022). También se han realizado algunas tesis sobre la ecología de carreteras (González-Gallina, 2011; Herrera, 2011; Martínez, 2011; Luna, 2014; García, 2014; Montelongo, 2020; Ruiz, 2020). En 2021, se publicó un libro que reúne varios estudios de casos relacionados con la ecología de carreteras que se realizaron en el sureste del país (Benítez y Escalona-Segura, 2021). Adicionalmente, se han publicado varios artículos sobre las medidas de mitigación en carreteras en revistas científicas (Fernández-Buces *et al.*, 2022; González-Gallina *et al.*, 2022) y en el libro mencionado anteriormente (Benítez y Escalona-Segura, 2021).

Dada la alta diversidad de vertebrados en México (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2014; Parra-Olea *et al.*, 2014; Sánchez-Cordero *et al.*, 2014) y que la construcción e inversión en la ampliación de la red de carreteras del país está en aumento (González-Gallina y Benítez, 2013) —según el Plan Nacional de Carreteras Federales, existen alrededor de 400 000 km de carreteras y se planeaban construir 5500 km

más para 2019 (SCT, 2018)—, puede considerarse que la ecología de carreteras ha sido poco estudiada. Además, las políticas públicas relacionadas con las carreteras y la biodiversidad son escasas, poco conocidas y casi no se enfocan en proponer e implementar medidas de mitigación (González-Gallina y Benítez, 2013).

Una de las variables más evaluadas en los artículos publicados de México en cuanto a su relación con el atropellamiento de vertebrados es el tipo de uso del suelo y vegetación circundante a la carretera (Polaco y Guzmán, 1993; Morales-Mávil *et al.*, 1997; Pozo-Montuy *et al.*, 2008; Delgado-Trejo *et al.*, 2011; Delgado-Trejo *et al.*, 2018). Al sur de Nuevo León (Polaco y Guzmán, 1993) se registraron más vertebrados atropellados en mezquiales, matorrales de gobernadora e izotales que en pinar-encinares, otros tipos de matorrales y áreas desmontadas para el cultivo y el pastoreo. En Los Tuxtlas, Veracruz, hubo vertebrados atropellados cerca de pastizales, asentamientos humanos y acahual selvático (Morales-Mávil *et al.*, 1997). En la cuenca del Usumacinta (Pozo-Montuy *et al.*, 2008), no encontraron una relación entre la vegetación remanente y el aumento en la mortalidad de vertebrados; aunque sí reportan que, en las carreteras con más vegetación remanente riparia e hidrófila, hubo un mayor índice de mortalidad que en las carreteras con humedales, matorrales y acahuales jóvenes. En Michoacán, se registraron más atropellamientos, sobre todo de reptiles y aves, en zonas de la carretera con una mayor cobertura de bosque circundante (Delgado-Trejo *et al.*, 2018). En la carretera Villahermosa-Zacatal, encontraron más vertebrados atropellados cerca de humedales con manglar y tintales (Pozo-Montuy *et al.*, 2021). En una carretera costera de Tabasco reportan una mayor densidad de puntos de alto atropellamiento asociado a vegetación no natural (Pacheco Figueroa *et al.*, 2021). Sólo dos artículos han evaluado la distancia a un cuerpo de agua: en uno encontraron que no está relacionada con el

atropellamiento de vertebrados (Delgado-Trejo *et al.*, 2018) y en el otro tampoco encontraron relación porque había cuerpos de agua a ambos lados y a lo largo de la carretera, pero mencionan que las especies asociadas a cuerpos de agua eran más vulnerables a ser atropelladas (Pacheco Figueroa *et al.*, 2021).

En nueve artículos de México se han examinado características de la carretera (Polaco y Guzmán, 1993; Morales-Mávil *et al.*, 1997; Castillo-Sánchez, 1999; Pozo-Montuy *et al.*, 2008; Köehler *et al.*, 2016; Cervantes-Huerta *et al.*, 2017; Delgado-Trejo *et al.*, 2018; Pacheco Figueroa *et al.*, 2021; Ruiz-Ramírez *et al.*, 2022). Tres estudios correlacionaron la sinuosidad de la carretera con la incidencia de vertebrados atropellados y encontraron que había más atropellados en zonas de carretera recta (Polaco y Guzmán, 1993; Delgado-Trejo *et al.*, 2011; Delgado-Trejo *et al.*, 2018). En una carretera costera de Tabasco reportan que los vertebrados atropellados se concentraron principalmente en zonas cuya velocidad permitida era entre 40 y 80 km/h (Pacheco Figueroa *et al.*, 2021). Adicionalmente, también se ha publicado una revisión de felinos atropellados en todo el país que indica una correlación significativa entre la densidad de carreteras y el número de atropellamientos reportados por estado (González-Gallina e Hidalgo-Mihart, 2018).

En el sureste de México se han realizado pocos estudios en torno a la ecología de las carreteras (González-Gallina y Benítez, 2013; Benítez y Escalona-Segura, 2021); en las cercanías de la Selva Lacandona sólo se ha hecho uno en la cuenca del río Usumacinta (Pozo-Montuy *et al.*, 2008). La Selva Lacandona es considerada como una región importante para la conservación de la biodiversidad (Myers *et al.*, 2000) y forma parte de la Selva Maya, la cual es la selva tropical más amplia de Mesoamérica y la segunda en América (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992; Olivet y Asquith, 2004); no obstante, el impacto de las carreteras en esta

región no ha sido estudiado. La Selva Lacandona, a pesar de abarcar el 0.4% del territorio mexicano, contiene 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).

El presente trabajo propone analizar la relación entre las características de la estructura del paisaje que puedan explicar la incidencia de atropellamientos de vertebrados terrestres en un tramo de 44 km de carretera al sur de la Selva Lacandona, donde no se ha realizado un estudio similar previamente. Con este estudio podrán identificarse las zonas con mayor probabilidad de atropellamiento y esto servirá para proponer sitios donde puedan implementarse medidas de mitigación, en función del paisaje y la carretera existentes (Smith y van der Ree, 2015; Zimmermann *et al.*, 2017).

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la relación de la estructura del paisaje, que está dada por su composición y configuración, y las características de la carretera, con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies de vertebrados terrestres a lo largo de un tramo de 44 km de la carretera Fronteriza-Ribereña al sur de la Selva Lacandona.

Objetivos particulares

- 1) Ubicar las secciones de la carretera con mayor y menor probabilidad de atropellamiento de individuos y especies.
- 2) Examinar la relación de ciertas variables de la estructura del paisaje y ciertas características de la carretera con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis

La probabilidad de atropellamiento de individuos y especies de vertebrados terrestres está relacionada con ciertas características del paisaje y la carretera. Estas características son la proporción de cada tipo de cobertura de uso del suelo y vegetación (bosque tropical perennifolio, pastizales ganaderos, tierras agrícolas y zonas urbanas), el número de las coberturas ya mencionadas, el diseño de la carretera (curva y recta), la velocidad promedio de los vehículos, la longitud de la carretera, el grado de fragmentación y la distancia al cuerpo de agua más cercano.

Predicciones

1) Tipo de cobertura: se espera que la cobertura de tierras agrícolas tenga una relación positiva con la probabilidad de atropellamiento de individuos (1a) y especies (1b), y que esta cobertura y la de bosque tropical perennifolio tengan una relación más significativa con la probabilidad de atropellamiento que las coberturas de zonas urbanas y pastizales ganaderos (Fahrig, 2013).

2) Número de coberturas: el tipo de coberturas de uso del suelo y vegetación en cada área específica estará relacionado con el número de coberturas (2a) que, a su vez, tendrá una relación positiva significativa con la probabilidad de atropellamiento de individuos (2b) y especies (2c) (Dunning *et al.*, 1992; Tschardtke *et al.*, 2012).

3) Diseño de la carretera, cobertura de zona urbana y velocidad promedio de los vehículos: se espera que la carretera recta tenga una relación positiva con la velocidad de los vehículos (3a) (De Freitas *et al.*, 2015; Tanner *et al.*, 2017) y que haya una relación negativa entre el tipo de cobertura de zona urbana y la velocidad (3b). Tanto el diseño de la carretera como la

cobertura de zona urbana se espera que sean variables explicativas significativas para la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies. Finalmente, habrá una relación positiva entre la velocidad y la probabilidad de atropellamiento de individuos (3c) y especies (3d) (Gunther *et al.*, 1998; Farmer y Brooks, 2012; Barthelmess, 2014).

4) Longitud de carretera: se encontrará una relación positiva entre el tipo de cobertura de zona urbana con la longitud de carretera (4a) y una relación negativa significativa entre la longitud de carretera y la probabilidad de atropellamiento de individuos (4b) y especies (4c) (Forman y Alexander, 1998; Arroyave *et al.*, 2006).

5) Grado de fragmentación: se espera que haya una relación negativa entre la cobertura del bosque tropical perennifolio y el grado de fragmentación (5a) (Fahrig, 1997). También se espera que el grado de fragmentación del bosque tenga una relación positiva significativa con la probabilidad de atropellamiento de especies (5b) (Da Cunha *et al.*, 2009; Fabrizio *et al.*, 2019; Saint-Andrieux *et al.*, 2020; Mayer *et al.*, 2021).

6) Distancia al cuerpo de agua más cercano: se espera que la distancia a los cuerpos de agua tenga una relación negativa significativa con la probabilidad de atropellamiento de individuos (6a) y especies (6b) (MacKinnon *et al.*, 2005; Bueno *et al.*, 2015).

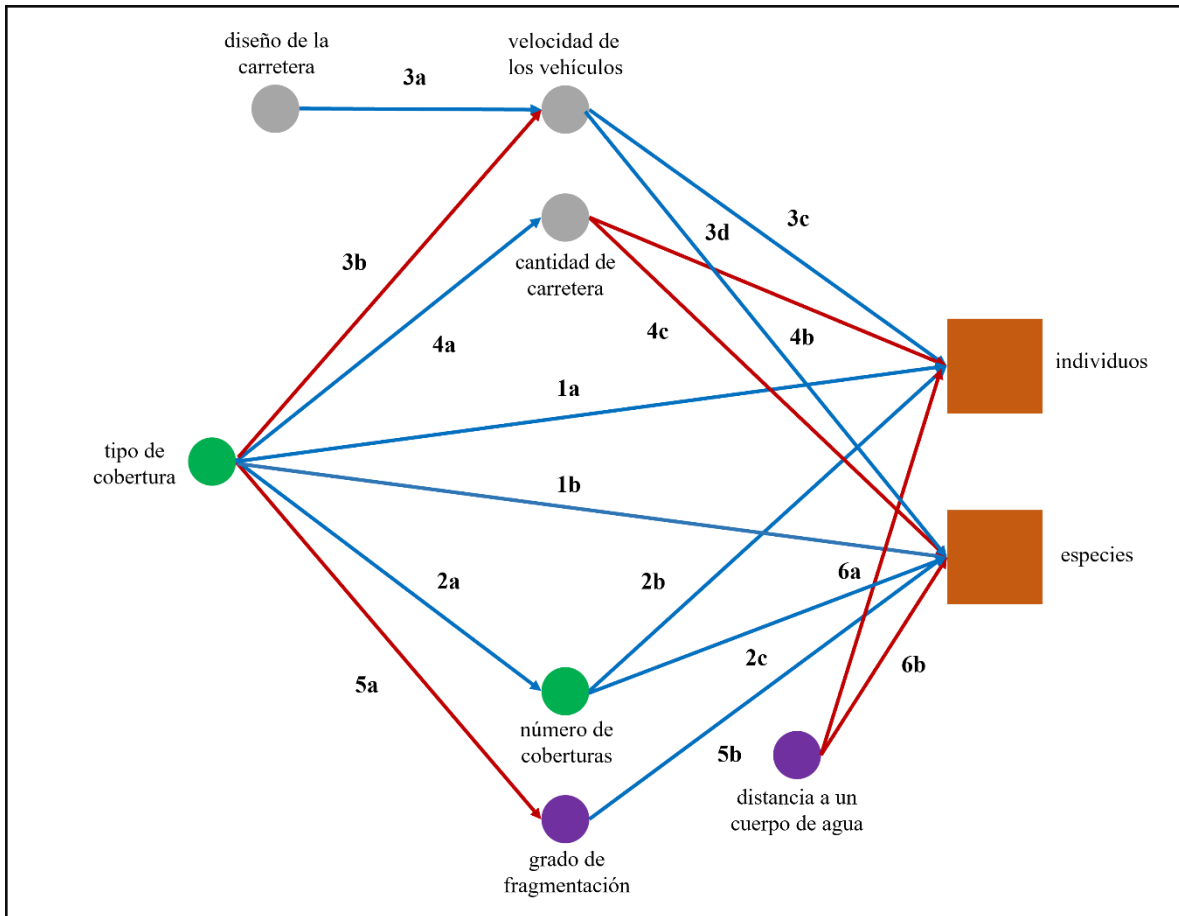


Figura 1. Grafo dirigido acíclico. Este grafo muestra las predicciones de las relaciones que se esperan comprobar entre las características de la estructura del paisaje y la carretera (círculos) y la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies de vertebrados atropellados a lo largo de la carretera (cuadrados). Cada relación está representada por un número y una letra; los números (1-6) indican una predicción y las letras (a-d) indican las relaciones que forman parte de una misma predicción. Las variables explicativas están divididas en las variables de composición del paisaje (círculo verde), de configuración del paisaje (círculos morados) y características de la carretera (círculos grises). Las flechas azules muestran una relación positiva y las rojas, una negativa.

Métodología

Área de estudio

La Selva Lacandona se encuentra ubicada en una pequeña porción del estado de Tabasco y en el sureste del estado de Chiapas, México, entre los 16°04'12'' y 17°26'24'' latitud norte y los 90°22'48'' y 92°02'24'' longitud oeste (Mendoza y Dirzo, 1999). El tipo de vegetación principal que se encuentra en la región es el bosque tropical perennifolio (Rzedowski y Huerta, 1978), que también ha sido consistentemente referida como selva alta perennifolia, selva alta subperennifolia y selva mediana subperennifolia (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963; INEGI, 2022). La región presenta una temperatura media anual entre 24° y 26° C y una precipitación anual de 1,500-3,500 mm (Mendoza y Dirzo, 1999; INE, 2000). El clima predominante es cálido y húmedo con una temporada seca corta entre febrero y mayo (Ramírez-Albores, 2009). Las unidades geomorfológicas dominantes se clasifican como áreas topográficamente irregulares de 115-300 m s.n.m. con pequeños montes y valles con suelos arenosos y limosos (INE, 2000).

Se estima que la vegetación natural tenía una extensión original de 1 245 000 ha en 1875 (Calleros y Brauer, 1983), pero actualmente sólo queda alrededor del 30% de esta cobertura (Frías y de la Maza, 2009). Además, es el último remanente de bosque tropical perennifolio de gran extensión en México (Rzedowski y Huerta, 1978; Frías y de la Maza, 2009). Debido a los desmontes provocados por las actividades agropecuarias, la exploración y extracción petrolera realizadas en la región (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992), la cobertura del suelo es hoy una matriz heterogénea de diferentes tipos de uso del suelo y vegetación: cultivos agrícolas (principalmente de maíz y frijol), plantaciones de palma africana, pastizal ganadero, fragmentos de bosque conservado, potrero y fragmentos de bosques secundarios

(Montes de Oca *et al.*, 2015). Los bosques secundarios o acahuales son el tipo de vegetación más frecuente, encontrándose en diferentes etapas del proceso de regeneración del bosque (Ramírez-Albores, 2009).

En este estudio se utilizaron datos tomados en un tramo de la carretera federal México 307 (la carretera Fronteriza) y sus alrededores (la carretera Ribereña), particularmente en la porción sur de la Selva Lacandona, que se encuentran dentro de algunos ejidos de los municipios de Ocosingo (16°54'N, 92°06'O), Marqués de Comillas (16°20' N, 92°46' O) y Maravilla Tenejapa (16°08'N, 91°17'O) (Figura 2). La carretera está pavimentada, consta de dos carriles y está clasificada como una red primaria de tipo B2 según la Secretaría de Comunicación y Transporte. La carretera Fronteriza es la carretera principal de esa zona y conecta a los ejidos y a las ciudades de Comitán y Palenque; por otra parte, la carretera Ribereña sólo conecta a los ejidos de la región.

