



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**IMPACTO DE LA PROTECCIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LA RIQUEZA Y
COMPOSICIÓN DE ALGUNOS MAMÍFEROS EN FRAGMENTOS DE SELVA EN
PALENQUE, CHIAPAS.**

T E S I S

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

DIANA ELIZABETH FLORES RAMÍREZ

TUTOR PRINCIPAL: DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

DR. VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. EDUARDO JORGE NARANJO PIÑERA
COLEGIO DE LA FRONTERA SUR, SAN CRISTOBAL DE LAS CASAS

MÉXICO, D.F, SEPTIEMBRE, 2013



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **FLORES RAMÍREZ DIANA ELIZABETH** con número de cuenta **301049344** con la tesis titulada **"Impacto de la protección del hábitat sobre la riqueza y composición de algunos mamíferos en fragmentos de selva, en Palenque, Chiapas"**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA:**

Presidente: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ
Vocal: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA
Secretario: DR. VÍCTOR MANUEL G. SÁNCHEZ CORDERO DÁVILA
Suplente: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Suplente: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 17 de septiembre de 2013.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por brindarme la oportunidad de ampliar mis conocimientos y ayudarme en mi crecimiento profesional, particularmente agradezco al Instituto de Biología como entidad participante del posgrado, donde me proporcionaron buenas herramientas para concluir esta etapa.

Al CONACYT, por sostenerme mediante una beca (con número de registro: 252037) en el programa nacional de becas para estudios de posgrado, sin la cual no hubiese podido completar mis estudios.

Al Dr. Alejandro Estrada Medina, mi director de tesis, por todo el apoyo que me brindo, por la ayuda en la planeación de éste proyecto y por sus comentarios que me ayudaron a realizar este proyecto..

Al comité tutor, Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, Dr. Eduardo Naranjo Piñera y Dr. Víctor Sánchez-Cordero quienes con sus comentarios, críticas y sugerencias me dieron luz e impulso para realizar y concluir este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A Dios por la vida que me ha permitido observar a la naturaleza y encontrar contenido en ello, por tener la mente que me ha dejado avanzar en el camino del conocimiento y entender que cada día existirán más cosas que no conozca o entienda, pero nunca estaré sola en el recorrido del aprendizaje.

A mis padres por la vida y el apoyo que me han brindado, por darme las facilidades para continuar y por su esfuerzo que me ayudan a no conformarme aunque eso me cueste más trabajo. Gracias por darme el aliento emocional y económico que no me ha dejado ahogarme.

Agradezco especialmente al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez que sin obligación me apoyo y me dio empuje en la elaboración de este proyecto y de este escrito, sé que sin sus correcciones, consejos y enseñanzas no habría podido culminar tan satisfactoriamente este trabajo.

A la CONANP, Palenque, que proporciono apoyo técnico para el muestreo dentro del Parque Nacional Palenque y que me permitió completar el trabajo de esta investigación. Especialmente a Sebastián Montejo, Coordinador de estudios de investigación en el Parque Nacional de Palenque, por su apoyo en campo y en los permisos para realizar este trabajo.

A Kristi Foster, no solo por su trabajo en campo que genero armonía y mayor orden, sino por su amistad y compañía que me hizo valorar más a las personas, a mí y a mi país. Gracias por que tu presencia ayudo a que no explotara con el estrés en la casa del proyecto. Siempre te recuerdo con gran alegría y mucho cariño. También agradezco a todos con los que viví esos meses en Palenque, a los amigos que encontré y que aunque tal vez no vuelva a ver se quedarán en mi memoria y en mi corazón, los recuerdo siempre: Kaitlin, Alice, Margarita, Rogier, Pauline.

A Hugo Siliceo que con sus revisiones me ayudo a echarle ganas y esfuerzo a este escrito, ya que sin saberlo me animo a no botar mi tesis en un cajón y solo andar para adelante. Gracias por darme tu tiempo para platicar de mis frustraciones académicas, al final rindieron fruto y logré terminar esta tesis.

A las personas que han estado conmigo, que me apoyan simplemente por la amistad que nos une y porque sin ellos el escrito de la tesis me hubiera absorbido, al final son ustedes los que me ponen los pies en la tierra, me hacen ver hacia adelante y me dan buenas vibras, gracias a Nancy, Ángel, César, Nay, Itzue, Felipe.

Finalmente a los jurados que evaluaron este trabajo, gracias por las correcciones, las críticas y los comentarios a este trabajo, ya que me ayudaron a limar este trabajo, que aunque pequeñas o grandes todas fueron muy provechosas para entender los detalles importantes en la investigación y en el crecimiento profesional, además de darme los momentos más gratos al evaluar mi trabajo.

DEDICATORIA

A la belleza de los mamíferos.

A todos esos animales que habitan en el sigilo de la noche y en la penumbra de la selva.

A todos los que mueren por causa del hombre y el desinterés de la sociedad.

Para la hermosa selva que habla de mil maneras y susurra secretos por doquiera

Para ese paisaje nocturno que te roba identidad y eres parte de ella

de la selva, de todo lo que no miras pero te observa.

A esos amaneceres que llenos de vida,

ataviados de tantos ruidos que no puedes pensar en ti mismo.

Para esas mañanas dominadas por monos y ardillas,

Para los asustadizos seretes que vagan buscando comida.

Para las doradas martuchas que parecen de sueño

y para los cautelosos animales que no se observan

Para esas noches de Palenque señoreadas por tlacuaches y los sigilosos mapaches.

Para los animales que ya no llegan a estas selvas,

para los extintos y olvidados.

Esta tesis es dedicada a la búsqueda de más caminos,

A encontrar esos caminos que me ayuden a entender la redes de la vida

y que me muevan a la línea donde yo pueda ser más efectiva.

ÍNDICE

LISTA DE CUADROS Y FIGURAS	i
RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. La protección del hábitat y su relación con la conservación	
1.2. Factores de influencia en las comunidades y poblaciones de mamíferos	
1.3. Antecedentes: el área de estudio y la investigación mastozoológica en Palenque, Chiapas.	
2. OBJETIVOS	11
3. HIPÓTESIS	12
4. METODOLOGÍA	
4.1. Trabajo en campo y registro de variables	13
4.1.1.Área de estudio	
4.1.2.Registro de mamíferos	
4.1.3.Índice de protección del hábitat (IPH)	
4.1.4.Medidas de calidad del hábitat	
4.1.5.Características espaciales de los sitios	
4.2. Análisis de Datos	25
4.2.1.Relación entre los factores medidos	
4.2.2.Análisis del número y ocurrencia de mamíferos	
4.2.3.Factores de influencia en las tasas de encuentro de mamíferos detectados visualmente	
5. RESULTADOS	
5.1. Relación entre los factores medidos	29
5.2. Factores de influencia en el número, composición y ocurrencia de mamíferos	29
5.2.1.Número de especies registradas	
5.2.2.Éxito de muestreo y estimación de riqueza	
5.2.3.Análisis del número de especies	
5.2.4.Análisis de la composición y ocurrencia de especies	
5.3. Factores de influencia en las tasas de encuentro de mamíferos detectados visualmente	41

6. DISCUSIÓN	45
6.1. Protección del hábitat y variables estimadas en los fragmentos	46
6.2. Factores de influencia en el número, composición y ocurrencia de mamíferos	48
6.3. Factores de influencia en las tasas de encuentro de mamíferos detectados visualmente	51
6.4. Relación entre la protección del hábitat y los rasgos biológicos de los mamíferos estudiados	52
6.4.1.Importancia de los mamíferos en los fragmentos	
6.5. Mamíferos en el Parque Nacional Palenque (PNP)	55
6.6. Limitaciones del estudio	55
7. CONCLUSIONES	57
8. CONTRIBUCIONES A LA CONSERVACIÓN EN LA ZONA ESTUDIADA	58
9. LITERATURA CITADA	59
ANEXO I	69
ANEXO II	71
ANEXO III	73

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Características de los sitios de estudio en la zona central de Palenque, Chiapas.	16
Cuadro 2. Número de sesiones (en paréntesis) para cada método de detección de mamíferos en los sitios de estudio.	18
Cuadro 3. Lista de mamíferos registrados mediante diferentes métodos de detección en el presente trabajo.	30
Cuadro 4. Número de especies observadas (R obs) y estimadas (Ra) mediante modelos no paramétricos (Chao 2 y Jackknife 2) y riqueza estimada (Rt) mediante modelos paramétricos (Clench y Dependencia Lineal).	33
Cuadro 5. Correlaciones entre el número de especies por orden taxonómico y las principales variables ambientales analizadas	35
Cuadro 6. Principales variables de influencia en la presencia de las especies	39
Cuadro 7. Especies detectadas visualmente durante los trayectos de muestreo en los siete fragmentos y el Parque Nacional Palenque. Tasas de encuentro estandarizadas a 10 km de recorrido (TE).	42
Cuadro 8. Principales variables de influencia en los cambios en las tasas de encuentro de los mamíferos detectados visualmente.	43

LISTA DE FIGURAS

Mapa 1. Sitios de estudio en el área de Palenque, Chiapas. En anaranjado fragmentos protegidos «P», 1. Parque Nacional Palenque (PNP), 2. Acajungla (P1), 3. CBTA (P2), 4. Artesanías (P3), 5. Chiapaneca (NP1), 6. Fraccionamiento (NP2), 7. Jaguar (NP3). Zonas urbanas: A. Palenque (cabecera municipal), B. Pakal Na.	14
Figura 1. Ocurrencia de especies por sitio en relación al tamaño del fragmento. Sitios ordenados por tamaño: MG-muy grande (600ha), G-grande 1 (114ha), grande 2 (46 ha), M-mediano 1 (28ha), mediano 2 (23ha), Ch-chico 1 (8ha), chico 2 (7ha).	31
Figura 2. Curvas de acumulación de especies de mamíferos medianos y grandes en los sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP), Sitios protegidos: Acajungla (P1), CBTA (P2), Artesanías (P3). Sitios no protegidos: Chiapaneca (NP1), Fraccionamiento (NP2), Jaguar (NP3). Se muestran las curvas de acumulación de especies observadas aleatorizada; a la izquierda curva basada en número de registros por especie en cada fragmento, a la derecha curva basada en número de sesiones por fragmento.	32

Figura 3. Número total de especies por sitio. Izquierda: relación entre el número de especies y el tamaño del fragmento (LOG-ÁREA). Derecha: relación entre el número de especies y el índice de protección del hábitat (IPH). Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3). El mejor modelo lineal generalizado se construye con la variable de LOG-ÁREA (Wald stat= 141.7, η^2 = 136.7, $p < 0.001$).

34

Figura 4. Relación entre número de especies por tipo de hábito y el índice de protección del hábitat (IPH). Categorías: Arborícola (Ar); Escansoriales (Es); Terrestre (Te). Valores de IPH de los fragmentos: PNP (1.5), P1 (1.0), P2 (0.5), P3(0.5), NP2(0.2), NP1 (0.1), NP3 (0.0). La relación entre las especies escansoriales con el IPH fue la única significativa al realizar la corrección de Bonferroni ($p_{ajustada} = 0.003$). Por otro lado, el patrón en las especies terrestres fue mejor explicado por el logaritmo del tamaño del fragmento ($R_s = 0.95$, $p < 0.0001$).