Diseño de muestreo y colecta de datos

Se muestrearon 44 km de las carreteras Fronteriza y Ribereña (32 y 12 km, respectivamente) donde se buscaron vertebrados terrestres atropellados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos). Se realizaron cinco muestreos durante los meses de junio y agosto de 2018, durante la temporada de lluvias, y otros cinco muestreos en marzo y abril de 2019, en la temporada seca. Cada muestreo duraba una semana, ya que cada día se muestreaban segmentos de 4 u 8 km dependiendo de cuestiones logísticas (principalmente la distancia de llegada a los sitios de muestreo). El orden del muestreo de los segmentos de la carretera era el mismo cada semana; por lo tanto, pasaba una semana entre el muestreo de cada segmento.

Los muestreos fueron realizados por dos personas caminando a ambos lados de la carretera (Hartmann *et al.*, 2011) en las mañanas de 7:00 a 11:00 h para aumentar la probabilidad de encontrar vertebrados con mayor actividad durante la noche, como anfibios,

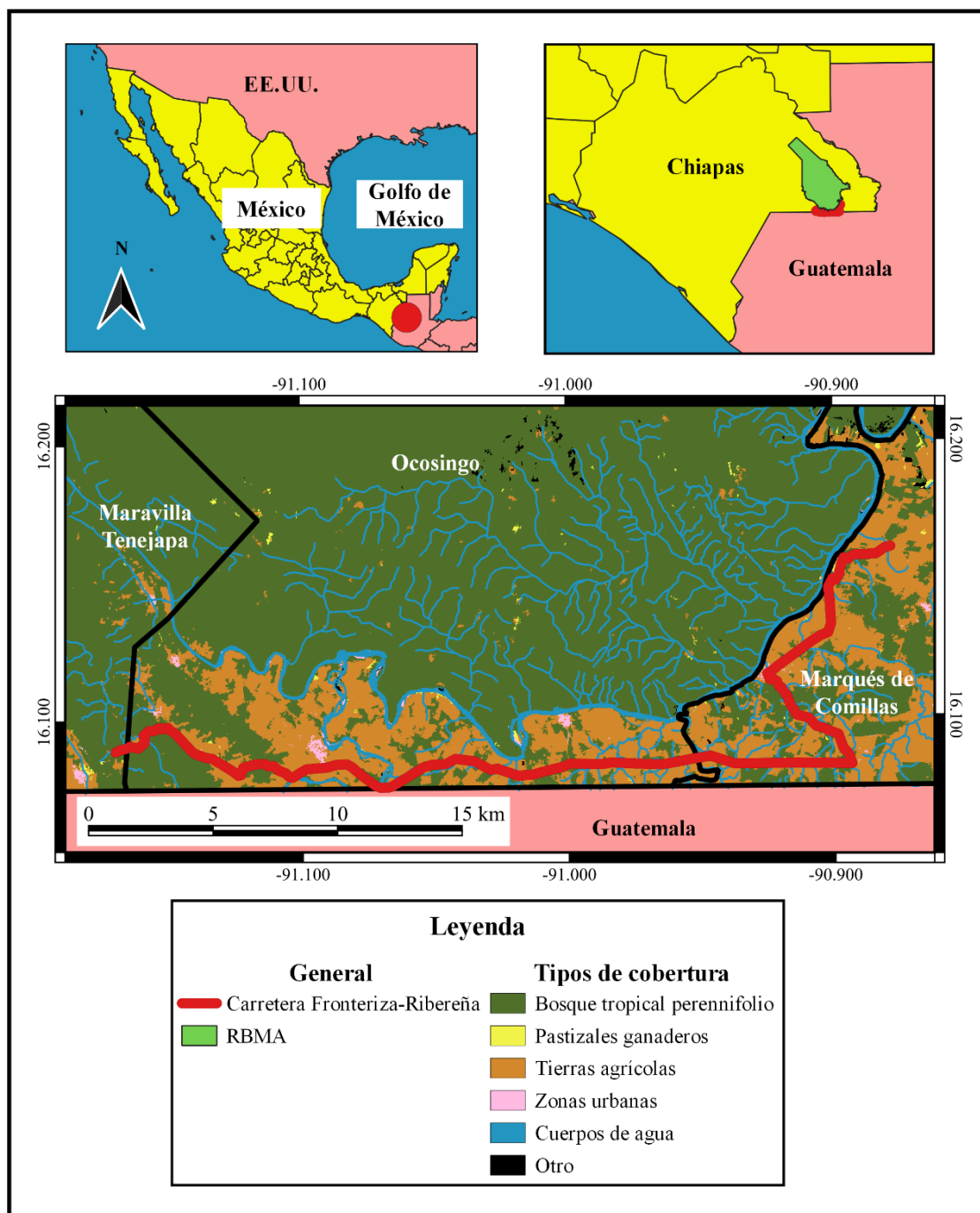


Figura 2. Mapa de la ubicación del área de estudio con la carretera muestreada. En los mapas superiores se encuentra localizada el área de estudio en México (a la izquierda) y en Chiapas (a la derecha). Como referencia

se indica la ubicación de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. En el mapa inferior se muestra el sitio de estudio con la sección muestreada de la carretera y los tipos principales de cobertura de uso del suelo y vegetación de la región con base en una imagen Sentinel de 2018 previamente clasificada por la CONABIO y la hidrología de la zona según INEGI (2022).

murciélagos, y algunas especies de aves y mamíferos (Santos *et al.*, 2011). Una vez realizado el registro de un animal atropellado, 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 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). Se identificaron todos los individuos atropellados al nivel taxonómico más bajo posible.

Los muestreos de fauna atropellada tienen dos aspectos que generan sesgo al momento de realizar los muestreos y que se explicarán a continuación (Prosser *et al.*, 2008). El primero es la probabilidad de detección de un cadáver y depende de diversos factores que incluyen la habilidad de quienes realizan el muestreo, las características del cadáver, el método de muestreo (caminando hay una probabilidad de detección mayor de individuos y especies, ya que pueden detectarse más fácilmente especímenes pequeños que manejando un vehículo) (Erritzoe *et al.*, 2003; Guinard *et al.*, 2012), las condiciones climáticas y el volumen del tráfico (Hobday y Minstrell, 2008; Teixeira *et al.*, 2013a; Santos *et al.*, 2016). Para aumentar la probabilidad de detección de los cadáveres, se optó por caminar como método de muestreo y, así, detectar una mayor cantidad de restos, incluyendo especímenes pequeños y cadáveres deteriorados.

El segundo aspecto es la probabilidad de persistencia de un cadáver, que se refiere a la probabilidad de que el cadáver no haya sido removido de la carretera entre dos conteos consecutivos (Guinard *et al.*, 2015), y depende de la destrucción ocasionada por los vehículos

y la actividad de los carroñeros (los principales carroñeros observados en la carretera muestreada fueron hormigas, gatos domésticos, zopilotes, zorros y también personas) (Slater, 2002; Ratton *et al.*, 2014). Otros factores que influyen sobre este proceso de degradación son las características de la especie atropellada, el tiempo que lleva atropellado el cadáver, la posición en la carretera en la que se encuentra, el volumen del tráfico, la abundancia local de los carroñeros, las condiciones climáticas, entre otros (Slater, 2002; Teixeira *et al.*, 2013a; Guinard *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2016). Este aspecto que genera un sesgo no pudo reducirse debido a que, por cuestiones logísticas, pasaba una semana entre los muestreos de cada uno de los segmentos de la carretera muestreada.

Características del paisaje y de la carretera. Se calcularon las características del paisaje, incluyendo variables de la composición (la proporción de cada tipo de cobertura de uso del suelo y vegetación, y el número de las coberturas) y configuración del paisaje (el grado de fragmentación y la distancia al cuerpo de agua más cercano), y variables de la carretera (la longitud de carretera, el diseño de la carretera y la velocidad promedio de los vehículos). Para esto, primero se caracterizó el paisaje en áreas de amortiguamiento (*buffers*) que correspondían a los puntos donde se estimaron las densidades de Kernel con el sistema de información geográfica QGIS versión 3.20.2. Se utilizaron *buffers* con radios de 50 y 100 m para abarcar los vertebrados de tallas chicas y con baja movilidad (anfibios y reptiles) (Coelho *et al.*, 2012; Boyle *et al.*, 2017; Gonçalves *et al.*, 2018); se utilizaron *buffers* con radios de 300 y 500 m para abarcar los vertebrados más grandes (aves y mamíferos) (Garrah *et al.*, 2015; Maschio *et al.*, 2016; Boyle *et al.*, 2017; Moroney, 2018). Dentro de cada *buffer* se calcularon métricas como la proporción de cada tipo de cobertura de uso del suelo y vegetación (Seiler, 2005; Kanda *et al.*, 2006; Colino-Rabatal *et al.*, 2011), el número de

coberturas (Finder *et al.*, 1999; Nielsen *et al.*, 2003; Malo *et al.*, 2004; Farmer y Brooks, 2012), el grado de fragmentación (Da Cunha *et al.*, 2009; Fabrizio *et al.*, 2019; Saint-Andrieux *et al.*, 2020; Mayer *et al.*, 2021), la distancia al cuerpo de agua más cercano (Farmer y Brooks, 2012; Bueno *et al.*, 2015), la longitud de carreteras (Ng *et al.*, 2008; González-Gallina e Hidalgo-Mihart, 2018; Mayer *et al.*, 2021), el porcentaje de carretera curva y recta (Polaco y Guzmán, 1997; Farmer y Brooks, 2012; Miyamoto *et al.*, 2021), y la velocidad promedio de los vehículos (McShea *et al.*, 2008; Danks y Porter, 2010; De la Ossa-V. y Galván-Guevara, 2015).

Se utilizó una imagen Sentinel del año 2018 previamente clasificada por la Comisión Nacional del Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) para calcular las métricas asociadas con los tipos de cobertura de uso del suelo y vegetación, los cuales fueron selva mediana y alta perennifolia (referido como bosque tropical perennifolio en este escrito), pastizales (referido como pastizales ganaderos), tierras agrícolas y zonas urbanas (CONABIO, 2022). La métrica usada para analizar la cobertura de los tipos de uso del suelo y vegetación fue la proporción de cada tipo de cobertura dentro de un *buffer* con respecto al área total del *buffer*. El número de coberturas se calculó contando los diferentes tipos de uso del suelo y vegetación dentro de cada *buffer*. El grado de fragmentación se evaluó únicamente para el tipo de cobertura del bosque tropical perennifolio midiendo la distancia entre los parches de bosque más cercanos entre sí (los vecinos más cercanos) dentro de cada *buffer*. El *plugin* LecoS de QGIS fue empleado para el cálculo de las métricas asociadas a los tipos de coberturas y el grado de fragmentación (Jung, 2013). La distancia al cuerpo de agua más cercano se calculó midiendo la distancia del perímetro de cada *buffer* al cuerpo de agua de mayor proximidad con QGIS.

Para la longitud de carreteras, se utilizó la capa de la Red Nacional de Caminos 2018 del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) para medir el número total de kilómetros de carreteras y caminos que había dentro de cada *buffer* (INEGI, 2022). El porcentaje de carretera curva se obtuvo sumando el total de las curvas estimadas por el programa de acceso libre Curvature (Franco, 2020) dentro de cada *buffer* y dividiéndolo entre la longitud total de carretera dentro de cada *buffer*. Mientras que, el porcentaje de carretera recta se midió por la diferencia o ausencia del porcentaje de curva calculado previamente. Adicionalmente, la velocidad de 35 vehículos fue tomada de manera aleatoria con un radar de velocidad (Bushnell Speedster III) cada dos kilómetros de la carretera muestreada en las mañanas entre las 7:00 y 11:00 h y en las tardes entre 18:00 y 20:00 h. Se calculó el promedio de las velocidades por punto y las velocidades se asignaron a los *buffers* ubicados un kilómetro antes y después de cada punto donde se tomó la velocidad.

Análisis de datos

Distribución espacial de los atropellamientos. Se calculó el estadístico de K de Ripley para comparar el patrón de distribución de los eventos puntuales de atropellamiento de vertebrados a lo largo de la carretera muestreada, independientemente del tiempo en el que se realizó el registro, con una distribución aleatoria utilizando el programa Siriema (Coelho *et al.*, 2014); si se detectaba una diferencia significativa entre estas distribuciones, quería decir que los atropellamientos estaban agregados (Ripley, 2005; Gunson y Teixeira, 2015). Cuando se comprobó que los atropellamientos estaban espacialmente agregados, se procedió a estimar la densidad de Kernel con el programa Siriema y se realizó un mapa de calor con un *plugin* de QGIS para ubicar las secciones de la carretera donde hay una intensidad mayor

y menor a la esperada en comparación con una distribución aleatoria de individuos atropellados (Teixeira *et al.*, 2013b; Coelho *et al.*, 2014).

La estimación de la densidad de Kernel es una forma no paramétrica para estimar la función de la distribución de probabilidad de una variable aleatoria y, en el caso de los atropellamientos, es posible usar esta función para analizar las densidades de individuos atropellados (Moroney, 2018). La densidad de Kernel crea una función suavizada de los datos que muestra sus patrones importantes dejando de lado el ruido asociado a estos datos. El ancho de banda del Kernel o el área de influencia para realizar los cálculos fue de 500 m. Se utilizó esta medida porque, al tener un área de influencia de este tamaño, la intensidad de la variación espacial va a ser menor y la función resultante será menos abrupta y mostrará mejor los patrones importantes de los datos (Gatrell *et al.*, 1996; Ramp *et al.*, 2005; Moroney, 2018). La estimación se calculó con la opción de dos dimensiones (2D) que toma en cuenta la bidimensionalidad de la carretera y mantiene la ubicación exacta de los atropellamientos a lo largo de la carretera, sin linealizar la carretera y quitar las curvas y alejar a los individuos atropellados (Coelho *et al.*, 2014).

Debido a que la escala o extensión espacial con la que se tiene que realizar el análisis del paisaje es dependiente de su contexto, se ha sugerido que en estos casos se midan las variables con un número y una gama de escalas amplia para poder encontrar aquella en la que la estructura del paisaje tiene un mayor impacto sobre las especies; a ésta también se le conoce como la escala de efecto (Jackson y Fahrig, 2015; McGarigal *et al.*, 2016). Por lo que, se utilizó una aproximación multiescalar con los *buffers* extendiéndose 50, 100, 300 y 500 m en su radio (da Silva y Rodrigues, 2016; Filius *et al.*, 2020) y, posteriormente, la escala del efecto se calculó para cada métrica del paisaje y cada escala utilizando la función

‘multifit’ del programa R 4.0.2. Cuando se hicieron los cálculos de los *buffers* con el radio de 500 m, en ciertos puntos la extensión del *buffer* no abarcaba la imagen clasificada de CONABIO; por esta razón, en esos casos no se obtuvieron las coberturas exactas.

Colinealidad entre variables y cálculo de modelos. Primero, se calculó el coeficiente de correlación de Pearson con el programa R para obtener una matriz que permitiera explorar las correlaciones lineales simples entre las variables. Para determinar si las variables presentaban colinealidad se estimó el factor de inflación de la varianza (VIF) con el paquete ‘car’ del programa R. Se ha determinado que cuando el factor es mayor a 10 hay una alta colinealidad entre ciertas variables (Zuur *et al.*, 2007), por lo que se tomó este valor como referencia para no usar alguna de las variables en los siguientes análisis que presentaron un $VIF > 10$.

Después, se realizaron modelos lineales para evaluar la relación entre las variables explicativas y las de respuesta. Las variables explicativas fueron: la proporción de cada tipo de cobertura de uso del suelo y vegetación, el número de estas coberturas, el grado de fragmentación, la distancia al cuerpo de agua más cercano, la longitud de carretera, el porcentaje de carretera curva y recta, y la velocidad promedio de los vehículos en cada segmento de la carretera. Las variables de respuesta fueron la estimación de la densidad de Kernel para las especies atropelladas y la estimación de la densidad de Kernel para los individuos atropellados. Para estimar la densidad de Kernel de las especies atropelladas, se utilizó una opción disponible en el programa Siriema que asigna un peso a cada especie; este peso es un número de una escala que va de la especie más abundante a la menos abundante, es decir, del uno al 101, que es el total de especies encontradas en los muestreos (Coehlo *et al.*, 2014). Para las estimaciones de los individuos, se tomaron en cuenta todos los individuos

registrados, incluyendo los no identificados a nivel de especie. En cambio, para las estimaciones de las especies, sólo se utilizó la distribución de los individuos con especie identificada.