36

Figura 5. Número de especies por tipo de dieta y su relación con las variables IPH (superior) y LOG-ÁREA (inferior). Los tipos de dieta analizados fueron: especies carnívoras (C), frugívoros-omnívoros (FO) y frugívoros-herbívoros/granívoros (FHG). Únicamente la relación FO-IPH y la relación Ca-LOG-ÁREA fueron significativas al realizar el ajuste de Bonferroni ($p_{ajustada} = 0.003$).

37

Figura 6. Análisis de clúster para determinar el grado de similitud entre sitios con base en sus especies que compartidas. Se calculó el coeficiente de similitud de Jaccard que relaciona el número de especies iguales presentes en ambos sitios y utiliza datos cualitativos (software MVSP 3.21). Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3).

39

Figura 7. Gráfico bi-espacial resultado del análisis de correspondencias canónicas (ACC) utilizando la matriz de ocurrencia de especies y de los factores ambientales y del fragmento. El primer eje del ACC explica el 63.9% de la variación en los datos, con una correlación entre especies y ambiente de 0.97. Se muestran a las variables ambientales como vectores con dirección. Índice de protección de hábitat (IPH) y área del sitio (A) y a las especies como triángulos en color azul: *Chironectes minimus* (Chm), *Lontra longicaudis* (Lul), *Dasyprocta punctata* (Dap), *Tamandua mexicana* (Tam), *Leopardus wiedii* (Lew), *Sciurus deppei* (Scd), *Dasyprocta mexicana* (Dam), *Odocoileus virginianus* (Odv), *Potos flavus* (Pof), *Eira barbara* (Eib), *Coendou mexicanus* (Com), *Galictis vittata* (Gav), *Sylvilagus brasiliensis* (Syb), *Nasua narica* (Nan), *Caluromys derbianus* (Cld), *Procyon lotor* (Prl), *Urocyon cinereoargenteus* (Urc), *Conepatus semistriatus* (Cos), *Cuniculus paca* (Cup).

40

Figura 8. Gráfico bi-espacial del Análisis de Correspondencias Canónicas de las tasas de encuentro (TE) de 14 especies de mamíferos contra las variables ambientales de mayor influencia en ellas. Las variables de índice de protección del hábitat (IPH) y número de especies de mamíferos exóticos en los sitios (EXO) se muestran como vectores con dirección y las especies en triángulos azules: *Sciurus deppei* (Scd), *Dasyprocta mexicana* (Dam), *Potos flavus* (Pof), *Sylvilagus brasiliensis* (Syb), *Nasua narica* (Nan), *Caluromys derbianus* (Cld), *Procyon lotor* (Prl), *Urocyon cinereoargenteus* (Urc), *Conepatus semistriatus* (Cos), *Cuniculus paca* (Cup), *Sciurus aureogaster* (Sca), *Didelphis spp.* (Di), *Philander opossum* (Pho), *Dasybus novemcinctus* (Dyn), *Alouatta pigra* (Alp).

44

RESUMEN

Los mamíferos tropicales son un grupo importante para el mantenimiento y la regeneración de las selvas. Sin embargo, estos animales se encuentran fuertemente amenazados por los disturbios humanos y por lo que es importante evaluar el efecto de las perturbaciones humanas y de la protección del hábitat sobre sus poblaciones y comunidades. La región de Palenque en la Selva Lacandona de Chiapas es considerada de gran importancia para la conservación de mamíferos terrestres. No obstante, en las últimas décadas la región ha sido altamente fragmentada, exponiendo a los mamíferos remanentes a la continua degradación del hábitat. El objetivo principal de este trabajo fue analizar el efecto de la protección del hábitat sobre el número y la composición de mamíferos no voladores medianos y grandes en seis fragmentos de selva y en el Parque Nacional Palenque (PNP). Para el desarrollo de este trabajo, se realizó el registro de variables indicadoras de calidad del hábitat y se estimó un índice de protección del hábitat (IPH). Paralelamente se tomaron en cuenta métricas del fragmento, tales como tamaño del fragmento y aislamiento desde el PNP. Los registros de mamíferos fueron realizados mediante dos métodos directos (avistamientos y cámaras-trampa), tres indirectos (detección de huellas en senderos, trampas de huellas y entrevistas a dueños y trabajadores locales) y los datos encontrados en la literatura. En total se registraron 31 especies de mamíferos silvestres en el PNP y en los fragmentos los números de especies oscilaron entre seis y 17 especies. Los análisis indicaron que el tamaño del fragmento fue el mejor predictor del número total de especies, por otro lado, la protección del hábitat y el número de mamíferos exóticos también influenciaron las diferencias en el número total de especies. Por otra parte, el IPH se relacionó positivamente con el número de especies del orden Carnivora, con las especies escansoriales, con las arborícolas y con las que presentan dieta frugívora-omnívora. En cuanto a las tasas de encuentro (TE) de las 14 especies analizadas, el IPH y el número de mamíferos exóticos fueron las variables que mejor explicaron el patrón en ellas. Las especies fuertemente asociadas con el incremento de la protección del hábitat fueron: *Sciurus deppei* y *Leopardus wiedii*, seguidas de *Galictis vittata* y *Nasua narica*, de manera similar, las altas TE de *S. deppei*, *Procyon lotor*, *Potos flavus* y *Urocyon cinereoargenteus* se incrementaron con el IPH. En conclusión, la protección del hábitat es un

factor importante de influencia en la calidad del hábitat y en la ocurrencia de las especies de mamíferos, en especial la vigilancia frecuente y el tipo de protección brindada (i. e. pública, privada con o sin intención de conservación). Finalmente, el PNP fue el sitio con mayor índice de protección y con la mayor ocurrencia de especies, sin embargo varios de los fragmentos estudiados aún retienen especies nativas. De acuerdo a lo anterior, el incremento de la conectividad entre el PNP y los fragmentos de selva cercanos podría permitir un mayor movimiento de especies y favorecer la presencia de metapoblaciones de mamíferos en esta región.

ABSTRACT

Tropical mammals are an important component of the ecosystems they inhabit and many contribute to the maintenance of ecological processes (e.g. forest regenerations). However, these animals are seriously threatened by human disturbance and therefore it is important to evaluate the effect of human-induced habitat loss and fragmentation and protection on the persistence of populations. The forested region of Palenque northeast Chiapas, Mexico, is considered of great importance for the conservation of terrestrial mammals. However, in recent decades the forests of the region have been highly fragmented exposing mammals to continued habitat degradation. The main objective of this work was to examine the effect of habitat protection on the number and composition of non-flying mammals in six forest fragments and in a large tract of forest in the vicinity, Palenque National Park (PNP). From log quality indicator variables we created an estimated habitat protection index (HPI), and also took into account fragment metrics such as size and isolation from PNP. Mammal records were made by two direct methods (sightings and camera traps), three indirect (detection of fingerprints on trails, tracks and interviews traps owners and local workers) and from data found in the literature. I detected a total of 31 species of mammals in PNP. The numbers of species in fragments ranged from six to 17 species. Analyses indicated that fragment size was the best predictor of total number of species, but protection of the fragment and presence of exotic mammals also influenced the differences observed in the total number of species among sites. Furthermore, the HPI was

positively related to the number of Carnivora species, to the number of scansorial species and to the number of arboreal and frugivorous species. The HPI and the number of exotic mammals present were the variables that best explained encounter rates for 14 species. Species strongly associated with increased habitat protection were: *Sciurus deppei*, *Leopardus wiedii*, *Galictis vittata* and *Nasua narica*. Similarly, high encounter rates and increases in the HPI were typical for species such as *S. deppei*, *Procyon lotor*, *Potos flavus* and *Urocyon cinereoargenteus*. In conclusion, the study showed that habitat protection is an important factor influencing habitat quality and occurrence of mammal species of mammals. Frequent monitoring and the type of protection provided (e.g., public, private, with or without intent for conservation) seem to be important in favouring the presence of mammal species. PNP was the site with the highest protection and the highest presence of mammal species. Because several of the studied fragments still retain native species, increasing the connectivity between the PNP and nearby forest fragments could allow greater movement of species and promote the presence of metapopulations of mammal species in the study area.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. La protección del hábitat y su relación con la conservación

La preocupación por la pérdida de los ecosistemas, así como de la flora y la fauna, ha llevado a grandes avances en la conservación y en la creación de Áreas Naturales Protegidas (ANPs). Estas mantienen un hábitat de mayor calidad y escasa degradación en comparación a las zonas circundantes o las áreas no protegidas ya que favorecen el uso adecuado de los recursos, disminuyen la pérdida de diversidad biológica y reducen el impacto de las poblaciones humanas sobre los ecosistemas (Bruner et al. 2001; McKinney 2002). Las ANPs ayudan a disminuir factores tales como la deforestación, la tala ilegal (Naughton-Treves et al. 2005; Andam et al. 2008; Bruner et al. 2001), la incidencia de fuego, el pastoreo, la cacería (Bruner et al. 2001) y la sobre explotación de especies (McKinney 2002).

La importancia de las ANPs para la conservación de la biodiversidad es tal que, para el año 2003 se había protegido aproximadamente el 11.5% de la superficie terrestre, lo que equivale a más de 100 000 áreas naturales bajo distintos esquemas de protección (UICN 2004). Según los objetivos de gestión de cada ANP, las políticas y las estrategias de conservación cambian, siendo las normas de aprovechamiento y las actividades permitidas las principales diferencias (CONANP 2013; UICN 2013). Con base en lo anterior, la UICN propone siete categorías de protección y México cuenta con categorías de protección equivalentes a nivel federal, estas son: reserva de la biosfera, parque nacional, monumento natural, área de protección de recursos naturales, área de protección de flora y fauna y santuario; adicionalmente existen áreas de protección a cargo de los estados y municipios (CONANP 2013, UICN 2013). Otras unidades de protección son las de carácter comunal o privado. Estas son de gran importancia a nivel local y pueden servir como zonas de amortiguamiento y complemento para las reservas gubernamentales (Alderman 1991; Wilcove et al. 1996). Finalmente, las unidades de manejo para la conservación de vida silvestre (UMA) han generado oportunidades importantes para la conservación de la biodiversidad, así como para el crecimiento socioeconómica en los sectores rurales, esto

mediante el aprovechamiento regulado y planificado de las especies silvestres (Robles de Benito 2009).

Piezas importantes en el éxito de conservación dentro de un ANP son la inversión económica, la presencia de un plan de manejo y la aplicación de estrategias de conservación (McKinney 2002; Ervin 2003; Langholz 2013). Una muestra de ello es que con la inversión económica es posible favorecer la presencia de vigilancia, el incremento en la densidad de guardias y por lo tanto facilitar el castigo del delito ambiental, se incrementa la efectividad de la protección en las ANPs (Bruner et al. 2001). Sin embargo, no todos los esquemas de protección son adecuados para la conservación de algunas especies o de los sitios, por ejemplo la autorización de algunas actividades humanas en el interior de las ANPs pueden generar cambios en la estructura y la calidad del hábitat (Dirzo & Miranda 1991; Liu et al. 2001; Nuñez-Iturri & Howe 2007; Chapman et al. 2010). Similarmente, ciertas políticas de protección pueden afectar a las especies silvestres en las reservas, una muestra de ello es la Reserva Natural de Wolong en China. En ésta ANP, las normas de conservación permiten el crecimiento de las comunidades indígenas en su interior, las cuales explotan indiscriminadamente los recursos de la zona de forma tal que han degradado el hábitat del panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) ocasionado la disminución de su densidad poblacional (Liu et al. 2001).

Las actividades humanas que afectan la calidad del hábitat tanto en el interior como en el exterior de las ANPs pueden ser de origen legal o ilegal, sin embargo ambas pueden tener extensas consecuencias en la calidad del hábitat. Por ejemplo, la tala y la extracción de plantas no maderables pueden incrementar la dominancia de ciertas familias de árboles y reducir la cobertura del dosel (Dirzo & Raven 2003, Laidlaw 2000), este deterioro puede promover incendios y favorecer la cacería, afectando fuertemente al hábitat no solo en sitios protegidos sino también en el interior de ANPs (Peres 2000; Laurance et al. 2000; Cardoso et al. 2004; Michalski et al. 2007). Por otro lado, la degradación del hábitat *per se* puede conducir al incremento en el número de especies exóticas o invasoras (Rickart et al. 2011) y en el caso de los fragmentos (protegidos o no protegidos) cercanos a las poblaciones humanas es posible que las especies domésticas y el ganado puedan adentrarse en ellos y añadir presión a las plantas y animales nativos (Gurevitch & Padilla

2004, Didham et al. 2007). En conclusión, la protección del hábitat es importante no solo porque puede contribuir a mitigar la perturbación en los ecosistemas, adicionalmente, al mantener la calidad del hábitat puede ayudar a que los ecosistemas se recobren de disturbios futuros (Lindenmayer et al. 2008), con lo que podría tener un efecto directo e indirecto en los mamíferos presentes en las áreas protegidas.

Como se había mencionado anteriormente, la inversión económica es una fuerte influencia en las ANPs, ya que la creación y aplicación de esquemas eficientes de protección, así como la infraestructura en las reservas dependen directamente de ésta inversión (McKinney 2002; Ervin 2003; Langholz 2013). En consecuencia, las reservas gubernamentales no siempre son efectivas o suficientes para la conservación local de especies, lo que hace indispensable buscar alternativas para la conservación. Las reservas privadas pueden ser una herramienta para atraer mayor inversión económica y para obtener sitios de conservación complementarios a las grandes reservas (Langholz 2013). Las reservas de tipo privado o comunal han mostrado que pueden ayudar a mantener altas tasas de encuentro de mamíferos (Urquiza-Haas et al. 2011); por lo que la creación de una red de pequeñas áreas protegidas en las cercanías de las grandes reservas podría facilitar la protección y conservación de la biota (Wittemyer et al. 2008). Este tipo de red podría contribuir a crear zonas de amortiguamiento multiusos que permitan la formación de corredores de vegetación (Wittemyer et al. 2008). Paralelamente, este tipo de reservas privadas junto con la creación de UMAs también podrían contribuir a disminuir la presión que la población humana ejerce sobre las grandes reservas, así como ayudar a generar desarrollo económico en las comunidades cercanas, por ejemplo: turismo, servicios ambientales y aprovechamiento de especies silvestres (Wittemyer et al. 2008).

En conclusión, la presencia de algún tipo de protección puede representar la mejor forma de mantener un hábitat de mayor calidad y mejores recursos para la biota en su interior (Laidlaw 2000; Carrillo et al. 2000). Sin embargo es importante evaluar que integran la protección en ANPs y reservas privadas para poder comprender cuáles estrategias generan mejores resultados para la conservación del hábitat.

1.2. Factores de influencia en las comunidades y poblaciones de mamíferos.

La protección del hábitat es de gran importancia para los mamíferos ya que son un grupo altamente amenazado por las actividades humanas y por el deterioro ambiental (Dirzo & Miranda 1991; Peres 2001). No obstante, no es el único factor de influencia para los mamíferos, existen otros elementos bióticos y abióticos derivados del deterioro ambiental y de las características naturales de los ecosistemas que son de gran importancia para las poblaciones de mamíferos y por lo tanto para la composición de sus comunidades.

En el caso de los paisajes fragmentados (tal es el caso del paisaje en el presente trabajo) algunas características del hábitat dentro de los fragmentos de selva pueden modificar la ocurrencia de las especies de mamíferos, por ejemplo, la composición de especies arbóreas (Laidlaw 2000), el porcentaje de cobertura del dosel (Urquiza-Haas et al. 2011), el estado sucesional del bosque y la disponibilidad de frutos (Urquiza-Haas et al. 2009). Algunos atributos de la estructura vegetal, tales como la diversidad, la abundancia y el tamaño de árboles (e. g. área basal de árboles frutales) también están fuertemente relacionados con los cambios en las abundancias de las especies de mamíferos (Chiarello 1999; Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2007). Paralelamente, factores tales como el incremento en la fragmentación, la degradación del hábitat y la pérdida de complejidad vegetal son las principales causas de cambio en las poblaciones de mamíferos silvestres y son también derivados de las actividades humanas (Hayward et al. 1997, Laidlaw 2000, Dirzo & Raven 2003, Urquiza-Haas et al. 2009, 2011). Estas perturbaciones pueden generar cambios en el comportamiento y en las interacciones inter e intraespecíficas de las especies y junto con los factores estocásticos puede incrementar la probabilidad de extinción de algunos mamíferos (Fischer & Lindenmayer 2007).

La fragmentación del hábitat es considerada una de las mayores causas de pérdida de mamíferos (Dirzo & Raven 2003). Según la teoría de biogeografía de islas, cuando un bosque es fragmentado se altera negativamente el equilibrio en el número de especies (McArthur & Wilson 1963) debido principalmente a la reducción constante del área y al aumento del aislamiento entre fragmentos (Harris 1984; Saunders et al. 1991). Las

relaciones de área-riqueza y de aislamiento-riqueza han sido confirmadas en varios grupos de animales (Hanski 1994; Vieira et al. 2009; Saunders et al. 1991). En el caso de los mamíferos, la pérdida del hábitat (reducción del tamaño o eliminación del fragmento) es uno de los principales factores de cambio en sus comunidades, afectando especialmente a los mamíferos de talla grande (Estrada et al. 1994; Chiarello 1999; Laidlaw 2000; Urquiza-Haas et al. 2011; Garmendia et al. 2013). Otros atributos del fragmento tales como la edad, la forma y la complejidad también han sido asociados negativamente a la presencia de mamíferos (Saunders et al. 1991; Fahrig & Merriam 1994; Laidlaw 2000; Garmendia et al. 2013). Al mismo tiempo, procesos tales como el incremento en el efecto de borde y el aislamiento entre los fragmentos pueden determinar las tasas de migración y extinción de las especies y así modificar la habilidad de éstas para colonizar otros fragmentos (Saunders et al. 1991; Fahrig & Merriam 1994; Stevens & Husband 1998; Fahrig 2003; Pardini 2004). A nivel de paisaje, el número de fragmentos, la heterogeneidad y la calidad de la matriz circundante al fragmento afectan la ocurrencia y la composición de mamíferos en el interior de los fragmentos (Daily et al. 2003; Pardini et al. 2005; Garmendia et al. 2013).

Otro factor importante de cambio en las especies de mamíferos son las perturbaciones humanas, como se ha señalado éstas pueden influir indirectamente sobre las especies de mamíferos (e. g. la fragmentación), por otro lado, los efectos directos de las actividades humanas sobre las comunidades y poblaciones de mamíferos son fuertes y constituyen un gran motor de cambio. Una muestra de ello es que la mayor proporción de extinción de poblaciones de mamíferos se concentra en los sitios donde las densidades humanas son altas o bien sus impactos son intensos (Ceballos & Ehrlich 2002). Dentro de las actividades humanas las más asociadas a la extinción de poblaciones de mamíferos son algunas prácticas forestales (i. e. régimen de incendios), el sobrepastoreo, la agricultura (Lindenmayer & Possingham 1994; Ceballos & Ehrlich 2002; Gurevitch & Padilla 2004), la ganadería, la caza y la introducción de especies competidoras y depredadoras (Ceballos & Ehrlich 2002; Harrison 2011). En el caso de los mamíferos pequeños, particularmente roedores, el aumento de sus abundancias ha sido asociado a los sitios que presentan disturbios (e. g. tala, modificaciones del sustrato herbáceo y pérdida de densidad en el dosel; Kirkland 1990, Malcolm & Ray 2000), a los fragmentos con vegetación secundaria y a

la disminución del tamaño del fragmento (Malcolm 1997, Pardini 2004, Lambert et al. 2006), mientras que la baja en sus abundancias se ha asociado a la presencia de ganado (Hayward et al. 1997). De forma contraria, en los mamíferos medianos y grandes, se ha encontrado una relación negativa entre el aumento de sus abundancias y la perturbación humana (Lopes & Ferrari 2000; Tejeda-Cruz et al. 2009), mientras que la reducción del tamaño del fragmento se ha relacionado positivamente con la disminución en sus densidades (Chiarello 2000; Arroyo-Rodríguez et al. 2007). En el caso específico de las especies de talla grande, con ciclos de vida largos y tiempos generacionales prolongados, la cacería (después de la pérdida de hábitat) es probablemente el factor de mayor presión sobre sus poblaciones (Bodmer et al. 1997; Robinson & Bennett 2000; Wright et al. 2000; Lopes & Ferrari 2000). En las zonas tropicales, la cacería afecta principalmente a los grandes ungulados, primates, felinos y a los roedores de más de 1kg (Naranjo et al. 2004; Wright 2005). Finalmente, actividades humanas menos estudiadas (en el caso de los mamíferos) tales como la contaminación y la exposición al turismo pueden causar un incremento en el estrés de los individuos, así como generar infertilidad, reducción en la resistencia a las enfermedades e inhibir el crecimiento (Cabezas et al. 2007).

En cuanto al efecto directo de la protección del hábitat sobre los mamíferos son pocos los trabajos que abordan este tema (Caro 1999; Carrillo et al. 2000; Laidlaw 2000; Urquiza-Haas et al. 2011). Sin embargo se ha observado que la administración y las normas de las reservas pueden influir directamente en el número y en las abundancias de varias especies (Caro 1999; Carrillo et al. 2000; Bowman et al. 2001). De manera similar, el cumplimiento estricto de las leyes de conservación junto con la vigilancia permanente y su reforzamiento con patrullas han ayudado a disminuir el impacto de las actividades humanas sobre las poblaciones de mamíferos presentes en las reservas (Leader-Williams et al. 1990; Caro 1999; Carrillo et al. 2000; Wright et al. 2000; Chiarello 1999). En otras palabras, el tipo de actividades permitidas al interior de las reservas se ha relacionado con la disminución de las densidades y las abundancias de mamíferos pequeños y grandes (Caro 1999; Carrillo et al. 2000; Bowman et al. 2001).