Por último, se identificaron las variables explicativas que explican mejor los resultados basándose en inferencias multimodelo del Criterio de Información de Akaike (Burnham y Anderson 2002). Con este método se seleccionaron los modelos más plausibles que consideran por separado a cada una de las variables explicativas y su relación con un modelo nulo para cada escala. Los modelos seleccionados contaban con una diferencia entre cada modelo y el que le seguía ($\Delta AICc$) menor a dos, ya que los valores del cero al dos se les considera que tienen mayor peso y son más significativos que el resto de los modelos con un $\Delta AICc > 2$ (Burnham y Anderson 2002).

Resultados

En total, se registraron 759 individuos de 101 especies de vertebrados terrestres atropellados (Anexo 1). La mayoría de ellos fueron anfibios (427 individuos, 56 %). El orden de encuentro de los otros grupos de vertebrados fue el siguiente: aves (140, 19 %), reptiles (115, 15 %) y mamíferos (77, 10 %) (Figura 4). De las especies identificadas, 17 se encuentran en alguna categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010 y otras dos en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN); el resto están clasificadas como especies de preocupación menor o no han sido evaluadas (Cuadro 1). No pudo determinarse la identidad taxonómica de 80 especímenes (10.7 % de los individuos registrados), debido al grado de deterioro de los cadáveres; por lo tanto, estos individuos fueron excluidos de los análisis a nivel de especie.

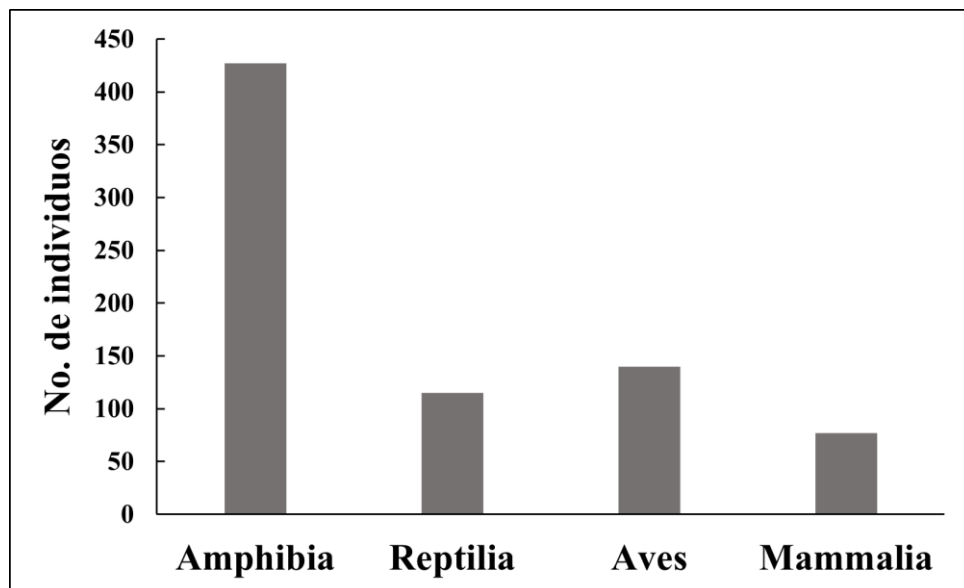


Figura 4. Cantidad de individuos registrados por clase de vertebrado. Se encontraron 427 individuos de anfibios, 115 de reptiles, 140 de aves y 77 de mamíferos. Del total de individuos atropellados, no fue posible identificar el 10.7 % a nivel de especie.

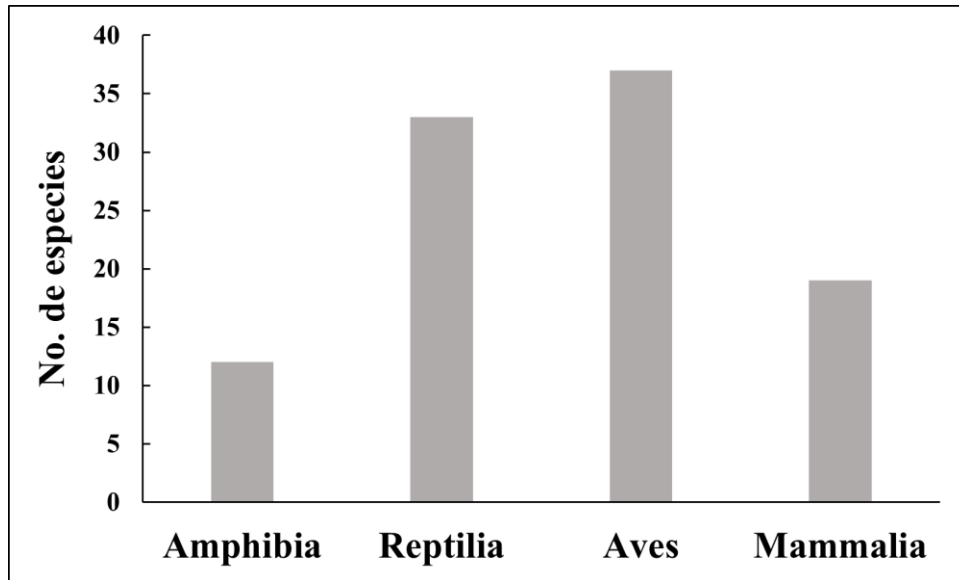


Figura 5. Cantidad de especies registradas por clase de vertebrado. Se encontraron 12 especies de anfibios, 33 de reptiles, 37 de aves y 19 mamíferos.

Según los registros, el sapo de caño (*Rhinella horribilis*; con 170 individuos), la rana arborícola mexicana (*Smilisca baudinii*; 101) y el sapo costero (*Incilius valliceps*; 93) fueron las especies más frecuentemente atropelladas según los registros (Anexo 2). Las especies de reptiles más registradas fueron el basilisco rayado (*Basiliscus vittatus*; 12), la nauyaca (*Bothrops asper*; 10) y la boa común (*Boa imperator*; 8) (Anexo 2). Las aves encontradas con mayor frecuencia fueron el chotacabras pauraque (*Nyctidromus albicollis*; 37), el semillero aliblanco (*Sporophila corvina*; 13) y el zorzal ermitaño (*Catharus guttatus*; 10) (Anexo 2). Los mamíferos más frecuentes fueron el tlacuache cuatro ojos gris (*Philander opossum*; 9), el ratón silvestre mexicano (*Peromyscus mexicanus*; 8) y el conejo brasileño (*Sylvilagus brasiliensis*; 5) (Anexo 2).

Cuadro 1. Especies registradas en este estudio que pertenecen a alguna 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) (EN-en peligro, NT-casi amenazado).

Especie	Clasificación
Clase Amphibia	
<i>Lithobates berlandieri</i>	Pr
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	Pr
Clase Reptilia	
<i>Kinosternon leucostomum</i>	Pr
<i>Coleonyx elegans</i>	A
<i>Iguana iguana</i>	Pr
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	Pr
<i>Boa imperator</i>	A
<i>Imantodes cenchoa</i>	Pr
<i>Lampropeltis triangulum</i>	A
<i>Leptophis ahaetulla</i>	A
<i>Leptophis mexicanus</i>	A
<i>Micrurus diastema</i>	Pr
Clase Aves	
<i>Antrostomus carolinensis</i>	NT
<i>Manacus candei</i>	Pr
<i>Spinus atriceps</i>	A
<i>Passerina ciris</i>	Pr
Clase Mammalia	
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	A
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	EN
<i>Lonchorhina aurita</i>	A

La gráfica de la K de Ripley mostró que todos los vertebrados presentan una distribución espacial que se aleja significativamente de lo que cabría esperar de un proceso aleatorio. Por lo tanto, se procedió a realizar la estimación de la densidad de Kernel y, a partir de ahí, a generar una representación en forma de un mapa de calor que permite ubicar las secciones de la carretera según la intensidad empíricamente esperada de atropellamientos (Figura 3).

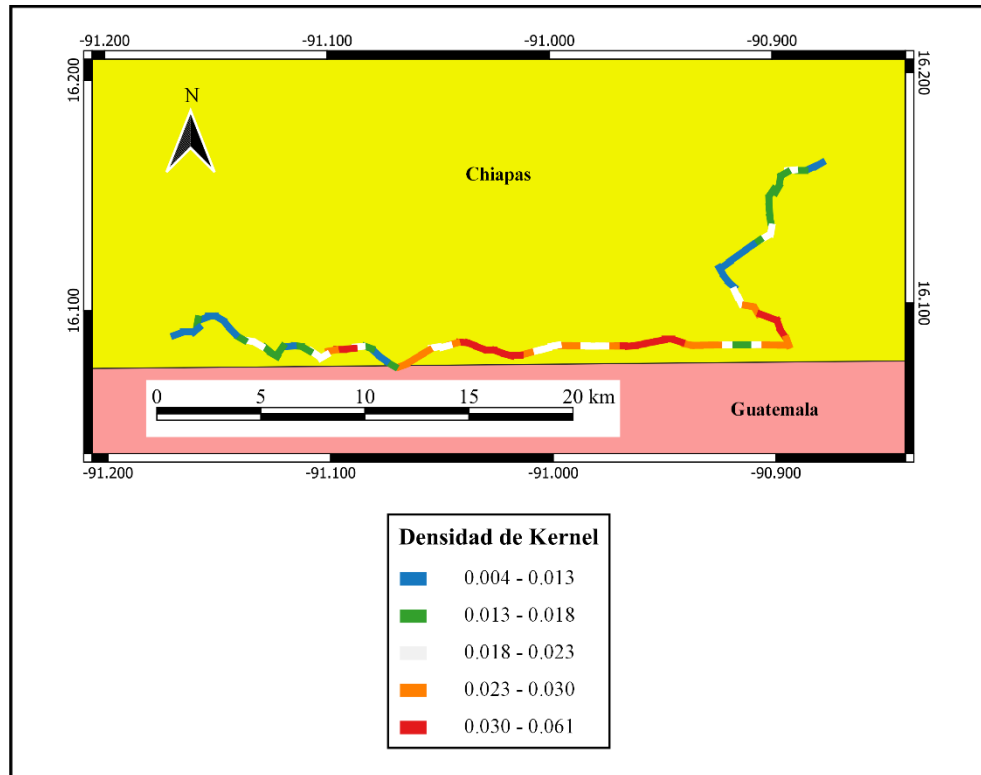


Figura 3. Mapa de calor de atropellamientos de vertebrados en la carretera Fronteriza-Ribereña. El mapa fue hecho con base en la densidad de Kernel (1/km) donde el rojo muestra las zonas de la carretera con mayor probabilidad de atropellamiento y el azul las zonas con menor probabilidad de atropellamiento.

La mayoría de las proporciones del bosque en las áreas *buffer* de 500 m de radio fueron de entre 2 y 60 % de la cobertura total; las de tierras agrícolas, entre 35 y 90 %; y los pastizales ganaderos y las zonas urbanas, entre 0 y 3 %. Las coberturas de tierras agrícolas y zona urbana, el número de coberturas, la carretera recta y la velocidad de los vehículos tuvieron una relación positiva con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies. El resto de las variables explicativas tuvo una relación negativa con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies, excepto en la escala de 500 m donde hubo una relación negativa entre la cobertura de zona urbana y la probabilidad de atropellamiento de especies, y entre el número de coberturas y la probabilidad de atropellamiento de especies (Anexo 3). Los porcentajes de carretera recta y curva fueron inversamente proporcionales entre sí (Anexo 3), y las coberturas del bosque tropical perennifolio y de las tierras agrícolas

presentaron una alta colinealidad ($VIF > 10$), por lo que sólo se utilizó la variable de la carretera recta y una de estas dos coberturas para el resto de los análisis.

Se reportan los modelos con un $\Delta AICc < 2$ para cada escala evaluada (Cuadro 2). La escala de efecto resultante de la mayoría de las variables explicativas para la probabilidad de atropellamiento de individuos fue de 100 m; por lo que sólo se reportan los modelos de esta escala. Los mejores modelos incluyeron una combinación de variables de la composición y configuración del paisaje y de las características de la carretera, como las coberturas de bosque y zona urbana, el número de coberturas, la distancia al cuerpo de agua más cercano, la proporción de la carretera recta y la longitud de carretera (Cuadro 2).

En el caso de la probabilidad de atropellamiento de especies, las escalas de efecto de las variables fueron diferentes, por lo que se optó por reportar los modelos de todas las escalas. Los mejores modelos para esta probabilidad de atropellamiento incluyeron las mismas variables que los modelos del atropellamiento de individuos además del grado de fragmentación en las escalas de 50, 100 y 300 m, la cobertura de tierras agrícola en las escalas de 300 y 500 m, y la cobertura de pastizales ganaderos en la escala de 500 m (Cuadro 2). La única variable que no resultó significativa en ningún caso fue la velocidad de los vehículos.

Cuadro 2. Modelos resultantes con $\Delta AICc < 2$. Variables relacionadas con la probabilidad de atropellamientos. Para cada escala evaluada se muestran las variables obtenidas en los modelos con $\Delta AICc < 2$ y los valores de p , el número de parámetros (K), el AICc, la diferencia entre cada modelo y el que le seguía ($\Delta AICc$), los pesos wAICc de cada modelo y los pesos acumulativos de wAICc de cada modelo (CwAICc). Abreviaturas: I (probabilidad de atropellamiento de individuos), E (probabilidad de atropellamiento de especies), R (porcentaje de carretera recta), C (longitud de carretera), D (distancia al cuerpo de agua más cercano), F (grado de fragmentación), B (cobertura de bosque tropical perennifolio), U (cobertura de zona urbana), A (cobertura de tierras agrícolas), NC (número de coberturas) y A (cobertura de pastizales).