Finalmente, los atributos biológicos de cada especie son factores determinantes de la ocurrencia de las especies de mamíferos, por ejemplo atributos como la historia de vida

(Cardillo et al. 2008), la conducta (Chiarello 1999), el grado de especialización (Estrada et al. 1994; Chiarello 1999; Daily et al. 2003; Viveiros de Castro & Fernandez 2004; Urquiza-Haas et al. 2009), el tamaño del cuerpo, el nivel trófico, la longevidad y la fecundidad (Viveiros de Castro & Fernandez 2004; Vieira et al. 2009; Urquiza-Haas et al. 2009). Debido a esto, el efecto de la perturbación del hábitat sobre la ocurrencia y la abundancia de cada especie no tiene un patrón común, es decir, los disturbios humanos afectan diferencialmente a las especies (Chiarello 1999; Sampaio et al. 2010; Rickart et al. 2011). Muestra de ello son algunas especies de roedores y marsupiales que son más abundantes en las zonas peri-urbanas, mientras que otras especies prefieren zonas rurales (Vieira et al. 2009). Otro caso es el de los venados *Odocoileus virginianus* y *Mazama americana*, el primero es favorecido por los sitios con disturbios humanos, mientras que el segundo solo es abundante en sitios bien conservados y lejanos a los asentamientos humanos (Tejeda-Cruz et al. 2009). Las respuesta diferenciales de cada especie a la perturbación también pueden ser debidas a cambios conductuales, por ejemplo, se ha documentado que algunos mamíferos se alejan de sitios donde pueden tener contacto directo con humanos; así mismo se ha comprobado que su sobrevivencia disminuye en las zonas que evitan (Kinnaird et al. 2003).

En resumen, los cambios en la ocurrencia de las especies de mamíferos, así como los cambios en la composición de sus poblaciones y comunidades tienen un origen multifactorial, por lo que es indispensable evaluar estos cambios partiendo de ésta idea. Con lo anterior se desprenden las hipótesis principales del presente trabajo: en comparación a los sitios no protegidos las áreas que cuentan con alguna clase de protección favorecerán un hábitat de mejor calidad y con mayores recursos para los mamíferos nativos, lo que puede beneficiar a la conservación y a la ocurrencia de las especies de mamíferos dentro de los fragmentos que cuenten con dicha protección. Paralelamente, la pérdida de hábitat (i.e. reducción del tamaño de los fragmentos de selva) al aumentar los efectos del borde y acelerar la degradación dentro de los fragmentos puede reducir la disponibilidad de recursos y el tamaño de las poblaciones de mamíferos, esto junto con el aislamiento del hábitat pueden reducir la probabilidad de colonización de otros fragmentos por parte de individuos en dispersión.

Esta hipótesis fue probada en la zona central de Palenque, Chiapas, donde se ubica un paisaje fragmentado de selva alta perennifolia. En ésta zona se eligieron siete fragmentos de selva y al Parque Nacional Palenque como sitios de estudio, estos fragmentos fueron elegidos ya que cuentan con diferentes esquemas de conservación y distintas normas de protección.

1.3. Antecedentes: el área de estudio y la investigación mastozoológica en Palenque, Chiapas

Los bosques tropicales son los ecosistemas más ricos en especies a nivel mundial, éstos poseen dos terceras partes de las especies conocidas en la tierra (Pimm & Raven 2000). Sin embargo, son fuertemente afectados por la pérdida de hábitat y por las actividades humanas (Pimm & Raven 2000) de modo tal que para el año de 1990 un 24% de los bosques tropicales habían sido deforestados (FAO 1993). Actualmente, los mayores remanentes densos de bosque tropical están concentrados en 65 países (aprox. 1,660 millones de hectáreas) de los cuales México ocupa el sexto lugar, con 65 millones de ha. (Blaser et al. 2011). La selva alta en México ocupa el 17% de su extensión original (3.15 millones de hectáreas), de éstas tan solo el 33.3% se considera selva conservada y el resto es vegetación secundaria bajo algún grado de perturbación humana (Challenger & Dirzo 2009). En el estado de Chiapas se encuentra la mayor parte de las selvas altas conservadas de México, siendo la Selva Lacandona la zona más densa y protegida (Gómez-Pompa & Dirzo 1995; Azuara 2005). En cuanto a los mamíferos, nuestro país se ubica en el cuarto lugar de riqueza a nivel mundial (Llorente-Bousquets & Ocegueda 2008). Esta zona contiene una gran riqueza de especies de mamíferos, tan solo la Reserva de la Biosfera de Montes Azules tiene una riqueza de mamíferos de entre 112 y 116 especies (Medellín 1994a). Sin embargo, el estado de conservación de los mamíferos mexicanos dentro de fragmentos de selva alta es poco conocido (Medellín & Equihua 1998; Tejeda-Cruz et al. 2009; Garmendia et al. 2013).

La localidad de Palenque, ubicada en el municipio del mismo nombre, es cabecera municipal y de la región XIII Maya en el estado de Chiapas (CEIEG, (Comité Estatal de

Información Estadística y Geográfica) 2013; INEGI 2008). Estas características junto con la presencia de las ruinas mayas de la antigua ciudad de Palenque han hecho de éste poblado un centro turístico y económico importante para la sociedad local (INEGI 2011). Por otro lado, esta región fue parte del antiguo continuo de la Selva Lacandona, sin embargo actualmente solo está representada por fragmentos de selva remanentes, entre los cuales se puede encontrar al Parque Nacional Palenque (Estrada et al. 2002).

La zona central del municipio de Palenque tiene una larga historia de perturbación humana que tal vez inicie con la cultura Maya y el establecimiento de su gran ciudad, sin embargo después de su colapso la selva de la región tuvo más de 700 años de recuperación antes del arribo de los españoles (Patten et al. 2009). En años posteriores, específicamente entre los años 1950 y 1980 se dio la mayor pérdida de cobertura forestal en la región. Primeramente, en los años 50s con el redescubrimiento de las ruinas mayas y en los años 80s con la reforma agraria y las políticas de ocupación de tierras y principalmente por la expansión ganadera en Chiapas y Tabasco (Challenger & Dirzo 2009). Tal fue la pérdida de cobertura forestal que para 2002, la tasa de deforestación en el área central de Palenque era de un 12.4% (Estrada et al. 2002a) y en un lapso de 17 años la zona había perdido un 33% de la cobertura forestal (3,451 ha) dejando un paisaje compuesto principalmente de fragmentos menores a 8 ha (Estrada et al. 2002b). El remanente de selva de mayor tamaño y bajo conservación en la zona es el Parque Nacional Palenque (PNP). Este fue decretado en 1981 y abarca 1780 ha de terreno de las cuales aproximadamente 521 ha son de selva conservada y el resto es vegetación secundaria y pastizales inducidos (Ríos 2006). El PNP junto con la zona de Balancán y las lagunas de Catazajá, son una de las regiones con mayor número de especies de mamíferos, que además se encuentra en alguna categoría de riesgo (Ceballos et al. 1998), por consiguiente esta región ha sido considerada importante para la conservación de mamíferos mexicanos (Arita et al. 1995; García-Marmolejo et al. 2008). Los estudios sobre mamíferos en esta región son escasos y se centran en el PNP, los más extensos y a largo plazo abordan la ecología y la conducta del mono aullador, *Alouatta pigra* (Estrada et al. 2000, Estrada et al. 2002 a, 2002 b, Van Belle & Estrada 2005, Estrada & Van Belle 2006, Van Belle et al. 2010, Nakamura et al. 2011, Van Belle et al. 2011, 2012). También se cuenta con un amplia lista de la quirópteros de la zona, para el PNP se tienen

registradas un total de 58 especies de murciélagos, que representan el 42% de la quiropteroфаuna del país (Horváth et al. 2008; Hidalgo-Mihart et al. 2009; Avila-Torresagatón et al. 2012). En cuanto a los mamíferos no voladores, se han registrado un total de 29 especies agrupadas en ocho órdenes (Horváth et al. 2008; García del Valle et al. 2010), mientras que para las zonas circundantes al PNP no se cuenta con información acerca de las especies de mamíferos no voladores, por lo que es importante la evaluación de las especies presentes en esta zona.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la influencia de la protección del hábitat sobre la comunidad de mamíferos no voladores medianos y grandes en el Parque Nacional Palenque, Chiapas y en fragmentos de bosque adyacentes.

Objetivos específicos

1. Evaluar la asociación entre la protección del hábitat y la calidad del mismo. Posteriormente, determinar la relación de ambos factores con el número y la composición de mamíferos silvestres.
2. Examinar la relación de las características espaciales del fragmento (i. e. tamaño y distancia al Parque Nacional Palenque) con el número y la composición de especies de mamíferos silvestres.
3. Evaluar la influencia del índice de protección del hábitat (IPH) y la calidad del hábitat sobre las tasas de encuentro de especies detectadas visualmente, tomando en cuenta algunas características espaciales del fragmento (i. e. tamaño y distancia al Parque Nacional Palenque).

3. HIPÓTESIS

1. La calidad del hábitat aumentará en los sitios que presenten mejores estrategias de protección del hábitat, por lo cual se espera que el índice de protección del hábitat esté relacionado positivamente con las variables indicadoras de buena calidad del hábitat y negativamente con las variables indicadoras de degradación del hábitat.
2. La protección del hábitat junto con el incremento en la calidad del hábitat favorecerán la ocurrencia de los mamíferos silvestres al interior de los fragmentos. En consecuencia, se espera que el índice de protección del hábitat se relacione positivamente con el número de especies y con las tasas encuentro de mamíferos sensibles a la degradación del hábitat. Con lo anterior, también se espera que el índice de protección del hábitat influya en la composición de la comunidad de mamíferos dentro de cada fragmento.
3. Según la biogeografía de islas se espera que en los fragmentos grandes y cercanos al PNP la ocurrencia de especies de mamíferos silvestres sea mayor y sus tasas de encuentro se incrementen (particularmente las de gran tamaño y las sensibles a las perturbaciones y a la pérdida de calidad del hábitat) en contraste con los fragmentos más pequeños y lejanos al PNP.