Escala	Modelo	K	Probabilidad de atropellamiento de individuos												
			AICc	$\Delta AICc$	wAICc	CwAICc	R	C	D	F	B	U	A	NC	P
100 m	I~B+U+C+D+R	7	260.41	0	0.06	0.06	<0.01	0.10	<0.01	-	0.04	0.09	-	-	-
	I~B+D+R	5	260.48	0.07	0.06	0.12	<0.01	-	<0.01	-	0.02	-	-	-	-
	I~B+U+D+R	6	260.96	0.56	0.05	0.17	<0.01	-	<0.01	-	0.03	0.19	-	-	-
	I~B+C+D+R	6	261.21	0.80	0.04	0.21	<0.01	0.23	<0.01	-	0.02	-	-	-	-
	I~B+NC+D+R	6	261.46	1.05	0.04	0.25	<0.01	-	<0.01	-	0.01	-	-	0.27	-
	I~B+NC+C+D+R	7	261.98	1.58	0.03	0.28	<0.01	0.19	<0.01	-	0.01	-	-	0.23	-
Probabilidad de atropellamiento de especies															
50 m	E~B+U+C+D+R	7	256.73	0	0.07	0.07	<0.01	0.05	<0.01	-	0.04	0.08	-	-	-
	E~B+C+D+R	6	257.68	0.95	0.04	0.11	<0.01	0.05	<0.01	-	0.03	-	-	-	-
	E~B+U+C+D+R+F	8	258.09	1.36	0.04	0.15	<0.01	0.07	0.01	0.34	0.09	0.10	-	-	-
	E~B+U+D+R	6	258.49	1.76	0.03	0.18	<0.01	-	<0.01	-	0.03	0.08	-	-	-
	E~B+C+D+R+F	7	258.66	1.93	0.03	0.21	<0.01	0.07	0.01	0.26	0.08	-	-	-	-
	E~B+U+D+R	6	255.92	0	0.07	0.07	<0.01	-	<0.01	-	0.02	0.07	-	-	-
100 m	E~B+U+C+D+R	7	256.04	0.12	0.07	0.14	<0.01	0.15	<0.01	-	0.03	0.03	-	-	-
	E~B+D+R	5	257.26	1.34	0.04	0.18	<0.01	-	<0.01	-	0.01	-	-	-	-
	E~B+U+D+R+F	7	257.61	1.69	0.03	0.21	<0.01	-	<0.01	0.44	0.03	0.07	-	-	-
	E~B+NC+D+R	6	257.77	1.85	0.03	0.24	<0.01	-	<0.01	-	<0.01	-	-	0.20	-
	E~B+U+NC+D+R	7	257.86	1.94	0.03	0.27	<0.01	-	<0.01	-	<0.01	-	-	0.20	-
	E~B+U+C+D+R+F	8	257.87	1.95	0.03	0.29	<0.01	0.16	<0.01	0.48	0.04	0.04	-	-	-
300 m	E~A+D+R+F	6	258.67	0	0.07	0.07	<0.01	-	<0.01	0.06	-	-	0.12	-	-
	E~D+R+F	5	259.03	0.36	0.06	0.13	<0.01	-	<0.01	0.03	-	-	-	-	-
	E~A+C+D+R+F	7	259.96	1.29	0.04	0.16	<0.01	0.32	<0.01	0.08	-	-	0.14	-	-
	E~C+D+R+F	6	260.01	1.34	0.04	0.20	<0.01	0.26	<0.01	0.04	-	-	-	-	-
	E~A+D+R	5	260.85	1.38	0.03	0.23	<0.01	-	<0.01	-	-	-	0.05	-	-

Cuadro 2. Continuación

		Probabilidad de atropellamiento de especies													
500 m	E~A+D+R	5	262.44	0	0.07	0.07	<0.01	-	0.02	-	-	-	0.11	-	-
	E~D+R	4	262.94	0.51	0.05	0.12	<0.01	-	<0.01	-	-	-	-	-	-
	E~A+C+D+R	6	264.00	1.56	0.03	0.15	<0.01	0.42	<0.01	-	-	-	0.14	-	-
	E~C+D+R	5	264.10	1.66	0.03	0.18	<0.01	0.31	0.01	-	-	-	-	-	-
	E~D+R+F	5	264.31	1.87	0.03	0.21	<0.01	-	0.02	0.37	-	-	-	-	-
	E~A+NC+D+R	6	264.33	1.89	0.03	0.23	<0.01	-	0.01	-	-	-	0.12	0.55	-
	E~A+P+D+R	6	264.42	1.98	0.03	0.26	<0.01	-	0.02	-	-	-	0.60	-	0.11

Discusión

Los resultados principales que se encontraron en este estudio fueron que el atropellamiento de vertebrados está espacialmente agregado y que hay segmentos de la carretera muestreada que tienen una menor y una mayor probabilidad de atropellamiento. Además, se identificaron las variables que podrían explicar la distribución de la probabilidad de los atropellamientos y se encontró que éstas son el tipo de cobertura, el diseño de la carretera y distancia al cuerpo de agua más cercano.

De los dos aspectos que generan sesgo al momento de realizar los muestreos, la probabilidad de detección de los cadáveres fue alta debido a factores como las buenas condiciones climáticas, el moderado volumen del tráfico y el hecho de realizar los muestreos caminando. Estos factores permitieron una fácil detección de los cadáveres, sin importar el tamaño u otras características propias del cadáver, ni de la habilidad de los que realizaron el muestreo. En cambio, la probabilidad de persistencia de un cadáver no se calculó por cuestiones logísticas; por lo que, este sesgo no pudo controlarse.

Especies registradas en los muestreos

En este estudio se registró un mayor número de especies e individuos atropellados (101 y 759, respectivamente) en comparación con otros estudios; esto puede deberse principalmente a que el estudio se realizó en una región con una diversidad de especies alta (Arriaga *et al.*, 2000; Olivet y Asquith, 2004). Los números de especies e individuos de vertebrados atropellados reportados en otros estudios que se llevaron a cabo cerca de la Selva Lacandona, en la península de Yucatán, han sido menores que los reportados en este estudio: 114 individuos de seis especies (Pozo-Montuy *et al.*, 2008), 181 individuos de alrededor de 30 especies (Sánchez-Acuña *et al.*, 2021), 111 individuos de 20 especies (Pozo-Montuy *et al.*,

2021) y 509 individuos de 52 especies (Pacheco Figueroa *et al.*, 2021). Otra diferencia es que la cantidad de kilómetros recorridos en esos muestreos fue mayor de 1000 km; mientras que en este estudio sólo se recorrieron 440 km. Las cifras bajas de individuos y especies en esos estudios pueden deberse a que los muestreos se realizaron en un vehículo, como ya se ha argumentado previamente (Montelongo, 2020). Un estudio ubicado en la carretera Kinchil-Celestún, Yucatán, reportó 732 individuos de 77 especies (Nahuat-Cervera *et al.*, 2021), que son cifras cercanas a las de este proyecto; esta mayor similitud en las cantidades puede deberse a que en ese estudio realizaron sus muestreos caminando y con un vehículo.

Con respecto a las especies en general, son pocas las especies que dominan por su alta frecuencia de atropellamiento ya que se caracterizan por ser generalistas de hábitat (Anexo 1; Forman *et al.*, 2003; González-Gallina, 2011; Filius *et al.*, 2020), o por ser especies sinántropas, es decir, asociadas a actividades humanas (Pracucci *et al.*, 2012). Globalmente, y particularmente en los trópicos, se ha considerado a los anfibios como la clase de vertebrados más impactada por las carreteras (Coelho *et al.*, 2012; Glista *et al.*, 2008). En este estudio, la mayor cantidad de individuos encontrados en los muestreos fueron anfibios, lo que puede deberse sobre todo al método de muestreo utilizado que permite detectar más fácilmente tanto a estos organismos como al resto de los vertebrados. Este resultado coincide con otros estudios que utilizaron el mismo método de muestreo de caminar y reportaron que los vertebrados más atropellados fueron los anfibios (Ashley y Robinson, 1996; Dodd *et al.*, 2004; Gryz y Krauze, 2008; Attademo *et al.*, 2011).

La alta abundancia de anfibios atropellados puede deberse a que los mecanismos de reproducción de las especies registradas están asociados a cuerpos de agua (Attademo *et al.*, 2011). Dado que hay un *habitat split* ocasionado por la carretera, los anfibios la cruzan para

llegar a los cuerpos de agua y son atropellados (Becker *et al.*, 2007; Pereira *et al.*, 2022). Además, presentan una poca vagilidad, y no perciben el peligro que representa el paso de vehículos (Ashley y Robinson, 1996). La mayoría de las especies de anfibios atropelladas fueron sapos (familia Bufonidae), que también han sido los anfibios más registrados en otros estudios (Grosselet *et al.*, 2008; da Silva y Rodrigues, 2016; Filius *et al.*, 2020; Pacheco Figueroa *et al.*, 2021), y la rana arborícola mexicana; tanto los sapos como la rana arborícola mexicana se caracterizan por tolerar hábitats abiertos o perturbados, y tienen una distribución amplia (Cedeño-Vázquez *et al.*, 2006; IUCN *et al.*, 2020; Nahuat-Cervera *et al.*, 2021).

En los muestreos se registró un gran número de especies de reptiles (Figura 5, Anexo 1), lo cual 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, entre otros (Andrews, 2004; Ramos y Meza-Joya, 2018). Adicionalmente, varias de las especies identificadas son generalistas como el basilisco rayado, la boa constrictora y la nauyaca terciopelo, y han sido registrados en otros estudios de atropellamientos (Puc-Sánchez *et al.*, 2013; Cedeño-Vázquez *et al.*, 2021; Pozo-Montuy *et al.*, 2021). Los reptiles más atropellados, en este y otros estudios, son las serpientes (Grosselet *et al.*, 2008; Filius *et al.*, 2020), y varias de ellas se encuentran en alguna categoría de riesgo (Delgado-Trejo *et al.*, 2018).

El atropellamiento de varias especies de aves puede deberse a atributos propios de cada especie que las hace más vulnerables, sobre todo por el comportamiento asociado con su estrategia de forrajeo y su alimentación (Anexo 1; da Rosa y Bager, 2012). Que el chotacabras pauraque haya tenido la mayor frecuencia de atropellamientos de aves en este y

otros estudios (Collinson *et al.*, 2015; Vidal-Vallés *et al.*, 2018) puede deberse a su comportamiento de posarse sobre los caminos para forrajear y alimentarse (Quesnel, 1986; Cordero, 2000). De manera similar, otras especies que utilizan la carretera o los bordes de la vegetación circundante a ella como fuente de alimento son más vulnerables a ser atropelladas, como es el caso de las aves carroñeras (*e.g.* el zopilote negro) o granívoras (*e.g.* los semilleros de la familia Thraupidae); estas especies también han sido reportadas en otros estudios (Pozo-Montuy *et al.*, 2008; Ramos y Meza-Joya, 2018).

Los mamíferos más atropellados, tanto en México como en otros países, son los tlacuaches por ser una especie generalista, por desplazarse grandes distancias y por la baja velocidad a la que lo hacen (Bueno *et al.*, 2015; Kanda *et al.*, 2006; Glista *et al.*, 2008; Grosselet *et al.*, 2008; Pozo-Montuy *et al.*, 2008; Puc-Sánchez *et al.*, 2013; De la Ossa-V. y Galván-Guevara, 2015; Ruiz, 2020; Nahuat-Cervera *et al.*, 2021; Pacheco Figueroa *et al.*, 2021; Pozo-Montuy *et al.*, 2021; Ruiz-Ramírez *et al.*, 2022). Con respecto a los roedores, su alta frecuencia de atropellamiento puede explicarse por sus altas abundancias poblacionales y por estar asociados a actividades humanas (Polaco y Guzmán, 1997; González-Gallina, 2011; Puc-Sánchez *et al.*, 2013), como la rata algodonera *Sigmodon hispidus* (Bowne *et al.*, 1999), o por desplazarse entre parches de bosque conservado, como el ratón silvestre mexicano *Peromyscus mexicanus* (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda, 2010). Otras especies previamente reportadas por ser propicias al atropellamiento y que también se registraron en este estudio son el armadillo (*Dasypus novemcinctus*) (da Silva y Rodrigues, 2016; Puc-Sánchez *et al.*, 2013) y el puercoespín mexicano (*Sphiggurus mexicanus*) (Bueno *et al.*, 2015; Plante *et al.*, 2019)

En este estudio se encontró una fuerte evidencia de que el atropellamiento de vertebrados tiene una distribución agregada, lo que coincide con otros estudios (Ramp *et al.*, 2005; Glista *et al.*, 2008; Carvalho y Mira, 2011; Filius *et al.*, 2020). Se eligió un área de *buffer* con radio de 500 m para asegurar que se encuentre la agregación de todas las clases de vertebrados en su conjunto. El *buffer* de 500 m se ha utilizado para serpientes y aves en otros estudios (Maschio *et al.*, 2016; Moroney, 2018), aunque también se han utilizado *buffers* con radios más pequeños (50-300 m) para la herpetofauna (Coelho *et al.*, 2012; Boyle *et al.*, 2017; Gonçalves *et al.*, 2018). Para mamíferos y aves, los radios utilizados varían de 100 a 500 m dependiendo de la especie (Garrah *et al.*, 2015; Boyle *et al.*, 2017). A pesar de que para anfibios se han utilizado *buffers* más pequeños, en este estudio tuvieron una distribución agregada en el *buffer* de 500 m. La agregación espacial depende de diversos factores del paisaje y de la carretera (Seiler, 2005) y varios de ellos fueron evaluados en este estudio y se discutirán en el siguiente apartado.

En cuanto a los modelos elegidos, éstos contienen variables explicativas relevantes para describir el comportamiento de las variables de respuesta. A pesar de que los pesos de los wAICc de los modelos fueron bajos (6% y 7%), las variables de la distancia a un cuerpo de agua, la proporción de la carretera recta, y los tipos de cobertura se repitieron en todos los modelos y la variable de la longitud de carretera estuvo presente en todos los modelos de la probabilidad de atropellamiento de especies atropelladas (Cuadro 2); por esta razón se les consideró variables relacionadas con las variables de respuesta. De igual manera, los valores bajos de p de las variables presentes en los modelos apoyan esta afirmación.

Distribución espacial de los atropellamientos en función de las variables del paisaje

La composición del paisaje circundante a la carretera es un factor que influye fuertemente en el riesgo que tienen los individuos al cruzarla (Santos *et al.*, 2018). En este estudio, se comprobó que la cobertura de bosque tropical perennifolio tiene una relación negativa con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies (Anexo 3), como se planteó en la predicción 1 (Figura 1). Esto también ha sido reportado en otros estudios; en ellos lo atribuyen a que las especies registradas como atropelladas usan otros tipos de coberturas por las que se desplazan mejor, además de la selva (Bashore *et al.*, 1985; Bueno *et al.*, 2015; Plante *et al.*, 2019). Las coberturas por las que también se desplazan son áreas abiertas y pueden abarcar pastizales, tierras agrícolas o centros urbanos.

En algunos casos, se ha reportado que los vertebrados en general han sido más atropellados en zonas donde hay tierras agrícolas (Hubbard *et al.*, 2000; Colino-Rabdal *et al.*, 2011) o pastizales cerca (Morales-Mávil *et al.*, 1997; Carvalho y Mira, 2011; Ruiz, 2020). Los reptiles y mamíferos pequeños en particular se han encontrado más asociados a áreas abiertas como pastizales y cultivos (da Silva y Rodrigues, 2016). La proximidad de cultivos puede aumentar el riesgo de que sean atropelladas las nauyacas terciopelo y las boas debido a la disponibilidad de alimento como roedores (Santos *et al.*, 2018). También se ha reportado que a algunas especies de aves se les atropella más en pastizales y cultivos (Clevenger *et al.*, 2003; da Silva y Rodrigues, 2016; Santos *et al.*, 2018), ya que, cuando hay pastos a los lados de la carretera, las especies granívoras tienen una mayor actividad y desplazamiento en esas zonas, como el caso de las especies de semilleros de la familia Thraupidae (Forman y Alexander, 1998; Dean y Milton, 2003). De acuerdo con los resultados obtenidos, la cobertura de tierras agrícolas resultó tener una relación positiva con la probabilidad de

atropellamiento de individuos y especies y, al tener una colinealidad alta con el bosque, también resultó una variable significativa. En cambio, los pastizales ganaderos tuvieron una relación negativa con la probabilidad de atropellamientos y sólo estuvo presente en un modelo en la escala de 500 m (Cuadro 2), lo que puede deberse principalmente a su baja proporción de cobertura en la región muestreada.

En general, la presencia y la distancia a centros urbanos han sido variables asociadas al atropellamiento (Glista *et al.*, 2008; McShea *et al.*, 2008; Danks y Porter, 2010; Farmer y Brooks, 2012; Bueno *et al.*, 2015). Hay estudios que han reportado más atropellados cerca de zonas urbanas (Bueno *et al.*, 2015; Fabrizio *et al.*, 2019), como también lo fue en este caso al obtener una relación positiva entre la probabilidad de atropellamiento y la cobertura de las zonas urbanas, lo cual puede deberse al mayor flujo vehicular asociado a esta cobertura. Este resultado puede deberse al hecho de que varias de las especies atropelladas cerca de centros urbanos son especies que toleran y utilizan este tipo de hábitat o que son generalistas de hábitat (Santos *et al.*, 2018; Fabrizio *et al.*, 2019; Filius *et al.*, 2020), como en el caso particular de la boa, el sapo de caño, la iguana, el basilisco rayado y el tlacuache.