4. METODOLOGÍA

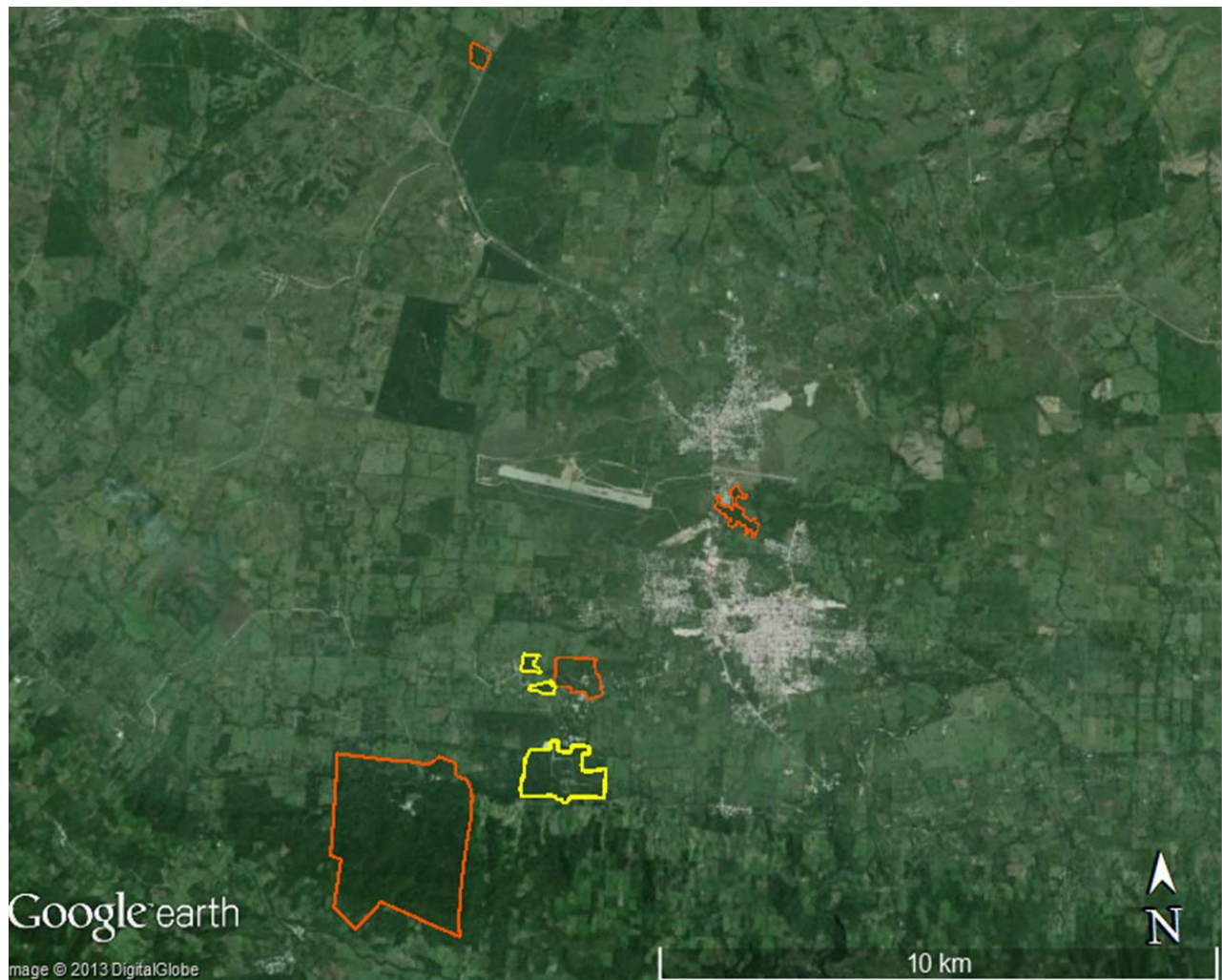
4.1. Trabajo en campo y registro de variables

4.1.1. Área de estudio

El municipio de Palenque se encuentra en la región fisiográfica de la planicie costera del Golfo de México y las montañas del norte de Chiapas (CEIEG, (Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica) 2013; INEGI 2008). El municipio colinda en la zona noreste del estado de Chiapas, al norte con el estado de Tabasco y el municipio de Catazajá, al este con Tabasco, el municipio La Libertad y la República de Guatemala, al sur con los municipios de Ocosingo y Chilón, y al oeste con el municipio Salto de Agua. El clima predominante es cálido y húmedo con lluvias todo el año (Afm). En la temporada de lluvia la temperatura oscila entre 18°-22.5° C y en la seca entre 24°-29° C, las máximas temperaturas están entre 27°-34.5° C. La precipitación media anual fluctúa entre los 1400 mm y los 2600 mm. (CEIEG, (Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica) 2013; INEGI 2008). La vegetación y uso del suelo municipal está dominado por el pastizal cultivado (58.49 %), mientras que la superficie de bosque maduro solo ocupa un 4.88%. El área urbana está concentrada en la cabecera municipal y ocupa un 0.15% del municipio (INEGI 2008).

El presente trabajo se realizó en la zona central del municipio, que se ubica en las coordenadas: 17° 30' 33" de latitud norte y 91° 58' 56" de longitud oeste, a una altitud de 65 metros sobre el nivel del mar. Los sitios de estudio se ubican en la zona de lomeríos y el paisaje está constituido principalmente por pastizales para el ganado, zonas urbanas, selva secundaria y en menor proporción por bosque tropical primario (INEGI 2008). La presencia de afluentes del río Usumacinta, como el Tulijá, Michol, Nututun y Chancalá forman una compleja red de ríos y arroyos en toda la zona de estudio (Avila-Torresagatón et al. 2012). La vegetación predominante de la zona está caracterizada por especies arbóreas como *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Ficus mexicana*, *Manilkara zapota*, *Vatairea lundellii*, *Guatteria anomala* y *Quararibea funebris*. En la zona se han registrado poco más de 400 especies entre árboles, arbustos, herbáceas, trepadoras, palmas y

helechos (Díaz-Gallegos 1996). En los fragmentos la vegetación secundaria es predominante con familias tales como Leguminosae (e.g. *Pithecellobium arboreum*), Rubiaceae (e.g. *Hamelia patens*), Moraceae (e.g. *Ficus mexicana*), Urticaceae (e.g. *Cecropia obtusifolia*), Tiliaceae (e.g. *Heliocarpus mexicanus*), Solanaceae (e.g. *Solanum spp*), Euphorbiaceae (e.g. *Acalypha diversifolia*) y Piperaceae (e.g. *Piper hispidum*) principalmente (Díaz-Gallegos 1996; Ochoa-Gaona et al. 2007). Dentro de esta área se muestrearon seis fragmentos de selva con distintos grados de perturbación y protección, así como el Parque Nacional Palenque (Mapa 1).



Mapa 1. Sitios de estudio en el área de Palenque, Chiapas. En anaranjado fragmentos protegidos «P», 1. Parque Nacional Palenque (PNP), 2. Acajungla (P1), 3. CBTA (P2), 4. Artesanías (P3), 5. Chiapaneca (NP1), 6. Fraccionamiento (NP2), 7. Jaguar (NP3). Zonas urbanas: A. Palenque (cabecera municipal). B. Pakal Na.

1) Fragmentos de selva

Los sitios “protegidos” (P) fueron tres fragmentos compuestos primordialmente de selva primaria. Los sitios estuvieron destinados a la conservación de la flora y fauna, pudiendo tener una protección de tipo privado o gubernamental (Cuadro 1). SITIO P1, también denominado “acajungla” ya que pertenece a una ONG con ese nombre. SITIO P2, también denominado “CBTA”, es una reserva forestal compuesta de dos terrenos, uno propiedad del Centro de Bachillerato Tecnológico Agroforestal (CBTA) y el otro de propiedad privada. SITIO P3, también denominado “artesanías” por la presencia de una tienda de artesanías en una de las orillas del terreno, el sitio es habitado y protegido por su dueño (Cuadro 1).

Los sitios considerados “no protegidos” (NP), son de propiedad privada y no cuentan con protección destinada a la conservación de la fauna y flora del sitio. Se eligieron tres propiedades. SITIO NP1, también denominado “chiapaneca” por su cercanía a un restaurante con ese nombre. Al este de la propiedad se encuentra el sitio P1 a 0.28 km y al sureste el sitio NP3 está 0.22 km. SITIO NP2, también denominado “fraccionamiento”, este fragmento es un conjunto de propiedades privadas, la mayor parte es un fraccionamiento para áreas residencial, turísticas y con una zona de reserva privada, sin embargo aún no hay alguna construcción. SITIO NP3, también denominado “jaguar”, al noroeste se encuentra el sitio NP1 a 0.23 km, a noreste se encuentra el sitio P1 a 0.03km (Cuadro 1).

2) Parque Nacional Palenque

Se encuentra entre los paralelos 17°27'05" y 17°30'05 de longitud oeste. Limita al norte con algunas propiedades privadas, al sur con el ejido El Naranjo y el ejido López Mateos, al este con el ejido Babilonia y al oeste con el ejido Santa Isabel y se accede al sitio a través de la carretera Palenque-Zona Arqueológica. Este gran fragmento tiene la vegetación más conservada y en conjunto con la zona central de la antigua ciudad Maya de Palenque es resguardada como propiedad federal. En los años 1950's el Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) re-descubrió las ruinas mayas y brindó protección al sitio.

Cuadro 1. Características de los sitios de estudio en la zona central de Palenque, Chiapas.

Sitios		Tipo de propiedad	Tamaño (ha)	Vegetación predominante	Uso del fragmento	Distancia al poblado*	D- PNP (km)	Composición matriz
Sigla	Nombre							
PNP	Parque Nacional Palenque	Federal	521	Bosque maduro	Reserva Zona turística y de investigación científica	8.0/suroeste	-	Vegetación secundaria y pastizales. Colinda con Ejidos: El Naranjo, López Mateos, Babilonia y Santa Isabel
“Protegidos” (P)								
P1	Acajungla	Privado	45.7	Presenta vegetación primaria y secundaria y una zona de árboles de <i>Mangifera indica</i> y zona de humedal	Eco-parque y una gran parte del terreno es una reserva forestal	3.4 /oeste	2.2	pastizales, fragmentos de selva secundaria, hoteles y viviendas
P2	CBTA	Privado/ Gobierno	22.8	vegetación secundaria y primaria	Reserva de vegetación	1.7/norte 0.6/sig. Pob. ¹	6.4	Zonas habitacionales, pastizal y de cultivo. Remanentes de vegetación secundaria y el aeropuerto local
P3	Artesanías	Privada	27.71	vegetación riparia, secundaria, y una pequeña franja de cultivo bajo la sombra	Reserva, cultivo y vivienda de los propietarios	11.4/noroeste 5.4/ sig. Pob. ²	12.5	Junto a la carretera federal ^a . Fragmentos de selva secundaria, pastizales y cultivos.
“No Protegidos” (NP)								
NP1	Chiapaneca	Privado	7.7	vegetación secundaria	“Reserva” sin protección y paso de ganado	4.5/ oeste	2.0	Pastizal para ganado
NP2	Fraccionamiento	Privado	114.7	Vegetación secundaria y algunos árboles de <i>Mangifera indica</i>	“Reserva” sin protección especial, uso turístico y hotelero	4.2/ suroeste	0.8	Propiedades con actividad turística (hoteles principalmente), zonas de cultivo. Colinda con un corredor de árboles que le conectan con el PNP.
NP3	Jaguar	Privado	6.7	vegetación secundaria y plantas no nativas (e. g. <i>Cocos nucifera</i>)	Paso de ganado	4.2/ oeste	1.9	Pastizal para ganado vacuno y algunos asentamientos humanos

* Distancia en km y ubicación de los fragmentos con respecto al centro del poblado de Palenque. 1. Poblado Pakalná. 2. Poblado La Unión.

^a Carretera Federal Palenque-Catazajá

Sin embargo, el PNP perdió grandes cantidades de bosque cuando en los años 1970's se hicieron las mayores excavaciones (Patten et al. 2009). Para 1981 se decretó como Área Natural Protegida y actualmente cuenta con la protección del INAH y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), de las 1,780 ha de terreno protegido, solo 521 ha son selva alta perennifolia conservada (Ríos 2006).

El PNP cuenta con vigilancia desde su decreto, sin embargo en 2003 la CONANP reforzó la vigilancia en el sitio, agregando mayor personal y aumentando la frecuencia de la vigilancia (i.e. recorridos diarios). Estas acciones han mejorado las condiciones de la fauna y la flora en el sitio al reducir los problemas de cacería y tala ilegal (comentarios personales de guarda parques con más de 30 años de servicio, Sr. Flores Reyes y Sr. López Almeida), no obstante, esto no ha sido confirmado formalmente. Los muestreos se realizaron en la zona noroeste del parque, sobre senderos turísticos y de vigilancia para guarda parques.

4.1.2. Registro de mamíferos

Los muestreos se realizaron de agosto a diciembre de 2011 y de febrero a marzo de 2012. Se implementaron dos métodos directos (avistamientos y cámaras-trampa) y tres métodos indirectos de detección (huellas en el camino, trampas de huellas y entrevistas). Para reducir los sesgos en el muestreo debido a las unidades de esfuerzo de muestreo y a las diferencias en el tamaño de los sitios, se estandarizaron las unidades de muestreo a número de sesiones por sitio (Cuadro 2), lo que permite obtener unidades equivalentes, homogéneas y comparables (Hortal & Lobo 2002). Esto puede ayudar a obtener mayor información cuando la naturaleza del grupo obliga a utilizar metodologías con distintas unidades de muestreo (Coddington 1996; Toti et al. 2000; Jiménez-Valverde & Hortal 2003; Jiménez-Valverde & Lobo 2005).

i. Avistamientos sobre trayectos de muestreo

Los muestreos fueron realizados mediante caminata en veredas por dos o tres personas. Se efectuaron sesiones matutinas (07:00h-11:00h aprox.) con recorridos a una velocidad promedio de 0.54 km/h y sesiones nocturnas (19:00h-00:00h aprox.) con recorridos a una velocidad promedio de 0.33 km/h (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de sesiones (en paréntesis) para cada método de detección de mamíferos en los sitios de estudio.

Sitios	Avistamientos/ Huellas en trayecto* Sesiones ^a (Km ¹)			Trampas de huellas Sesiones ^b	Cámaras-trampa Sesiones ^b / (Cámaras ²)	Entrevistas
	Diurnas	Nocturnas	Total			
PNP	7 (14.0)	8 (14.4)	15 (28.4)	45	36 (4)	3
P1	7 (8.4)	6 (7.2)	13 (15.6)	38	24 (2)	2
P2	7 (7.0)	6 (6.0)	13 (13.0)	39	26 (2)	0
P3	6 (4.2)	6 (4.2)	12 (8.4)	48	11 (1)	2
TOTAL:	38 (37)			125	61	
NP1	6 (4.8)	6 (4.8)	12 (9.6)	47	24 (2)	1
NP2	6 (9.6)	6 (9.6)	12 (19.2)	48	14 (1)	1
NP3	6 (2.4)	6 (2.4)	12 (4.8)	47	22 (2)	1
TOTAL:	36 (33.6)			142	60	

Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3).

* Para las huellas en trayecto el esfuerzo de muestreo corresponde solo a las sesiones diurnas

^a Cada sesión correspondió a un recorrido sencillo del trayecto de muestreo y son independientes entre ellas.

^b Cada sesión consistió en un ciclo de 24 h de actividad por trampa.

¹ Kilómetros recorridos totales.

² Número de cámaras-trampa usadas en cada sitio.

Durante los recorridos se realizó la búsqueda visual de mamíferos y cada avistamiento fue georeferenciado (GPS modelo eTrex de Garmin), se registró la hora y el número de individuos observados. Para la visualización de especies se utilizaron binoculares (Bushnell waterproof, 10x42mm) y para la identificación una guía rápida basada en manuales de identificación de mamíferos tropicales (Coates-Estrada & Estrada 1986; Aranda & March 1987; Eisenberg 1989; Reid 1997; Aranda 2000). La identificación se realizó en el momento del avistamiento o al finalizar la sesión. En caso de duda sobre la identidad del animal, cada observador redactó las características del animal avistado y al finalizar la sesión se determinó la identidad del animal. Si la identificación no fue concluyente, no se registró. Con estos datos se calculó la tasa de encuentro (TE) para cada especie (número de avistamientos entre

kilómetros totales recorridos). La unidad de esfuerzo de muestreo empleada fue el número de visitas al trayecto de muestreo (sesiones diurnas y nocturnas) por sitio. En total se realizaron 45 sesiones diurnas (6-7 por sitio) y 44 sesiones nocturnas (6-8 por sitio), con un total de 99 km recorridos totales (Cuadro 2).

ii. Huellas sobre los trayectos de muestreo

La detección de rastros se realizó en los trayectos de muestreo durante las sesiones diurnas (07:00h-11:00h aprox.). Se registraron pistas de huellas (serie de huellas consecutivas de un mismo individuo) y huellas individuales independientes (i. e. con una separación mínima de 100m entre huellas del mismo tipo) (Aranda 2000). Las huellas registradas fueron borradas para evitar el doble conteo y la sobreestimación en la siguiente sesión. Cada rastro fue georeferenciado y fotografiado colocando una escala de medida. La identificación de las huellas fue realizada durante los trayectos de muestreo. Los registros difíciles de identificar en el sitio se analizaron posteriormente en la residencia del proyecto con ayuda de las fotografías, las medidas de las huellas (largo y ancho de la huella) tomadas en campo, para lo cual se utilizó el manual de Aranda (2000) e imágenes de la colección de fotografías de mamíferos del Instituto de Biología, UNAM¹. La unidad de esfuerzo de muestreo fue el número de sesiones diurnas por sitio. En total se obtuvieron 45 sesiones diurnas (6-7 por sitio) y 50.4 km totales recorridos (Cuadro 2).

iii. Trampas de huellas

Se colocaron ocho trampas de huellas por sitio y se dispersaron para cubrir la mayor parte del fragmento (separación min.: 50m y máx.: 150). Cada una se ubicó en lugares con signos de presencia de mamíferos o en probables caminos de animales. La trampa para huellas consistió en una charola plástica con agujeros (30 x 50 cm) que se colocó a nivel del suelo y se cubrió con arena cernida. Para evitar los daños debidos a la lluvia, cada trampa fue protegida con plástico transparente (1.5x 1.2 m) colocado por encima de la trampa a una altura 1.5m del suelo (Rodríguez-Mazzini 1996). Finalmente cada trampa fue cebada con plátano y papaya (herbívoros- omnívoros), o con pollo y alimento para gatos de la marca whiskas ® (carnívoros), o con avena y sal

(herbívoros). Los cebos fueron colocados al azar (Orjuela & Jiménez 2004) y alternados entre las trampas, la distancia mínima entre dos trampas con el mismo cebo fue de entre 70-150 m. Al activar la trampa se imprimió una marca en la orilla para verificar la operatividad de ésta. Si la trampa fue operativa, la impresión se distinguió al revisarla, si no era visible se consideró como nula (Rodríguez-Mazzini 1996). La unidad de esfuerzo de muestreo se definió como el número total de sesiones activas (24 h cada sesión) por el número de trampas colocadas en cada sitio. En total se obtuvieron 312 sesiones y en promedio 4.7 (4-6) sesiones por trampa (Cuadro 2).

iv. Cámaras-trampa

Se utilizaron tres cámaras modelo DGS 200 y una cámara modelo DGS 100 de la marca Moultrie. Estas se colocaron en sitios donde se observaron evidencias de mamíferos. Cada cámara fue montada sobre el fuste de un árbol con un perímetro mayor a 15 cm y a una altura del suelo al ocular de la cámara de 45 cm (Srbek-Araujo & Chiarello 2005; Stein et al. 2008). Se registró la ubicación geográfica, el número de fotografías tomadas y el número de individuos por fotografía. Para considerar individuos diferentes en fotografías consecutivas se registraron solo las fotografías separadas por más de 24 h. Cada cámara estuvo activa por 11 días continuos y la unidad de esfuerzo de muestreo se definió como el número de sesiones activas de cada cámara (24 h cada sesión). En total se lograron 157 sesiones y en cada sitio se obtuvieron entre 11 y 36 sesiones (Cuadro 2).

v. Entrevistas

Se realizaron entrevistas no estructuradas a guarda parques, trabajadores y dueños de los fragmentos. Se entrevistaron a personas familiarizadas con la fauna local y que llevaran al menos cinco años trabajando o viviendo en el sitio. Durante las entrevistas y con ayuda de una guía ilustrada de las especies de la región se preguntó por las especies silvestres presentes en el sitio, en primer lugar las avistadas en el último año y en segundo lugar las especies registradas años atrás; se preguntó sobre la presencia de cacería o bien por el registró de tala en cada fragmento. A los administradores de los sitios se les interrogó sobre la presencia de un plan de manejo, así como por las acciones de conservación y protección llevadas a cabo en el sitio. En

el PNP se entrevistó a dos oficiales con más de 30 años de laborar y uno con ocho años. En el caso de los sitios “no protegidos” NP1, NP2 y NP3 se entrevistó a los dueños. En los sitios “protegidos” P1 y P3 se entrevistó a dos trabajadores con una antigüedad entre seis y diez años. Para el sitio P2 no se pudo obtener alguna entrevista.

vi. Registros adicionales

Las especies detectadas fuera de los trayectos de muestreo fueron registradas y georeferenciadas. Los registros adicionales obtenidos fueron mediante avistamientos y huellas.

4.1.3. Índice de protección del hábitat (IPH)

Uno de los problemas en la investigación ecológica y en el presente trabajo es la presencia de variables complejas, tal como la protección del hábitat. Este tipo de variables no pueden ser observadas directamente y sólo pueden ser explicadas a través de un conjunto de características o indicadores simples. Una forma de medir a las variables complejas es mediante la construcción de un índice sintético, el cual puede resumir la información y proporcionar una mejor aproximación a la variable real (Becerra 2010). Una forma sencilla de construir un índice es mediante el uso del Análisis de Componentes Principales (ACP), éste análisis permite reducir un conjunto de variables de varios tipos (e. g. continuas, discretas u ordinales) interrelacionadas a tan sólo unas pocas no correlacionadas que describen mejor a un objeto, estas variables están formadas con base en la contribución que cada variable original hace al ordenamiento de los objetos estudiados (Quinn & Keough 2002). Estas últimas variables son tomadas para el índice y son las puntuaciones resultantes del primer eje de ordenación del ACP, esta técnica ha sido utilizada para caracterizar variables de disturbio humano y poder relacionarlas con los cambios en la abundancia de mamíferos (Michalski & Peres 2007).