En este estudio se encontró que el número de coberturas de uso del suelo y vegetación se relaciona con la presencia de cada tipo de cobertura, tal como se esperaba según la predicción 2a, 2b y 2c (Figura 1), y tuvo una relación positiva con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies; por otro lado, esta variable apareció en pocos modelos (Cuadro 2; Anexo 3). El número de coberturas, también llamado diversidad de hábitats, en un paisaje ha sido una variable poco estudiada en relación con el atropellamiento de vertebrados. Se ha reportado una relación positiva entre la diversidad de hábitats y el atropellamiento de vertebrados (Finder *et al.*, 1999; Nielsen *et al.*, 2003; Malo *et al.*, 2004;

Farmer y Brooks, 2012). Esta relación puede deberse a que la presencia de un solo tipo de hábitat no aumenta la probabilidad de atropellamiento. Por el contrario, el conjunto de varios tipos de hábitats puede elevar esta probabilidad, porque la variabilidad del paisaje hace que las especies hagan uso de cada tipo de hábitat de diferentes maneras y que haya una mayor diversidad de especies en el paisaje, como se ha propuesto en la hipótesis de complementación del paisaje (Dunning *et al.*, 1992). Además, la presencia de bordes de varios tipos de hábitat al lado de las carreteras promueve el desplazamiento entre ellos (Malo *et al.*, 2004; Fahrig *et al.*, 2011; Farmer y Brooks, 2012), como lo ha propuesto la hipótesis de la seguridad del paisaje (Tscharntke *et al.*, 2012), lo que, a su vez, aumenta su probabilidad de atropellamiento.

La conectividad del paisaje ha sido una variable relacionada con el atropellamiento de individuos (Fabrizio *et al.*, 2019). En este estudio se encontró que el grado de fragmentación del bosque tropical perennifolio estuvo presente sólo en algunos de los modelos asociado a la probabilidad de atropellamiento de especies, sobre todo en la escala de 300 m (Cuadro 2). Por lo tanto, las predicciones 5a y 5b (Figura 1) acerca del grado de fragmentación se aceptan parcialmente.

En las escalas de 300 y 500 m hubo una relación negativa entre la cobertura de bosque y la fragmentación (Anexo 3), ya que la fragmentación y la disminución de cobertura pueden ocurrir simultáneamente (Fahrig, 1997). En estas mismas escalas hubo una relación positiva entre el grado de fragmentación y la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies (Anexo 3). Esto coincide con otros estudios que reportan que la fragmentación del bosque hace que aumenten los atropellamientos de mamíferos porque tienden a desplazarse dentro

de su territorio en búsqueda de recursos (Da Cunha *et al.*, 2009; Fabrizio *et al.*, 2019; Saint-Andrieux *et al.*, 2020; Mayer *et al.*, 2021).

Por el contrario, en las escalas de 50 y 100 m hubo una relación positiva entre el grado de fragmentación y la cobertura de bosque tropical perennifolio, y una relación negativa con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies (Anexo 3). Esto puede deberse a que el bosque era una de las coberturas con mayor porcentaje de área; entonces, los parches de bosque eran grandes y en esas escalas no se encontró que hubiera tanta distancia entre ellos.

Por otro lado, se cumplieron las predicciones 6a y 6b (Figura 1), dado que la distancia a un cuerpo de agua resultó ser una variable relacionada negativamente con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies (Cuadro 2; Anexo 3). Otros estudios también han reportado que la probabilidad de atropellamiento de herpetofauna está asociada a los cuerpos de agua (MacKinnon *et al.*, 2005; Glista *et al.*, 2008; da Silva y Rodrigues, 2016; Ruiz, 2020). La presencia y la distancia a cuerpos de agua es un recurso vital para todos los vertebrados, pero sobre todo para los anfibios y reptiles. Parte del ciclo de vida de los anfibios es acuática y la reproducción de un gran número de las especies es externa, llevándose a cabo dentro del agua (Vitt y Cadwell, 2009). En el caso de las tortugas, los cuerpos de agua suelen ser sus hábitats preferidos (MacKinnon *et al.*, 2005).

No obstante, también se ha encontrado una relación negativa entre la distancia a cuerpos de agua con el atropellamiento de las otras clases de vertebrados: aves (Ramp *et al.*, 2005; Gomes *et al.*, 2009; da Rosa y Bager, 2012), mamíferos (Ramp *et al.*, 2005; Ng *et al.*, 2008; Bueno *et al.*, 2015) y vertebrados de manera general (Farmer y Brooks, 2012; Bueno *et al.*, 2015). Esto puede deberse a que los cuerpos de agua son una ruta de desplazamiento

preferida de los vertebrados al minimizar el gasto energético que implica la búsqueda de agua y al ser más fácil su desplazamiento a los lados del cuerpo de agua (Bueno *et al.*, 2015).

Distribución espacial de los atropellamientos en función de las variables de la carretera

Para poder tener un mejor análisis de los impactos que genera una carretera en la fauna es importante tomar en cuenta variables de las características de la carretera (Delgado-Trejo *et al.*, 2018). Algunas de las características de las carreteras son las siguientes: el tipo de superficie, el ancho y el número de carriles de la carretera, la velocidad de los vehículos, la sinuosidad, la cantidad o densidad de carreteras en el área de estudio, el flujo o volumen de los vehículos y las medidas de mitigación (Smith y van der Ree, 2015). La carretera Fronteriza-Ribereña sólo tiene un tipo de superficie que es el pavimento, presenta dos carriles y no posee ninguna medida de mitigación, por lo que no presenta variaciones en cuanto a estas características en su extensión. 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 otra parte, la carretera Ribereña sólo conecta a los ejidos. No se detectaron variaciones evidentes en el volumen vehicular de cada carreta ni entre ambas, por lo que no se consideró pertinente evaluar el flujo vehicular en este estudio.

El diseño de la carretera resultó ser una variable importante que está relacionada con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies dado que el porcentaje de carretera recta estuvo presente en todos los modelos y que los porcentajes de los dos diseños de carretera (recta y curva) fueron inversamente proporcionales el uno con respecto al otro (Cuadro 2; Anexo 3), aprobándose las predicciones 3c y 3d (Figura 1). La sinuosidad de la carretera ha sido considerada una variable predictiva de la probabilidad de atropellamiento en otros estudios (Polaco y Guzmán, 1997; Farmer y Brooks, 2012; Miyamoto *et al.*, 2021).

Aunque en algunos casos se ha determinado que se atropellan más vertebrados en zonas de la carretera donde hay curvas, principalmente por la poca visibilidad que se tiene al tomar una curva y por ser más difícil esquivar a los individuos que estén cruzando (Ramp *et al.*, 2005; Rowden *et al.*, 2008; Barthelmess, 2014; Machado *et al.*, 2015), la mayoría de los estudios coinciden con lo encontrado en este estudio, es decir, que hay más vertebrados atropellados donde la carretera es recta (Langley *et al.*, 2006).

La visibilidad es un factor por considerar cuando se habla del diseño de la carretera y la velocidad de los vehículos, ya que se ha reportado una relación positiva entre la visibilidad y la velocidad (Bashore *et al.*, 1985). Cuando la visibilidad del tramo de la carretera es corta como cuando hay curvas, la velocidad a la que van los conductores es baja y la probabilidad de atropellar a algún individuo disminuye. En cambio, si la visibilidad de los conductores de la carretera es buena y a larga distancia, como en carreteras rectas, se conduce a mayor velocidad, aumentando la probabilidad de atropellamiento (Bashore *et al.*, 1985).

Varios estudios mencionan que la mayor cantidad de atropellamientos en zonas con carreteras rectas se debe a las velocidades altas de los vehículos (Gunther *et al.*, 1998; Polaco y Guzmán, 1997; Colino-Rabdal *et al.*, 2011; Barthelmess, 2014; Delgado-Trejo *et al.*, 2018). Según los resultados obtenidos en la matriz de correlaciones (Anexo 3), la velocidad de los vehículos estuvo correlacionada con el diseño de la carretera, teniendo una relación positiva para la carretera recta y negativa para la curva. De esta manera, se comprobaron las predicciones 3a, 3c y 3d (Figura 1) según las cuales el diseño iba a estar relacionado con la velocidad de los vehículos y ésta, a su vez, con la probabilidad de atropellamiento de individuos y especies, ya que la velocidad iba a fungir como variable intermedia entre el diseño de la carretera y la probabilidad de atropellamiento de vertebrados. Por otra parte, la

velocidad tuvo una relación positiva con la probabilidad de atropellamiento de especies e individuos (Anexo 3), como se ha reportado en otros estudios (Allen y McCullough, 1976; Seiler, 2005; McShea *et al.*, 2008; Ng *et al.*, 2008; Danks y Porter, 2010; Farmer y Brooks, 2012; De la Ossa-V. y Galván-Guevara, 2015).

También pudo comprobarse la predicción 3b (Figura 1) que señalaba una relación negativa entre la cobertura de zonas urbanas y la velocidad de los vehículos (Anexo 3). Esto puede explicarse por la menor presencia de tramos rectos de carretera y un aumento en señalamientos, topes y cruces peatonales en estas zonas.

A pesar de todo lo anterior, la velocidad no estuvo presente en ningún modelo (Cuadro 2). Esto puede deberse a que la mayoría de los vehículos van a una velocidad intermedia (ni muy lenta ni muy rápida) (Taylor y Goldingay, 2004; Rowden *et al.*, 2008); los registros de velocidad en la carretera muestreada fueron entre 40 y 80 km/h.

La otra característica de la carretera evaluada fue la longitud de carretera y resultó ser importante sólo en algunos modelos (Cuadro 2). Tal y como se planteaba en las predicciones 4b y 4c (Figura 1), la relación entre la probabilidad de atropellamiento y la longitud de carretera fue negativa (Anexo 3). En otros estudios también se ha encontrado una relación negativa entre el atropellamiento de vertebrados, sobre todo de mamíferos grandes, y la densidad de carreteras (Ng *et al.*, 2008; González-Gallina e Hidalgo-Mihart, 2018; Mayer *et al.*, 2021) debido a que, al haber menos carreteras lejos de asentamientos humanos y al haber mayor cobertura de bosque, los vertebrados tienen un mayor desplazamiento entre los parches de bosque.

Además, la longitud de carreteras tuvo una relación positiva con la cobertura de zonas urbanas en las escalas de 300 y 500 m (Anexo 3), con lo cual se acepta la predicción 4a

(Figura 1). Esto se debe a la relación positiva que hay entre la proximidad a ciudades o poblados y la expansión de carreteras para transportar productos y conectar lugares (Freitas *et al.*, 2010). Por lo que, aunque hay varias especies que están presentes cerca de zonas urbanas, la cercanía a estas zonas puede generar una disminución en los intentos de cruce y, por lo tanto, en los atropellamientos por los efectos de barrera asociados al tráfico y la contaminación sonora de los poblados y centros urbanos (Forman y Alexander, 1998; Arroyave *et al.*, 2006).

Conclusiones

1. Con base a los resultados obtenidos, se comprobó que la distribución de los atropellamientos de individuos y especies de vertebrados terrestres en la carretera muestreada está agregada y que esta distribución puede deberse a las variables de la estructura del paisaje y la carretera analizadas.
2. De las variables analizadas de la composición del paisaje, se encontró que la distribución agregada de atropellamientos puede ubicarse en zonas de la carretera con áreas abiertas a su alrededor; en cambio, en las zonas con bosque y más cobertura de dosel, la distribución de los atropellamientos fue aleatoria.
3. La variable de la configuración del paisaje más relacionada con la probabilidad de atropellamiento fue la distancia al cuerpo de agua más cercano, ya que los vertebrados tenían una mayor probabilidad de atropellamiento mientras menor fuera la distancia a un cuerpo de agua; por lo que, su distribución fue agregada en zonas cercanas a un cuerpo de agua. El número de coberturas y el grado de fragmentación del bosque resultaron no ser variables tan importantes para la probabilidad de atropellamiento.
4. En cuanto a las características de la carretera, en zonas donde la carretera era recta las velocidades eran más altas y, consecuentemente, había mayor probabilidad de atropellamiento. Esto resultó en una distribución agregada en estas zonas de la carretera. En cambio, en zonas con curvas la distribución de los atropellamientos fue aleatoria. En menor medida, la longitud de carretera tuvo una relación negativa con la probabilidad de atropellamiento; por lo que, en zonas con menor longitud de carretera la distribución de los atropellamientos fue agregada.

5. Las zonas de la carretera Fronteriza-Ribereña muestreada con una mayor probabilidad de atropellamiento de vertebrados fueron donde hay más áreas abiertas, donde hay cuerpos de agua cercanos y donde la carretera es recta. En esas zonas se sugiere implementar medidas de mitigación.

Implicaciones para la conservación

Con este estudio puede afirmarse que una alta diversidad de vertebrados es atropellada en una carretera cercana a un área natural protegida; a pesar de esto, no existe ninguna medida de mitigación en la zona que reduzca la mortalidad por atropellamiento. Como medida de mitigación para los vertebrados en general, podrían implementarse reductores de velocidad y señalamientos de límites de velocidad. 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) por el alto número de especies e individuos atropellados de estos animales además de que varias de estas especies están en alguna categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Los pasos de fauna por debajo de la carretera también podrían servir para los anfibios y los mamíferos. De manera general, las medidas de mitigación propuestas pueden ubicarse en zonas de la carretera muestreada en las que hubo mayor probabilidad de atropellamiento según aparecen en el mapa de calor (Figura 3) y que coincidan con donde hay cuerpos de agua cercanos, áreas abiertas circundantes a la carretera y secciones de carretera recta prolongadas.

Aunque el estudio de la ecología de carreteras en México va en aumento, aún hacen falta investigaciones que estudien otros efectos que producen las carreteras. El atropellamiento de vertebrados en particular está relacionado con diversos factores y hay que tomar en cuenta una variedad más amplia de ellos para encontrar relaciones nuevas y poder aportar más información que lleve a proponer medidas de mitigación acordes a los efectos que están teniendo las carreteras en cierta zona. Por ejemplo, podría analizarse 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, y podría determinarse si existen cambios en la diversidad y composición de especies en sitios cercanos a la carretera y lejanos a ella. También podría estudiarse la relación entre la probabilidad de atropellamientos y otras variables, como la precipitación, la temperatura ambiental, la topografía de la carretera, etc.

Referencias Bibliográficas

- Allen, R. E., y McCullough, D. R. (1976). Deer-car accidents in southern Michigan. *The Journal of Wildlife Management*, 40(2), 317-325.
- Andrews, K. M. (2004). *Interspecific comparisons of behavioral responses of southeastern snakes to roads*. Tesis de doctorado. Universidad de Georgia. 50 pp.
- Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., Faurby, S., Tuedes, T., Hoorn, C., Lohmann, L.G., Matos-Maraví, P., Ritter, C.D., Sanmartín, I., Silvestro, D., Tejedor, M., ter Steege, H., Tuomisto, H., Werneck, F.P., Zizka, A., y Edwards, S. V. (2018). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*, 6, e5644.
- 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.
- 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.
- 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.
- Barthelme, 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.
- Bashore, T. L., Tzilkowski, W. M., y Bellis, E. D. (1985). Analysis of deer-vehicle collision sites in Pennsylvania. *The Journal of Wildlife Management*, 49(3) 769-774.
- Bastian, O., y Steinhardt, U. (2002). *Development and perspectives of landscape ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- 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.
- Becker, C. G., Fonseca, C. R., Haddad, C. F. B., Batista, R. F., y Prado, P. I. (2007). Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318(5857), 1775-1777.
- Benítez, J., y Escalona, G. (Eds.). (2021). *Impacto de las vías de comunicación sobre la fauna silvestre en áreas protegidas: estudios de caso para el sureste de México*. ECOSUR.
- Bowne, D. R., Peles, J. D., y Barrett, G. W. (1999). Effects of landscape spatial structure on movement patterns of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Landscape Ecology*, 14(1), 53-65.
- 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.
- Bueno, C., Sousa, C. O. M., y Freitas, S. R. (2015). Habitat or matrix: which is more relevant to predict road-kill of vertebrates? *Brazilian Journal of Biology*, 75, 228-238.
- Burel, F., y Baudry, J. (2003). *Landscape ecology: concepts, methods, and applications*. CRC Press. Enfield, EUA.
- Burnham, K., y Anderson, D. (2002). *Model Selection and Multi-model Inference*. Springer. Nueva York, EUA.
- Calleros, G., y Brauer, F. A. (1983). *Problemática regional de la Selva Lacandona*. Dirección General de Desarrollo Forestal, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Coordinación Ejecutiva del Programa Ecológico de la Selva Lacandona. Palenque. Chiapas. México.
- Campbell, J.A. (1998). *Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, and Belize*. Animal Natural History Series, 4 University of Oklahoma Press. Oklahoma City, EUA.