El índice de protección del hábitat (IPH) se definió como un conjunto de variables que interfieren en la conservación del hábitat de un sitio. Para construir el IPH se obtuvieron datos sobre la gestión de los sitios mediante muestreos en los fragmentos

y con entrevistas a los dueños, a los administradores y a los trabajadores de los sitios. Las variables analizadas para el índice fueron: tipo de “protección” (TP), presencia de un plan de manejo (PM), presencia de reforestación en los sitios (REF), tipo de cercado (CE), así como presencia y frecuencia de vigilancia (VIG). También se registraron algunas variables relacionadas con la presencia de actividades humanas que la protección debería regular, tales como presencia de cacería (CA), presencia de tala (TAL) y abundancia de personas (AP) en los sitios (Anexo 1). Para realizar el ACP, a las variables cualitativas se les asignó valores numéricos según su categoría, de tal forma que se maximizara la relación entre las observaciones y el ACP, esto se realizó respetando las restricciones de cada variable (Becerra 2010). Para que el índice no perdiera su sentido biológico, a las variables de presencia y ausencia (i. g. PM, CA, TAL, REF) se les dio el valor de 1 para presencia y 0 para ausencia. En el caso de las variables de VIG, TP y CE, al ser variables con tres posibles estados, se les asignaron valores entre 0 y 3 según su impacto sobre la conservación de especies (positivo o negativo). El valor de 0 no reflejó contribución al estado de conservación del sitio, mientras que el valor de 3 refleja el impacto más positivo sobre la conservación. Para AP, que son datos continuos, fueron analizados sin cambios (Anexo).

El ACP se realizó mediante el siguiente procedimiento (Montoya 2007): primero, se establecieron las variables a incluir en el cálculo del índice, lo que se realizó con pruebas de correlación por rangos de Spearman (R_s) en el software Statistica 7.0 (StatSoft 2004). Para los siguientes pasos solo se analizaron a las variables fuertemente correlacionadas entre sí utilizando el software SPSS 17.0 (SPSS Inc 2008). Posteriormente, se determinó si era pertinente proceder con el ACP a través del cálculo del determinante de la matriz de correlación (DC), al encontrarse un valor muy bajo de éste, se continuó con el análisis de Esfericidad de Bartlett (EB). Este análisis compara la matriz de correlaciones con la matriz de identidad, si estas son iguales, el análisis de componentes principales no es adecuado, por lo tanto al obtener un valor menor a 0.05 se asumió que las matrices analizadas eran diferentes (SPSS Inc 2008). Debido a las pruebas anteriores se determinó que era adecuado realizar el ACP

y se aplicó el modo-R del ACP, el cual utiliza la relación entre las variables para extraer los componentes (Quinn & Keough 2002; Kovach 2011).

Las variables significativamente correlacionadas entre sí, fueron TP-VIG ($R_s=0.97$, $p<0.0001$), TP-AP ($R_s=0.82$, $p<0.05$), VIG-AP ($R_s=0.83$, $p=0.01$). Otras variables que se correlacionaron fuertemente pero marginalmente significativas fueron REF-PM ($R_s=0.75$, $p=0.052$) y REF-TP ($R_s=0.73$, $p=0.06$). Para estas 6 variables se calculó el DC ($p<0.0001$) y se aplicó la prueba de EB ($p=0.02$). Al ser positivas se continuó con el programa MVSP 3.21 (Kovach 2011) para aplicar el ACP. El análisis se construyó con base en una matriz de covarianzas, cuando se utiliza este tipo de matriz en un ACP normalmente se centran la media y la varianza de los datos de cada variables, sin embargo, se puede no centrar los datos cuando los casos (sitios) tienen valores completamente diferentes para cada una de sus variables y hay poco solapamiento entre ellos, por lo cual en el presente trabajo no se centraron los datos (Kovach 2011).

Al realizar el ACP se observó que AP tuvo una contribución escasa en el ordenamiento de los sitios, por lo que no se usó para la construcción del índice. El ACP final indicó que el primer componente explicaba el 87.5% de la variación entre los sitios, por lo que estos valores pueden ser tomados como los valores del IPH. La variable que más aporta al primer componente fue VIG (0.7), seguido de TP (0.5), PM y REF (0.2). El valor más alto del IPH fue para el PNP (1.58), seguido de P1 (1.06), P2 y P3 (0.51). Los sitios no protegidos NP2, NP1 y NP3 tuvieron valores de 0.23, 0.11 y 0.0, respectivamente (anexo I). El ACP indicó que sitios como el PNP, P1 y P2 están más asociados a la presencia de vigilancia periódica y a la protección con énfasis a la conservación de la biota, mientras que los sitios NP1 y NP2 están más asociados a la presencia de reforestación y ligeramente a la presencia de un plan de manejo, mientras que el sitio NP3, no presenta ninguna característica de protección (Anexo I).

4.1.4. Medidas de calidad del hábitat

La calidad del hábitat se midió a través de un conjunto de variables que afectan la estructura y la composición del hábitat:

1. Como medida de la alteración en la estructura de la vegetación se calculó el área basal total de árboles. Para ello, se trazaron 10 trayectos de muestreo de 50 x 2 m (Gentry 1982) en cada fragmento y se midió el diámetro a la altura del pecho (1.3 m, desde el suelo) de los árboles de más de 15 cm de diámetro. Se calculó el área basal en metros cuadrados mediante la siguiente fórmula: $AB = 0.7854 * dap^2$ (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2007; Arroyo-Rodríguez et al. 2007).

2. Como factores de degradación del hábitat se estimó la abundancia de desechos humanos (BAS) registrados durante los recorridos diurnos. La presencia de ganado (PG) y el número de mamíferos exóticos presentes (EXO) fueron determinados con todos los sistemas de detección de especies.

3. Se estimó el porcentaje de hectáreas habitadas (HAB) en un paisaje de 200 ha partiendo del centro del fragmento en el software Google Earth Pro 6.2 (Anexo1).

4.1.5. Características espaciales de los sitios

Se estimó el tamaño del fragmento y la distancia del mismo al PNP. Estos datos fueron calculados mediante el software Google Earth Pro 6.2 con fotografías del año 2004 y con la comprobación del perímetro del fragmento en campo.

4.2. Análisis de datos

Debido a la naturaleza de los datos los análisis fueron divididos en tres secciones. En la primera, se analizaron los datos de las variables ambientales; en la segunda, se examinaron los datos de la presencia y ausencia de especies; y en la tercera parte, las abundancias relativas (tasas de encuentro) de 14 especies.

En las dos últimas secciones se realizaron dos tipos de pruebas: análisis de correlación seguido de pruebas de escalamiento multidimensional. Esto se realizó en primer lugar debido a que el múltiple número de variables predictivas analizadas en las pruebas de correlación incrementan la probabilidad de encontrar falsos positivos (erro tipo I), y en segundo lugar porque las pruebas de correlación no integran la información de colinealidad entre las variables para entender cómo afecta esto a la variable respuesta. Para reducir los efectos nocivos de lo antes mencionado se aplicó la corrección de Bonferroni a todas las pruebas de correlación y se emplearon los análisis de escalamiento multidimensional para reducir el número de variables correlacionadas entre sí y obtener unas pocas no correlacionadas que pueden generar un ordenamiento en las especies analizadas.

Los análisis estadísticos fueron realizados en el software Statistica 7.0 (StatSoft 2004) y los análisis multivariados en el software MVSP 3.21 (Kovach 2011).

4.2.1. Relación entre los factores medidos

Mediante un análisis de correlación de Pearson (r^2) se examinó la relación entre el IPH y el logaritmo del tamaño del fragmento (LOG-ÁREA). Posteriormente y de la misma forma se analizó la correlación entre ambas variables y las variables de calidad del hábitat (AB, HAB y BAS) y la distancia al PNP (DIS). En el caso de PV y EXO se utilizó un análisis de correlación por rangos de Spearman (R_s). Para cada análisis se aplicó la corrección de Bonferroni, sin embargo, es importante tomar en cuenta que este ajuste es conservador, en especial cuando las pruebas no son independientes (Abdi 2007), por lo tanto se deben considerar los resultados tanto ajustados como no ajustados.

4.2.2. Análisis del número de mamíferos presentes en los sitios de estudio

i. Éxito de muestreo y estimación de riqueza

Se construyeron curvas de acumulación de especies suavizadas para cada sitio con base en la matriz de ocurrencias de las especies (número de registros de cada especie por el esfuerzo de muestreo). La construcción de las curvas se realizó con ayuda del software Estimates 8.2.0 (Colwell 2011). El orden de ingreso de los registros fue aleatorizado sin reemplazo 100 veces; en el mismo software se realizó el cálculo de la riqueza esperada con dos estimadores no paramétricos Chao 2 y Jackknife 2 (Colwell 2011). Estos estimadores solo requieren datos de presencia-ausencia, no asumen alguna distribución ni presentan supuestos *a priori* y son dependientes del número de especies raras (Colwell & Coddington 1994; Moreno 2001; Escalante 2003). Las curvas se construyeron con el número de especies registradas en cada sitio contra dos tipos de esfuerzo de muestreo: número de sesiones y número de registros. Este último provee una mejor comparación entre sitios, ya que el número de registros o individuos es una unidad de esfuerzo imparcial si la densidad varía entre los sitios (Moreno & Halffter 2001).

También se evaluó el éxito de muestreo con dos modelos paramétricos. El modelo de Dependencia Lineal, usado en sitios de muestreo de tamaño pequeño o cuando los taxones a estudiar son bien conocidos (Soberon & Llorente 1993). El modelo de Clench se utiliza en áreas grandes o heterogéneas, o bien cuando los taxones a estudiar son poco conocidos y existen especies raras. Este modelo se basa en que la probabilidad de añadir especies al muestreo se incrementa con el tiempo que se gasta en el campo. Ambos modelos son asintóticos, por lo que predicen la riqueza total de un sitio (Soberon & Llorente 1993). Para determinar el éxito del muestreo se obtuvo la diferencia numérica entre la riqueza estimada (R_{est}) y la observada (R_{obs}). Para obtener mayor información sobre la riqueza se tomó en cuenta los datos obtenidos en las entrevistas, fuera de los trayectos de muestreo y de la literatura ($R_{tot.obs}$) (Horváth et al. 2008; García del Valle et al. 2010).

ii. Factores de influencia en el número de especies

Estas relaciones se examinaron a través de dos vías:

En la primera se aplicó un modelo lineal generalizado (MLG) lo cual se realizó lo siguiente: 1. se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman, donde se probó las relaciones entre el número total de especies en cada sitio contra todas las variables ambientales ya descritas (IPH, LOG-ÁREA, AB, HAB, BAS, DIS, PV y EXO). 2. se construyó un modelo lineal generalizado (MLG) con las variables correlacionadas significativamente al número de especies. Finalmente el modelo se ajustó a una distribución Poisson y como función de ligamiento se usó Log (Quinn & Keough 2002). Para reducir el problema de sobredispersión de datos se empleó el Criterio de Información Akaike (CIA) que ayudó a determinar la variable más informativa para realizar el MGL (Quinn y Keough 2002). El parámetro de sobredispersión en el modelo fue estimado mediante la desviación o el estadístico G2 completo (ya que la variable de respuesta es categórica) (Quinn & Keough 2002).