- Carr, L. W., Fahrig, L., y Pope, S. E. (2002). Impacts of landscape transformation by roads. In *Applying landscape ecology in biological conservation* (pp. 225-243). Springer. Nueva York, EUA.
- Carvalho, F., y Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in Mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57(1), 157-174.
- 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*. GL Evink, P. Garrett, D. Zeigler (eds.). pp. 289-292.
- Cedeño-Vázquez, J. R., Calderón, R. R., y Pozo, C. (2006). *Anfibios de la región de Calakmul: Campeche, México*. CONABIO. México.
- Cedeño-Vázquez, J.R., Köhler, G., y Beutelspacher-García, P.M. (2021). Mortalidad de serpientes por atropellamiento en un área aledaña a la reserva estatal del Santuario del Manatí, Quintana Roo, México en Benítez, J., y Escalona, G. (Eds.), *Impacto de las vías de comunicación sobre la fauna silvestre en áreas protegidas: estudios de caso para el sureste de México* (pp. 368-378). ECOSUR.
- 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.
- Cervantes-Huerta, R., y Durán-Antonio, J. (2022). Seasonal variation of mammal roadkill hotspots in the Sierra Madre Occidental, México. *Therya Notes*, 3, 70-74.
- Chesser, R. T., S. M. Billerman, K. J. Burns, C. Cicero, J. L. Dunn, B. E. Hernández-Baños, A. W. Kratter, I. J. Lovette, N. A. Mason, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., D. F. Stotz, y K. Winker. (2021). Check-list of North American Birds (online). American Ornithological Society. <http://checklist.aou.org/taxa>
- Central Intelligence Agency (CIA). (2013). *The World Factbook 2012-13*. Central Intelligence Agency.
- 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., 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:10.1016/j.jtrangeo.2006.11.006>
- Colino-Rabanal, V. J., Lizana, M., y Peris, S. J. (2011). Factors influencing wolf *Canis lupus* roadkills in Northwest Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 57(3), 399-409.
- Collinson, W. J., Reilly, B. K., Parker, D. M., Bernard, R. T., y Davies-Mostert, H. T. (2015). An inventory of vertebrate roadkill in the greater Mapungubwe Transfrontier conservation area, South Africa. *African Journal of Wildlife Research*, 45(3), 301-311.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2022). Mapa Base MAD-Mex. Sistema de Monitoreo de Datos de Actividad del Programa REDD+ México, CONABIO-CONAFOR. Consultado el 27 de marzo de 2022, de https://monitoreo.conabio.gob.mx/snmb_charts/descarga_datos_madmex.html
- Cordero, R. G. (2000). The biology of the opossum (*Didelphis marsupialis*) in urbanized environments from Northern Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 20(2), 13-28.
- Da Cunha, H. F., Moreira, F. G. A., y de Sousa Silva, S. (2010). Roadkill of wild vertebrates along the GO-060 road between Goiânia and Iporá, Goiás State, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 32(3), 257-263.
- Danks, Z. D., y Porter, W. F. (2010). Temporal, spatial, and landscape habitat characteristics of moose—vehicle collisions in western Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1229-1241.

- Da Rosa, C. A., y Bager, A. (2012). Seasonality and habitat types affect roadkill of neotropical birds. *Journal of Environmental Management*, 97, 1-5.
- Da Silva, V.B., y Rodrigues, F.G. (2016). Wild vertebrate roadkill in the Chapada dos Veadeiros National Park, Central Brazil. *Biota Neotropica*, 16, 1-11.
- 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.
- 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.
- De La Ossa-V., J., y Galván-Guevara, S. (2015). Registro de mortalidad de fauna silvestre por colisión vehicular en la carretera Toluviéjo-ciénaga La Caimanera, Sucre, Colombia. *Biota Colombiana*, 16(1), 67-77.
- 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>.
- Delgado-Trejo, C., Herrera-Robledo, R., Martínez-Hernández, N., Bedolla-Ochoa, C., Hart, C. E., Alvarado-Díaz, J., Suazo-Ortuño, I., Nava-Bravo, H., Lopez-Toledo, L y Mendoza, E. (2018). Vehicular impact as a source of wildlife mortality in the Western Pacific Coast of Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(4), 1234-1244.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406. <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.
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, ecosystems y environment*, 62(2-3), 81-91.
- 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*. National Geographic Society. Washington, D.C., EUA.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., y Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1) 169-175.
- Eberhardt, E., Mitchell, S., y Fahrig, L. (2013). Road kill hotspots do not effectively indicate mitigation locations when past road kill has depressed populations. *The Journal of Wildlife Management*, 77(7), 1353-1359.
- Ellis, E. C. (2013). Sustaining biodiversity and people in the world's anthropogenic biomes. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(3-4), 368-372. <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).
- Fabrizio, M., Di Febbraro, M., D'Amico, M., Frate, L., Roscioni, F., y Loy, A. (2019). Habitat suitability vs landscape connectivity determining roadkill risk at a regional scale: a case study on European badger (*Meles meles*). *European Journal of Wildlife Research*, 65(1), 1-10.
- Fahrig, L. (1997). Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of wildlife management*, 61(3), 603-610.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution,*

- and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fahrig, L., y Rytwinski, T. (2009). Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and society*, 14(1).
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T. O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., y Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2), 101-112.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663.
- 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.
- Fernández-Buces, N., Trinidad-Lora, K., Olivé-Arriola, M., Resendiz-Rodríguez, J., López-Noriega, S., y Juárez-Casillas, L. A. (2022). Ecological connectivity and wildlife passages on roads: a reflection for México. *Therya Notes*, 3, 87-91.
- Filius, J., van der Hoek, Y., Jarrín-V, P., y van Hooft, P. (2020). Wildlife roadkill patterns in a fragmented landscape of the Western Amazon. *Ecology and evolution*, 10(13), 6623-6635.
- Finder, R. A., Roseberry, J. L., y Woolf, A. (1999). Site and landscape conditions at white-tailed deer/vehicle collision locations in Illinois. *Landscape and Urban Planning*, 44(2-3), 77-85.
- Flores-Villela, O., y García-Vázquez, U. O. (2014). Biodiversity of reptiles in Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, S467-S475.
- Fonseca, C. R., Coutinho, R. M., Azevedo, F., Berbert, J. M., Corso, G., y Kraenkel, R. A. (2013). Modeling habitat split: landscape and life history traits determine amphibian extinction thresholds. *PLoS One*, 8(6), e66806.
- 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*. Island Press. Washington, DC., EUA.
- Forman, R. T. (2004). Road ecology's promise: What's around the bend? *Environment: Science and Policy for Sustainable Development*, 46(4), 8-21.
- Franco, A. (2020). *Curvature*. The Curvature program. Consultado el 27 de marzo de 2022, de <https://roadcurvature.com/>
- Freitas, S. R., Hawbaker, T. J., y Metzger, J. P. (2010). Effects of roads, topography, and land use on forest cover dynamics in the Brazilian Atlantic Forest. *Forest ecology and management*, 259(3), 410-417.
- 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, Darrel R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (*Date of access*). Base de datos electrónica en <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. 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., Cunningham, 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>
- Gatrell, A. C., Bailey, T. C., Diggle, P. J., y Rowlingson, B. S. (1996). Spatial point pattern analysis and its application in geographical epidemiology. *Transactions of the Institute of British geographers*,

21(1), 256-274.

- Girardet, X., Conruyt-Rogeon, G., y Foltête, J. C. (2015). Does regional landscape connectivity influence the location of roe deer roadkill hotspots? *European Journal of Wildlife Research*, 61(5), 731-742.
- 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.
- Gomes, L., Grilo, C., Silva, C., y Mira, A. (2009). Identification methods and deterministic factors of owl roadkill hotspot locations in Mediterranean landscapes. *Ecological research*, 24(2), 355-370.
- 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-Gallina, A., Hidalgo-Mihart, M. G., y Castelazo-Calva, V. (2018). Conservation implications for jaguars and other neotropical mammals using highway underpasses. *PLoS One*, 13(11), e0206614.
- González-Gallina, A., Hidalgo-Mihart, M., Peña-Ramírez, M. A., y González-Gallina, A. (2022). Mammal use of some crossing structures in a Federal Highway in Jalisco, México. *Therya Notes*, 3, 59-65.
- Grilo, C., Ascensão, F., Santos-Reis, M., y Bissonette, J. A. (2011). Do well-connected landscapes promote road-related mortality? *European Journal of Wildlife Research*, 57(4), 707-716.
- Grilo, C., de Resende Cardoso, T., Solar, R., y Bager, A. (2016). Do the size and shape of spatial units jeopardize the road mortality-risk factors estimates? *Natureza y Conservação*, 14(1), 8-13.
- 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.
- Guinard, É., Julliard, R., y Barbraud, C. (2012). Motorways and bird traffic casualties: carcasses surveys and scavenging bias. *Biological Conservation*, 147(1), 40-51.
- Guinard, É., Prodon, R., y Barbraud, C. (2015). Case study: a robust method to obtain defendable data on wildlife mortality. *Handbook of road ecology*, 96-100. John Wiley & Sons. Chichester, Inglaterra.
- 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*, 101-109. John Wiley & Sons. Chichester, Inglaterra.
- 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>
- 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., 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.
- Hernández-Pérez, E. L., Sosa, J. L., Friedeberg, D., Contreras-Moreno, F. M., y Hidalgo-Mihart, M. G. (2020). Jaguars and roads in the Calakmul region: evidence of road crossing and collisions with vehicles. *Western North American Naturalist*, 80(4), 556-562.
- Herrera Robledo, R. (2011). *Evaluación de la mortalidad de aves y mamíferos por atropellamiento en la carretera costera de Michoacán y los impactos potenciales de su ampliación*. Tesis de licenciatura, UMSNH. 61 pp.
- 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.
- 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*, 64(3), 707-713.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 2000. *Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Montes Azules*. INE. México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2022). Mapas hidrología. INEGI. Consultado el 27 de marzo de 2022, de <https://www.inegi.org.mx/default.html>
- IUCN (International Union for Conservation of Nature), Conservation International & NatureServe, y CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2020). *Smilisca baudinii*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1
- Jackson, H. B., y Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 52-63.
- Jung, M. (2013). *LecoS-A QGIS plugin for automated landscape ecology analysis*. PeerJ PrePrints, 10, 1-10.
- Kanda, L. L., Fuller, T. K., y Sievert, P. R. (2006). Landscape associations of road-killed Virginia opossums (*Didelphis virginiana*) in central Massachusetts. *The American Midland Naturalist*, 156(1), 128-134.
- Kang, W., Minor, E. S., Woo, D., Lee, D., y Park, C. R. (2016). Forest mammal roadkills as related to habitat connectivity in protected areas. *Biodiversity and conservation*, 25(13), 2673-2686.
- 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.
- Langen, T. A., Ogden, K. M., y Swarting, 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 & Environmental Medicine*, 17(4), 229-239.
- Laurance, W. F., Goosem, M., y Laurance, S. G. W. (2009). Impacts of roads and linear clearings on tropical forests, 24(12), 659-669. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.009>

- 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.
- Lazcano, D., Arévalo, D. B. E., Villarreal, A. I. H., Salas, J. A. G., Navarro-Velázquez, B., y Nevárez-de los Reyes, M. (2017). Notes on Mexican Herpetofauna 31: Are Roads in Nuevo León, Mexico, Taking Their Toll on Snake Populations? (Part II). *Chicago Herpetological Society*, 52(11), 185-194.
- Lee, J.C. (2000). *A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world. The lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize*. Cornell University Press. Londres, Inglaterra.
- Luna Ruiz, R.C. (2014). *Densidad de puntos de mortalidad de fauna en carreteras de la zona costera tabasqueña*. Tesis de licenciatura, UJAT.
- 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), 247-252.
- MacKinnon, C. A., Moore, L. A., Brooks, R. J., Nelson, G., Nudds, T., Beveridge, M., y Dempster, B. (2005). Why did the reptile cross the road? Landscape factors associated with road mortality of snakes and turtles in the South Eastern Georgian Bay area. En: *Proceedings of the Parks Research Forum of Ontario (PRFO) and Carolinian Canada Coalition (CCC) Annual General Meeting* (pp. 153-166).
- 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>
- Malo, J. E., Suárez, F., y Díez, A. (2004). Can we mitigate animal–vehicle accidents using predictive models? *Journal of applied ecology*, 41(4), 701-710.
- 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.
- Martínez Hernández, N. (2011). *Evaluación de la mortalidad de aves y mamíferos por atropellamiento en la carretera costera de Michoacán y los impactos potenciales de su ampliación*. Tesis de licenciatura, UMSNH. 54 pp.
- Mayer, M., Nielsen, J. C., Elmeros, M., y Sunde, P. (2021). Understanding spatio-temporal patterns of deer-vehicle collisions to improve roadkill mitigation. *Journal of environmental management*, 295, 113148.
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., y Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape ecology*, 31(6), 1161-1175.
- McShea, W. J., Stewart, C. M., Kearns, L. J., Licciol, S., y Kocka, D. (2008). Factors affecting autumn deer–vehicle collisions in a rural Virginia county. *Human-Wildlife Conflicts*, 2(1), 110-121.
- 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*. *Botanical Sciences*, (28), 29-179.
- Miyamoto, A., Tamanaha, S., y Watari, Y. (2021). Landscape features of endangered Ryukyu long-furred rat (*Diplothrix legata*) roadkill sites in Yambaru, Okinawa-jima Island. *Journal of Forest Research*, 26(3), 201-207.
- Montelongo Huberman, M. (2020). *Mortalidad por atropellamiento de vertebrados terrestres al sureste de la Selva Lacandona, Chiapas, México: influencia de las características del paisaje y de la carretera*. Tesis de licenciatura, UNAM. 82 pp.
- Montes de Oca, R.E., Castro, E., Ramírez-Martínez, C., Naime, J., y Carabias, J. (2015). Actividades productivas y uso del 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*. Tesis de maestría. 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>
- Nahuat-Cervera, P.E., González-Gallina, A., Avilés-Novelo, J.R., y Cedeño-Vázquez, J.R. (2021). Atropellamiento de vertebrados en la carretera Kinchil-Celestún, Yucatán en Benítez, J., y Escalona, G. (Eds.), *Impacto de las vías de comunicación sobre la fauna silvestre en áreas protegidas: estudios de caso para el sureste de México* (pp. 379-392). ECOSUR.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M., Gordillo-Martínez, A., Townsend Peterson, A., Berlanga-García, H., y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, S476-S495.
- Ng, J. W., Nielsen, C., y St. Clair, C. C. (2008). Landscape and traffic factors influencing deer–vehicle collisions in an urban environment. *Human-Wildlife Conflicts*, 2(1), 34-47.
- Nielsen, C. K., Anderson, R. G., y Grund, M. D. (2003). Landscape influences on deer-vehicle accident areas in an urban environment. *The Journal of wildlife management*, 67(1), 46-51.
- 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.
- Pacheco-Figueroa, C.J., Luna-Ruiz, 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-Ruiz, L.J., Cruz-Hernández, Y.S., y Zapata-Ruiz, F.D. (2014). Un asesino a sueldo: el impacto de las carreteras en la fauna silvestre. *Kuxulkab'*, 38, 23-28.
- Pacheco Figueroa, C.J., Luna Ruiz, R.C., Valdez Lea, J.D., Saenz, J.C., Gordillo Chávez, E.J., Moguel Ordóñez, E., Gama Campillo, L.M., Mata Zayas, E.E., Rangel Ruiz Juárez, L.J., y Santiago Plata, V.M. (2021). Puntos de alta siniestralidad de vertebrados en la carretera costera de Tabasco en Benítez, J., y Escalona, G. (Eds.), *Impacto de las vías de comunicación sobre la fauna silvestre en áreas protegidas: estudios de caso para el sureste de México* (pp. 348-367). ECOSUR.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O., y Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 460-466.
- Pereira Ramalho, W., With, K. A., de Sousa Mesquita, G., Viegas de Arruda, F., Guerra, V., Ferraz, D., Sousa Andrade, M., y Mendonca do Prado, V. H. (2022). Habitat fragmentation rather than habitat amount or habitat split reduces the diversity and abundance of ground-dwelling anurans within forest remnants of the Brazilian Cerrado. *Journal for Nature Conservation*, 69, 126259.
- Pinto, F. A., Clevenger, A. P., y Grilo, C. (2020). Effects of roads on terrestrial vertebrate species in Latin America. *Environmental Impact Assessment Review*, 81, 106337.
- Plante, J., Jaeger, J. A., y Desrochers, A. (2019). How do landscape context and fences influence roadkill locations of small and medium-sized mammals? *Journal of environmental management*, 235, 511-520.
- 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. (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., Bonilla-Sánchez, Y. M., y Pozo-Juárez, F. (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). Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Tabasco, México.
- Pozo-Montuy, G., Guzmán Aguirre, C.C., Téllez Torres, G., y Peralta Munguía, R. (2021).

- Atropellamiento de fauna silvestre en la carretera Villahermosa-Zacatal, subtramo Atasta, dentro del APFF Laguna de Términos en Benítez, J., y Escalona, G. (Eds.), *Impacto de las vías de comunicación sobre la fauna silvestre en áreas protegidas: estudios de caso para el sureste de México* (pp. 304-319). ECOSUR.
- 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., Natrass, 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.
- Puc-Sánchez, J. I., Delgado-Trejo, C., Mendoza-Ramírez, E., y Suazo-Ortuño, I. (2013). Las carreteras como una fuente de mortalidad de fauna silvestre en México. *CONABIO Biodiversitas*, 11, 12-16.
- Quesnel, V. C. (1986). Why do Nightjars sit on the roads at night? *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*. 1985-1986. 19-23.
- 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(2). 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.
- Ramp, D., Caldwell, J., Edwards, K. A., Warton, D., y Croft, D. B. (2005). Modelling of wildlife fatality hotspots along the snowy mountain highway in New South Wales, Australia. *Biological conservation*, 126(4), 474-490.
- 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*. Oxford University Press. Nueva York, EUA.
- Ripley, B. D. (2005). *Spatial statistics* (Vol. 575). John Wiley y Sons, Inc. Hoboken, EUA.
- Rowden, P., Steinhardt, D., y Sheehan, M. (2008). Road crashes involving animals in Australia. *Accident Analysis y Prevention*, 40(6), 1865-1871.
- Rubio-Rocha, Y., Gaxiola-Camacho, S., Morales-García, M., Artigas-Gutiérrez, B., Sánchez-Ríos, A., Carvajal-Sauceda, F., y Espinoza-Evans, G. (2022). First records of road-killed mammals in the state of Sinaloa, México. *Therya Notes*, 3, 53-58.
- Ruíz Ramírez, L. (2020). *Monitoreo de fauna silvestre atropellada en seis caminos y carreteras del norte del estado de Veracruz*. Trabajo de intervención, Universidad Veracruzana. 52 pp.
- Ruíz-Ramírez, L., González-Gallina, A., Soto, V., Pacheco-Figueroa, C. J., y Pech-Canché, J. M. (2022). Comparison of road-killed mammals on roads of different types of jurisdictions and traffic volume in Veracruz, México. *Therya Notes*, 3, 82-86.
- Rzedowski, J., y Huerta, L. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, DF.
- Saint-Andrieux, C., Calenge, C., y Bonenfant, C. (2020). Comparison of environmental, biological and anthropogenic causes of wildlife–vehicle collisions among three large herbivore species. *Population Ecology*, 62(1), 64-79.
- Sánchez-Acuña, M., y Benítez, J.A. (2021). Mortalidad de fauna por atropello sobre la carretera 186, en las reservas de Calakmul y Balam-kú, Campeche, México en Benítez, J., y Escalona, G. (Eds.), *Impacto de las vías de comunicación sobre la fauna silvestre en áreas protegidas: estudios de caso para el sureste de México* (pp. 273-303). ECOSUR.
- Sánchez-Cordero, V., Botello, F., Flores-Martínez, J. J., Gómez-Rodríguez, R. A., Guevara, L., Gutiérrez-Granados, G., y Rodríguez-Moreno, Á. (2014). Biodiversity of Chordata (Mammalia) in Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, S496-S504.
- 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, S. M., Lourenco, R., Mira, A., y Beja, P. (2013). Relative effects of road risk, habitat suitability,

- and connectivity on wildlife roadkills: the case of tawny owls (*Strix aluco*). *PLoS One*, 8(11), e79967.
- 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., 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.
- Schuster, R., Römer, H., y Germain, R. R. (2013). Using multi-scale distribution and movement effects along a montane highway to identify optimal crossing locations for a large-bodied mammal community. *PeerJ*, 1, e189.
- Seiler, A. (2005). Predicting locations of moose-vehicle collisions in Sweden. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), 371-382.
- Secretaría de Comunicaciones y Transportes (SCT). (2018). Programa Nacional de Infraestructura Carretera 2018-2024. Disponible en: <https://www.gob.mx/sct/articulos/programa-nacional-de-infraestructura-carretera-2018-2024-185945?idiom=es>. Fecha de consulta: febrero de 2023.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2005). Capítulo 2. Vegetación y uso del suelo. En A. Flores Martínez (Ed.) *Informe de la Situación del Medio Ambiente en México* (pp. 53-99). SEMARNAT.
- 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.
- Smith, D. J., y van der Ree, R. (2015). Field methods to evaluate the impacts of roads on wildlife. *Handbook of road ecology*, 82-95. John Wiley & Sons. Chichester, Inglaterra.
- 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, P. D., Fahrig, L., Henein, K., y Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.
- 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.
- 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.
- 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.
- Trujano-Alvarez, A. L., y Alvarez-Castañeda, S. T. (2010). *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 42(858), 111-118.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuch, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., y Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685.
- Uetz, P., Freed, R., Aguilar, R., y Hosek, J. (eds.). (2022). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, consultado el 21 de junio, 2022.
- 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 Perlo, B. (2006). *Birds of Mexico and Central America*. Princeton University Press. Princeton, EUA.
- Vásquez-Sánchez, M.A., Lazcano-Barrero, M.A., y I. J. March. (1992). Características socioeconómicas de la Selva 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.
- Veldkamp, E., Schmidt, M., Powers, J. S., y Corre, M. D. (2020). Deforestation and reforestation impacts on soils in the tropics. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(11), 590-605.
- Vidal-Vallés, D., Pérez-Collazos, E., y Rodríguez, A. (2018). Bird roadkill occurrences in Aragon, Spain. *Animal Biodiversity and Conservation*, 41.2, 379-388.
- Vitt, L.J., y Caldwell, J.P. (2009). *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Elsevier. EUA.
- 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 ó (410) 516-6900, o en <http://www.press.jhu.edu>).
- Zeller, K. A., McGarigal, K., y Whiteley, A. R. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape ecology*, 27(6), 777-797.
- 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.
- Zoker, M. E., Karim, S., Kargbo, B., Kemoh, R., y Yorpoi, L. D. (2022). Impacts of road constructions on ecological biodiversity and livelihood in Sierra Leone. *International Journal of Multidisciplinary Research and Growth Evaluation*, 3(3), 280-296.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., y Smith, G. M. (2007). *Analysing ecological data* (Vol. 680). Springer, Nueva York, EUA.

Anexos

Anexo 1. Lista de especies y características de su historia natural. Esta tabla muestra el número de individuos encontrados por especie o el número de individuos de cada orden, familia o subfamilia para el caso de los individuos que no fueron identificados a nivel de especie. Se especifican ciertas características de la historia natural de cada especie como el requerimiento de hábitat (G-generalista, E-especialista), el tipo de desplazamiento (S-saltando, A-andando, V-volando, N-nadando, R-reptando, Ex-excavando), el hábito o estrato en el que se encuentra generalmente (T-terrestre, Tr-trepador, Ab-arborícola, As-asociado a cuerpos de agua, Sa-semiacuático, Se-semiarborícola, F-fosorial, Su-suelo, Sb-sotobosque, D-dosel) y la alimentación principal (I-invertebrados, H-huevos, C-carroña, Cr-crustáceos, Al-algas, Ve-vertebrados, An-anfibios, Av-aves, Re-reptiles, M-mamíferos, Pe-peces, Pl-plantas, Fr-frutas, Sm-semillas, Ne-néctar). Los nombres de las especies y el listado taxonómico se recabaron de Frost (2021) para anfibios, de Uetz *et al.* (2022) para reptiles, de Chesser *et al.* (2021) para aves y de Wilson y Reeder (2005) para mamíferos. También se muestra el código de cada especie utilizado en las curvas rango-abundancia en el Anexo 2.

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
CLASE ANFIBIA							
Orden Anura							
Familia Eleutherodactylidae							
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	1	G	S	T	I	El	1, 2, 3
Familia Bufonidae							
<i>Rhinella horribilis</i>	170	G	S	T	I, V	Rh	1, 2, 3, 4
<i>Incilius valliceps</i>	93	G	S	T	I	Ib	1, 2, 3, 4
Familia Hylidae							
<i>Scinax staufferi</i>	1	G	S	Sb, Ab	I	Ss	1, 2, 3, 4
<i>Smilisca baudinii</i>	101	G	S	Sb, Ab	I	Sb	1, 2, 3, 4
<i>Tlalocohyla loquax</i>	1	G	S	Sb, Ab	I	Tl	1, 2, 3, 4
<i>Trachycephalus typhonius</i>	7	G	S	Sb, Ab	I, V	Tt	1, 2, 3
Familia Leptodactylidae							
<i>Leptodactylus fragilis</i>	1	G	S	T	I	Lf	1, 2, 3, 4
<i>Leptodactylus melanotus</i>	1	G	S	T	I	Lm	1, 2, 3, 4

Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
Familia Ranidae							
<i>Lithobates berlandieri</i>	6	G	S	As	I, V	Lb	1, 2, 3, 4
<i>Lithobates vaillanti</i>	12	G	S	As	I, Pe, Av	Lv	1, 2, 3, 4
<i>Lithobates sp.</i>	24	-	-	-	-	-	-
Familia Rhinophrynidae							
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	4	G	S, Ex	F	I	Rd	1, 2, 3, 4
CLASE REPTILIA							
Orden Testudines							
Familia Kinosternidae							
<i>Kinosternon leucostomum</i>	2	G	A, N	Sa	I, Pl, Pe, V, Fr, Sm, Cr, Al	Kl	1, 2, 5
<i>Kinosternon sp.</i>	7	-	-	-	-	-	-
Orden Squamata							
Familia Corytophanidae							
<i>Basiliscus vittatus</i>	12	G	A	Ab, T	I, Sm (a), Fr (a), Pl (a)	Bc	1, 2, 5
Familia Dactyloidae							
<i>Anolis biporcatus</i>	1	E	A	Ab, T	I	Ab	1, 2, 5, 6, 7
<i>Anolis lemurinus</i>	6	G	A	Ab	I	Al	1, 2, 5
<i>Anolis rodriguezii</i>	1	G	A	Ab	I	Ar	1, 2, 5
Familia Iguanidae							
<i>Iguana iguana</i>	3	G	A	T, Ab, Sa	I (j), Vp (j), Pl (a)	Ii	1, 2, 8
Familia Phrynosomatidae							
<i>Sceloporus chrysostictus</i>	7	G	A	T	I	Sc	1, 2, 5
Familia Eublepharidae							
<i>Coleonyx elegans</i>	1	G	A	T	I	Ce	1, 2, 5

Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
Familia Scincidae							
<i>Mesoscincus schwartzei</i>	1	E	A	T	I	Es	1, 2, 5
Familia Xantusiidae							
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	1	G	A	T	I	Lz	1, 2
Familia Teiidae							
<i>Holcosus festivus</i>	3	G	A	T	I, V	Hf	1, 2
<i>Holcosus undulatus</i>	2	G	A	T	I	Hu	1, 2, 5
Familia Boidae							
<i>Boa imperator</i>	8	G	R	Ab (j), T (a)	H, Re, Av, M	Bc	1, 2, 5, 8
Familia Colubridae							
<i>Adelphicos quadrivirgatum</i>	4	E	R	T	I	Aq	1, 2
<i>Clelia clelia</i>	2	E	R	T	Re, M	Cc	1, 2, 8
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	1	G	R	T	An	Cb	1, 2
<i>Coniophanes imperialis</i>	2	E	R	T	I, An, H, Re	Ci	1, 2, 5
<i>Drymarchon melanurus</i>	2	G	R	T	I, M, Pe, An, Re, H	Dx	1, 2, 5, 8
<i>Drymobius margaritiferus</i>	5	G	R	T	An, Re, M, H	Dm	1, 2, 5
<i>Geophis sartorii</i>	1	E	R	Ab, T	I	Ts	1, 2, 5
<i>Imantodes cenchoa</i>	4	G	R	Ab, T	I, Re, An, H	Ic	1, 2, 5, 8
<i>Lampropeltis triangulum</i>	1	G	R	T	Re, An, M	Lt	1, 2, 5
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	3	G	R	Se	An	Ls	1, 2, 5
<i>Leptophis ahaetulla</i>	1	G	R	Ab	An, Re, Av, H	Ly	1, 2, 5
<i>Leptophis mexicanus</i>	6	E	R	Ab	An, Re	Lx	1, 2, 5
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	1	G	R	T	An, Re, M, H	Mm	1, 2
<i>Ninia sebae</i>	3	G	R	T	I	Ns	1, 2, 5
<i>Oxyrhopus petolarius</i>	2	E	R	T	Re	Op	1, 2

Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	1	G	R	T, F	Re	Sy	1, 2
<i>Sibon nebulatus</i>	2	E	R	Ab, T	I	Sn	1, 2, 5
<i>Spilotes pullatus</i>	2	G	R	Ab, T	M, Av, H	Sp	1, 2, 5
Familia Elapidae							
<i>Micrurus diastema</i>	7	G	R	T	Re	Md	1, 2, 5
Familia Viperidae							
<i>Bothrops asper</i>	10	G	R	Ab (j), T (a)	M	Ba	1, 2, 5, 8
CLASE AVES							
Orden Columbiformes							
Familia Columbidae							
<i>Columbina talpacoti</i>	6	G	R	Su	Sm	Ct	9, 10
Orden Cuculiformes							
Familia Cuculidae							
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	4	G	V	Su	I	Cs	9, 10
<i>Piaya cayana</i>	1	E	V	D	I	Px	9, 10
Orden Caprimulgiformes							
Familia Caprimulgidae							
<i>Nyctidromus albicollis</i>	37	G	V	Su, Sb	I	Na	9, 10
<i>Antrostomus carolinensis</i>	1	E	V	Ae, Su, Sb	I, An, Re	Ac	9, 10
Orden Apodiformes							
Familia Trochilidae							
<i>Phaethornis striigularis</i>	2	E	V	Sb	Ne	Ps	9, 10
<i>Anthracothorax prevostii</i>	1	G	V	D, Ae	Ne	Ap	9, 10
Orden Cathartiformes							
Familia Cathartidae							
<i>Coragyps atratus</i>	1	G	V	Su	C, Ve	Ca	9, 10

Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
Orden Strigiformes							
Familia Strigidae							
<i>Glaucidium brasilianum</i>	1	G	V	Su	I, Ve	Gb	9, 10
Orden Passeriformes							
Familia Pipridae							
<i>Manacus candei</i>	3	G	V	Sb	Fr, I	Mc	9, 10
Familia Tyrannidae							
<i>Poecilotriccus sylvia</i>	1	G	V	Sb, D	I	Py	9, 10
<i>Todirostrum cinereum</i>	1	G	V	Sb, D	I	Tc	9, 10
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	1	G	V	D	I	Tx	9, 10
<i>Tolmomyias sp.</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Myiozetetes similis</i>	3	G	V	Su, Sb, D	I, Fr	Ms	9, 10
<i>Empidonax flaviventris</i>	2	G	V	Sb, Su	I	Ef	9, 10
Familia Mimidae							
<i>Dumetella carolinensis</i>	6	E	V	Sb	I, Fr	Dc	9, 10
Familia Turdidae							
<i>Catharus guttatus</i>	10	E	V	Su, Sb	I, Fr	Cg	9, 10
<i>Turdus grayi</i>	3	E	V	Sb	Fr, I	Tg	9, 10
Familia Fringillidae							
<i>Euphonia affinis</i>	1	G	V	Sb, D	Fr	Ea	9, 10
<i>Spinus atriceps</i>	1	G	V	Su, D	Sm	Sw	9, 10
<i>Spinus psaltria</i>	1	G	V	Sb, Su	Fr, Pl, Sm	Sq	9, 10
Familia Emberizidae							
Familia Passerellidae							
	4	-	-	-	-	-	-

Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
<i>Arremonops chloronotus</i>	1	E	V	Su, Sb	I, Fr, Sm, Pl	Ax	9, 10
<i>Aimophila rufescens</i>	1	G	V	Su	I, Sm	Az	9, 10
Familia Icteridae							
<i>Icteria virens</i>	1	G	V	Sb	I, Fr	Ix	9, 10
Familia Icteridae							
<i>Amblycercus holosericeus</i>	1	G	V	Sb	I	Ah	9, 10
<i>Icterus spurius</i>	1	G	V	Sb, Su	I, Fr, Ne	Is	9, 10
Familia Parulidae							
<i>Setophaga ruticilla</i>	1	G	V	D	I	Sr	9, 10
<i>Setophaga sp.</i>	1	-	-	-	-	-	-
Familia Cardinalidae							
<i>Caryothraustes poliogaster</i>	1	G	V	D	Fr, I	Cp	9, 10
<i>Passerina cyanea</i>	1	G	V	Su, Sb	Sm	Pz	9, 10
<i>Passerina versicolor</i>	2	E	V	Su, Sb	I, Sm	Pv	9, 10
<i>Passerina ciris</i>	2	G	V	Su, Sb	Sm	Pc	9, 10
Familia Thraupidae							
<i>Thraupis episcopus</i>	2	G	V	Sb, D	I, Fr	Te	9, 10
<i>Volatinia jacarina</i>	7	G	V	Su	I, Sm, Fr	Vj	9, 10
<i>Ramphocelus passerinii</i>	1	G	V	Sb, Su	I, Fr	Rp	9, 10
<i>Tiaris olivaceus</i>	1	G	V	Su	Sm	To	9, 10
<i>Sporophila corvina</i>	13	G	V	Su, Sb	Sm, Fr, Pl	Sa	9, 10
<i>Sporophila torqueola</i>	3	G	V	Su, Sb	Sm, I	St	9, 10
<i>Sporophila sp.</i>	1	-	-	-	-	-	-
CLASE MAMMALIA							
Orden Didelphimorphia							
Familia Didelphidae							

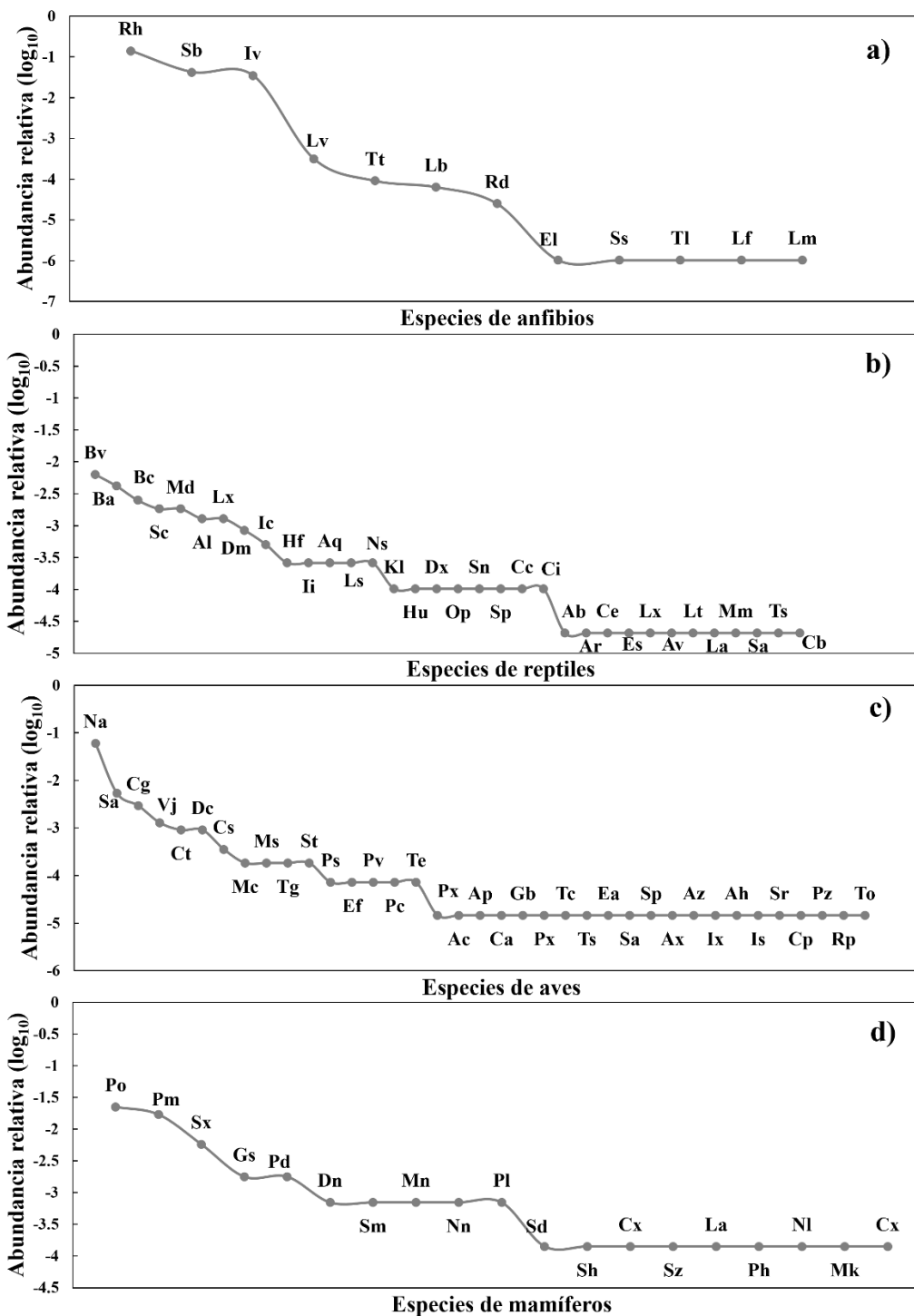
Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
<i>Didelphis sp.</i>	21	-	-	-	-	-	-
<i>Philander opossum</i>	9	G	A	Tr	I, Ve	Po	10, 11
Orden Cingulata							
Familia Dasypodidae							
<i>Dasyus novemcinctus</i>	2	G	A	T	I	Dn	10, 11
Orden Rodentia							
Familia Sciuridae							
<i>Sciurus deppei</i>	1	E	A	Ab	Sm, Fr	Sd	10, 11
Familia Cricetidae							
<i>Peromyscus mexicanus</i>	5	-	-	-	-	-	-
<i>Peromyscus mexicanus</i>	8	G	A	T	I, Fr, Sm	Pm	10, 11
<i>Sigmodon hispidus</i>	1	E	A	T	I, Pl	Sh	10, 11
Familia Erethizontidae							
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	2	G	A	Ab	Pl, Fr	Sm	10, 11
Familia Cuniculidae							
<i>Cuniculus paca</i>	1	E	A	T	Pl, Sm, Fr	Cz	10, 11
Orden Lagomorpha							
Familia Leporidae							
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	5	G	A, S	T	Pl	Sx	10, 11
Orden Chiroptera							
Familia Emballonuridae							
<i>Saccopteryx bilineata</i>	2	-	-	-	-	-	-
<i>Saccopteryx bilineata</i>	1	E	V	Ae	I	Sz	10, 11
Familia Phyllostomidae							
Glossophaginae	1	-	-	-	-	-	-
<i>Glossophaga soricina</i>	3	E	V	Ab	I, Fr, Ne	Gs	10, 11
<i>Lonchorhina aurita</i>	1	E	V	Tr	I	La	10, 11
<i>Platyrrhinus helleri</i>	1	G	V	Ab	Fr	Ph	10, 11

Anexo 1. Continuación

Especie	No. de individuos	Requerimiento de hábitat	Desplazamiento	Hábito	Alimentación	Código	Referencias
Familia Mormoopidae							
<i>Pteronotus davyi</i>	3	E	V	Ae	I	Pd	10, 11
Familia Natalidae							
<i>Natalus stramineus</i>	1	E	V	Ae	I	Nl	10, 11
Familia Vespertilionidae							
<i>Myotis keaysi</i>	1	G	V	Ae	I	Mk	10, 11
<i>Myotis nigricans</i>	2	E	V	Ae	I	Mn	10, 11
<i>Myotis sp.</i>	1	-	-	-	-	-	-
Orden Carnivora							
Familia Mephitidae							
<i>Conepatus semistriatus</i>	1	E	A	T	I	Cx	10, 11
Familia Procyonidae							
<i>Nasua narica</i>	2	E	A	Tr	Fr, Av, M	Nn	10, 11
<i>Procyon lotor</i>	2	G	A	T	I, Fr, Sm, Re, An	Pl	10, 11

Anexo 2. Curvas rango-abundancia. Comparación de las curvas de rango-abundancia para cada clase de vertebrados anfibios (a), reptiles (b), aves (c) y mamíferos (d). Las especies más abundantes se encuentran a la izquierda de las curvas y las menos abundantes a la derecha. El código de cada especie se encuentra en el Anexo 1.



Anexo 3. Matrices de correlación. Estas tablas muestran las correlaciones entre cada una de las variables de respuesta y explicativas para todas las escalas de los *buffers*. Iniciales: I (concentración de individuos atropellados), E (concentración de especies atropellados), B (cobertura de bosque tropical perennifolio), P (cobertura de pastizales ganaderos), A (cobertura de tierras agrícolas), U (cobertura de zonas urbanas), NC (número de coberturas), C (longitud de carretera), D (distancia a un cuerpo de agua), R (porcentaje de carretera recta), Cu (porcentaje de carretera curva), V (velocidad de vehículos) and F (grado de fragmentación).

50 m	I	E	B	P	A	U	NC	C	D	R	Cu	V	F
I	1												
E	0.96	1											
B	-0.33	-0.34	1										
P	-0.06	-0.08	0.08	1									
A	0.27	0.28	-0.94	-0.24	1								
U	0.19	0.24	-0.10	-0.03	-0.14	1							
NC	0.03	0.06	0.30	0.23	-0.41	0.34	1						
C	-0.19	-0.17	0.02	-0.01	-0.02	-0.02	-0.01	1					
D	-0.32	-0.31	0.14	0.19	-0.13	-0.08	-0.03	0.05	1				
R	0.40	0.43	-0.33	0.06	0.25	0.14	0.15	0.05	-0.12	1			
Cu	-0.40	-0.43	0.33	-0.06	-0.25	-0.14	-0.15	-0.05	0.12	-1	1		
V	0.19	0.18	-0.03	-0.03	0.02	-0.02	0.10	-0.07	-0.14	0.39	-0.39	1	
F	-0.13	-0.16	0.25	0.19	-0.28	-0.10	0.27	0.14	0.19	0.12	-0.12	0.08	1
100 m	I	E	B	P	A	U	NC	C	D	R	Cu	V	F
I	1												
E	0.96	1											
B	-0.32	-0.34	1										
P	-0.07	-0.09	0.04	1									
A	0.27	0.29	-0.96	-0.17	1								
U	0.21	0.26	-0.16	-0.04	-0.02	1							
NC	0.14	0.15	0.12	0.24	-0.24	0.40	1						
C	-0.14	-0.10	0.06	-0.03	-0.10	0.26	0.08	1					
D	-0.33	-0.32	0.08	0.16	-0.07	-0.09	-0.06	0.07	1				

Anexo 3. Continuación

100 m	I	E	B	P	A	U	NC	C	D	R	Cu	V	F
R	0.40	0.43	-0.27	0.01	0.22	0.13	0.16	0.00	-0.12	1			
Cu	-0.40	-0.43	0.27	-0.01	-0.22	-0.13	-0.16	0.00	0.12	-1	1		
V	0.19	0.18	0.01	-0.08	0.01	-0.11	-0.02	-0.13	-0.14	0.38	-0.38	1	
F	-0.11	-0.15	0.15	0.04	-0.14	-0.10	0.20	0.04	0.11	-0.03	0.03	-0.01	1
300 m	I	E	B	P	A	U	NC	C	D	R	Cu	V	F
I	1												
E	0.96	1											
B	-0.29	-0.31	1										
P	-0.04	-0.08	-0.09	1									
A	0.29	0.32	-0.97	-0.05	1								
U	0.01	0.05	-0.15	0.06	0.01	1							
NC	0.10	0.07	0.03	0.41	-0.13	0.24	1						
C	-0.15	-0.14	0.03	0.01	-0.12	0.67	0.20	1					
D	-0.31	-0.30	0.13	0.04	-0.10	-0.14	-0.10	0.00	1				
R	0.40	0.44	-0.28	-0.22	0.32	0.03	0.09	-0.05	-0.11	1			
Cu	-0.40	-0.44	0.28	0.22	-0.32	-0.03	-0.09	0.05	0.11	-1	1		
V	0.19	0.18	-0.01	-0.17	0.07	-0.33	-0.02	-0.28	-0.12	0.39	-0.39	1	
F	0.26	0.28	-0.27	0.04	0.24	0.09	0.10	-0.14	-0.06	0.20	-0.20	0.15	1
500 m	I	E	B	P	A	U	NC	C	D	R	Cu	V	F
I	1												
E	0.96	1											
B	-0.25	-0.29	1										
P	-0.02	-0.07	-0.12	1									
A	0.26	0.30	-0.96	-0.07	1								
U	-0.02	0.02	-0.23	0.15	0.10	1							
NC	0.04	-0.03	-0.05	0.45	-0.06	0.19	1						
C	-0.15	-0.13	0.09	0.01	-0.15	0.67	0.16	1					
D	-0.26	-0.26	0.13	-0.01	-0.09	-0.14	-0.20	0.02	1				
R	0.40	0.44	-0.26	-0.27	0.35	0.04	-0.03	-0.09	-0.08	1			

Anexo 3. Continuación

500 m	I	E	B	P	A	U	NC	C	D	R	Cu	V	F
Cu	-0.40	-0.44	0.26	0.27	-0.35	-0.04	0.03	0.09	0.08	-1	1		
V	0.21	0.20	0.00	-0.21	0.07	-0.39	-0.06	-0.35	-0.08	0.40	-0.40	1	
F	0.20	0.17	-0.55	0.17	0.53	0.05	0.10	-0.06	-0.12	0.16	-0.16	0.02	1

Referencias del anexo 1

1. Campbell, J.A. (1998). *Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, and Belize*. Animal Natural History Series, 4 University of Oklahoma Press. Oklahoma City, EUA.
2. Lee, J.C. (2000). *A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world. The lowlands of Mexico, northern Guatemala, and Belize*. Cornell University Press. Londres, Inglaterra.
3. 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.
4. Cedeño-Vázquez, J. R., Calderón-Mandujano, R. R., y Pozo de la Tijera, C. (2001). *Guía rústica de los anfibios de la región de Calakmul, Campeche, México*. CONABIO, ECOSUR. Chetumal, México.
5. Calderón-Mandujano, R., Pozo, C., & Cedeño-Vazquez, J. (2013). *Guía rústica de los reptiles de la región de Calakmul, Campeche, México*. CONABIO, ECOSUR. Chetumal, México.
6. D'Cruze, N. C., y Stafford, P. J. (2006). Resource partitioning of sympatric Norops (Beta Anolis) in a subtropical mainland community. *The Herpetological Journal*, 16(3), 273-280.
7. Rengifo, J. T., Castro Herrera, F., y Purroy Iraizos, F. J. (2015). Uso de hábitat y relaciones ecomorfológicas de un ensamble de Anolis (Lacertilia: Dactyloidae) en la región natural Chocoana, Colombia. *Acta zoológica mexicana*, 31(2), 159-172.
8. Luedtke, K. (2010). *Cognitive Perspectives on New World Monkeys With Emphasis on Cebus Capucinus*. Programa de Investigaciones en Cognición Universidad de Costa Rica. Kyoto, Japón.
9. Van Perlo, B. (2006). *Birds of Mexico and Central America*. Princeton University Press. Princeton, EUA.
10. Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., y Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: Ecological Archives E095-178. *Ecology*, 95(7), 2027-2027.
11. Reid, F. (1997). *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press. Nueva York, EUA.