En segundo lugar se analizó la relación de todas las variables ambientales con el número de especies por categorías de especies mediante la correlación por rangos de Spearman. Se realizaron los análisis al orden taxonómico (los más representativos: Carnivora, Rodentia, Didelphimorphia), tipo de hábitos (i. g. arborícola, escansorial y terrestre) y tipo de dieta (se analizaron las tres más representativas).

iii. Factores de influencia en la composición y la ocurrencia de especies

Para este punto se utilizó una matriz de presencia y ausencia obtenida con los datos de todos los métodos de detección de mamíferos y se realizaron los siguientes análisis:

Análisis de clúster (AC): con los datos de las 31 especies registradas se examinó la similitud de especies entre los sitios. Como método de ligamiento en el AC se usó el promedio no ponderado (UPGMA) el cual es utilizado cuando alguno de los sitios ha sido muestreado en menor intensidad (Kovach 2011). Se calculó el coeficiente de similitud de Jaccard, el cual relaciona el número de especies iguales en ambos sitios utilizando datos de presencia/ausencia (Moreno 2001).

Análisis de correlación por Rangos de Spearman (Rs): para éste análisis se excluyeron a las especies detectadas en todos los sitios y a las detectadas solo en un sitio, con lo que se analizaron los datos de 19 especies. Las variables ambientales examinadas fueron: IPH, LOG-ÁREA, DIS, adicionalmente se tomó al número de especies registradas en cada sitio (NE) como otro factor de influencia. En una segunda prueba se analizaron las variables de calidad del hábitat (i. e. BAS, PV, EXO y HAB).

Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC): éste análisis se utilizó para ordenar los datos de las especies (presencia /ausencia) con respecto a los sitios y a las variables ambientales (Quinn & Keough 2002). Las variables examinadas fueron determinadas en el análisis de correlación en el punto anterior. Como método de ordenamiento en el ACC se utilizó el escalamiento de Hill y se eligió un diagrama de especies por variables ambientales (Ter Braak & Verdonschot 1995).

4.2.3. Factores de influencia en las tasas de encuentro de mamíferos detectados visualmente

Para analizar este punto se construyó una matriz de tasas de encuentro (TE) con los datos de las especies registradas mediante avistamientos durante los recorridos en los trayectos de muestreo. De este análisis se excluyó a *Coendou mexicanus* debido a que solo fue detectada en un sitio (P2). Para determinar la relación de las TE de cada especie con las variables medidas se aplicaron los siguientes análisis:

Análisis de Correlación por Rangos de Spearman (Rs): se analizó la relación entre las TE y las variables IPH, ÁREA, DIS y las variables de calidad del hábitat (i. g. PV, EXO, AB, HAB y BAS). En un segundo análisis se examinaron las TE contra otros factores de influencia, tales como el número de especies por sitio (RE) y la presencia de cacería (CA). En cada prueba se aplicó la corrección de Bonferroni.

Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC): para este análisis se utilizó la matriz de TE y las variables correlacionadas fuertemente con los patrones en las TE de las especies, las cuales fueron obtenidas en el análisis anterior. Las variables elegidas para la prueba pueden estar o no correlacionadas entre ellas (Peck 2010).

5. RESULTADOS

5.1. Relación entre los factores medidos

Se encontró que el IPH está correlacionado negativamente con EXO y con PV ($R_s = -0.80$, $p < 0.05$), mientras que se relacionó positivamente con AB ($r^2 = 0.79$, $p < 0.05$) y LOG-ÁREA ($r^2 = 0.80$, $p < 0.05$). Con el ajuste de Bonferroni ($p_{ajustada} = 0.008$) no se mantiene ninguna relación. Por otro lado LOG-ÁREA se correlacionó positivamente con AB ($r^2 = 0.79$, $p < 0.05$, y $p_{ajustada} = 0.01$).

5.2. Factores de influencia en el número y la composición de mamíferos silvestres en los sitios de estudio

5.2.1. Número de especies registradas

En este trabajo se registraron 31 especies silvestres y seis especies de mamíferos exóticos. El método de muestreo que permitió registrar el mayor número de especies silvestres fue la entrevista (26 especies, 83.9%). De hecho, dos especies solo fueron detectadas por este medio. Poco más de la mitad de especies fueron registradas por avistamiento directo (16 especies, 51.6%). Una tercera parte se registró por medio de rastro (nueve especies, 29%). Mientras que en trampa de huellas se registraron ocho especies (25.8%) y por medio de cámaras-trampa seis especies (19.4%). Fuera de los muestreos se detectaron 17 especies (54.8%), en estos registros se logró la detección de una huella de *Leopardus pardalis* (Cuadro 3). De las especies registradas, 15 se encuentran en alguna categoría de riesgo según la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT 2010) y tres se encuentran en la lista de la UICN (2012): *Alouatta pigra*, *Ateles geoffroyi* y *Dasyprocta mexicana*. El sitio con mayor número de especies silvestres fue el PNP (31 especies), seguido de los fragmentos P1 y NP2 (17 especies), con poco menos de la mitad, los fragmentos P2 y P3 (13 especies) y por último, con ocho especies, los fragmentos NP1 y NP2 (Figura 1, Anexo I). En cuanto a las especies de mamíferos exóticos, fueron detectadas seis especies en el área de muestreo: *Canis lupus familiaris*, *Felis silvestris catus*, *Bos taurus*, *Equus caballus*, *Ovis aries* y *Capra spp.*, el número de especies mamíferos exóticos varío por sitio entre una y tres especies.

Cuadro 3. Lista de mamíferos registrados mediante diferentes métodos de detección en el presente trabajo

	Av	Hu T	Tr Hu	Cam	En	Datos adicionales ^a		
						Av	Hu	Literatura ¹
Didelphimorphia								
<i>Caluromys derbianus</i>	✓				✓			✓
<i>Didelphis spp.</i>	✓	✓	✓		✓	✓		✓
<i>Chironectes minimus</i>					✓			
<i>Philander opossum</i>	✓	✓	✓	✓				✓
Rodentia								
<i>Coendou mexicanus</i>	✓				✓	✓		
<i>Agouti paca</i>	✓	✓	✓	✓	✓		✓	
<i>Dasyprocta mexicana</i>	✓	*	*	✓	✓	✓		✓
<i>Dasyprocta punctata</i>	✓	*	*	✓	✓	✓		✓
<i>Sciurus aureogaster</i>	✓				✓	✓		✓
<i>Sciurus deppei</i>	✓				✓			✓
Lagomorpha								
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	✓		*		*	*		✓
Cingulata								
<i>Dasyus novemcinctus</i>	✓	✓	✓	✓	✓		✓	
Pilosa								
<i>Cyclopes didactylus</i>								✓
<i>Tamandua mexicana</i>					✓	✓		✓
Carnivora								
<i>Conepatus semistriatus</i>	✓				✓			
<i>Galictis vittata</i>					✓	✓		✓
<i>Bassariscus sumichrasti</i>					✓			✓
<i>Nasua narica</i>		✓			✓	✓		✓
<i>Potos flavus</i>	✓				✓	✓		✓
<i>Procyon lotor</i>	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓
<i>Lontra longicaudis</i>					✓			
<i>Eira barbara</i>					✓			✓
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	✓	✓	✓		✓		✓	✓
<i>Canis latrans</i>					✓			
<i>Leopardus pardalis</i>							✓	
<i>Leopardus wiedii</i>					✓	✓	✓	✓
Artiodactyla								
<i>Odocoileus virginianus</i>		✓	✓		✓		✓	✓
<i>Mazama americana</i>					✓			✓
<i>Pecari tajacu</i>								✓
Primates								
<i>Alouatta pigra</i>	✓				✓	✓		✓
<i>Ateles geoffroyi</i>								✓
Total especies (31)	16	9	8	6	26	11	6	23
Porcentaje	51.6	29.0	25.8	19.4	83.9	35.5	19.4	74.2

Lista taxonómica basada en Ramírez-Pulido et al. (2005). Especie detectada (✓), genero detectado (*).

^a. Datos obtenidos fuera del muestreo.

Métodos de detección: (Av) Avistamiento en trayecto de muestreo, (Hu T) detección de huella en trayecto de muestreo, (Tr Hu) trampa de huellas, (Ca) cámara-trampa y entrevista (En). Se adicionaron las especies detectadas fuera de los muestreos mediante huellas (Hu), avistamientos (Av) y las encontradas en la bibliografía (1. García del Valle et al. 2010) .

Especies	MG	G1	G2	M1	M2	Ch	Ch
<i>Alouatta pigra</i>							
<i>Sciurus aureogaster</i>							
<i>Didelphis spp.</i>							
<i>Philander opossum</i>							
<i>Dasypus novemcinctus</i>							
<i>Caluromys derbianus</i>							
<i>Procyon lotor</i>							
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>							
<i>Agouti paca</i>							
<i>Nasua narica</i>							
<i>Potos flavus</i>							
<i>Dasyprocta mexicana</i>							
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>							
<i>Tamandua mexicana</i>							
<i>Galictis vittata</i>							
<i>Odocoileus virginianus</i>							
<i>Conepatus semistriatus</i>							
<i>Leopardus wiedii</i>							
<i>Sciurus deppei</i>							
<i>Lontra longicaudis</i>							
<i>Dasyprocta punctata</i>							
<i>Chironectes minimus</i>							
<i>Eira barbara</i>							
<i>Coendou mexicanus</i>							
<i>Bassariscus sumichrasti</i>							
<i>Cyclopes didactylus</i>							
<i>Ateles geoffroyi</i>							
<i>Canis latrans</i>							
<i>Leopardus pardalis</i>							
<i>Pecari tajacu</i>							
<i>Mazama americana</i>							
Total de especies	31	17	17	13	13	8	8
Sitios	PNP	NP2	P1	P3	P2	NP1	NP3

Figura 1. Ocurrencia de especies por sitio en relación al tamaño del fragmento. Sitios ordenados por tamaño: MG-muy grande (600ha), G-grande 1 (114ha), grande 2 (46 ha), M-mediano 1 (28ha), mediano 2 (23ha), Ch-chico 1 (8ha), chico 2 (7ha).

5.2.2. Éxito de muestreo y estimación de riqueza

Las curvas de acumulación de especies (Figura 2) mostraron que para los sitios P2, P3 y NP1, la curva comienza a volverse asintótica y el esfuerzo de muestreo está cercano a ser suficiente, mientras que para los sitios PNP, P1, NP2 y NP3, la curva aún continúa creciendo. Las curvas construidas con los estimadores Chao2 y Jackknife 2, indican que el éxito de muestreo para los sitios fue de entre el 57 y 100% del total de especies para el esfuerzo de muestreo actual (Cuadro 4). Los modelos paramétricos se ajustaron bien en todos los sitios ($R_2=0.99$). Sin embargo, el modelo de Dependencia Lineal predijo una asíntota más baja que el modelo de Clench. El primero estimó un éxito de muestreo de 89 a 100%, mientras que el segundo calculó un éxito de muestreo entre 61y 85% de las especies totales (Cuadro 4). Las diferencias en la

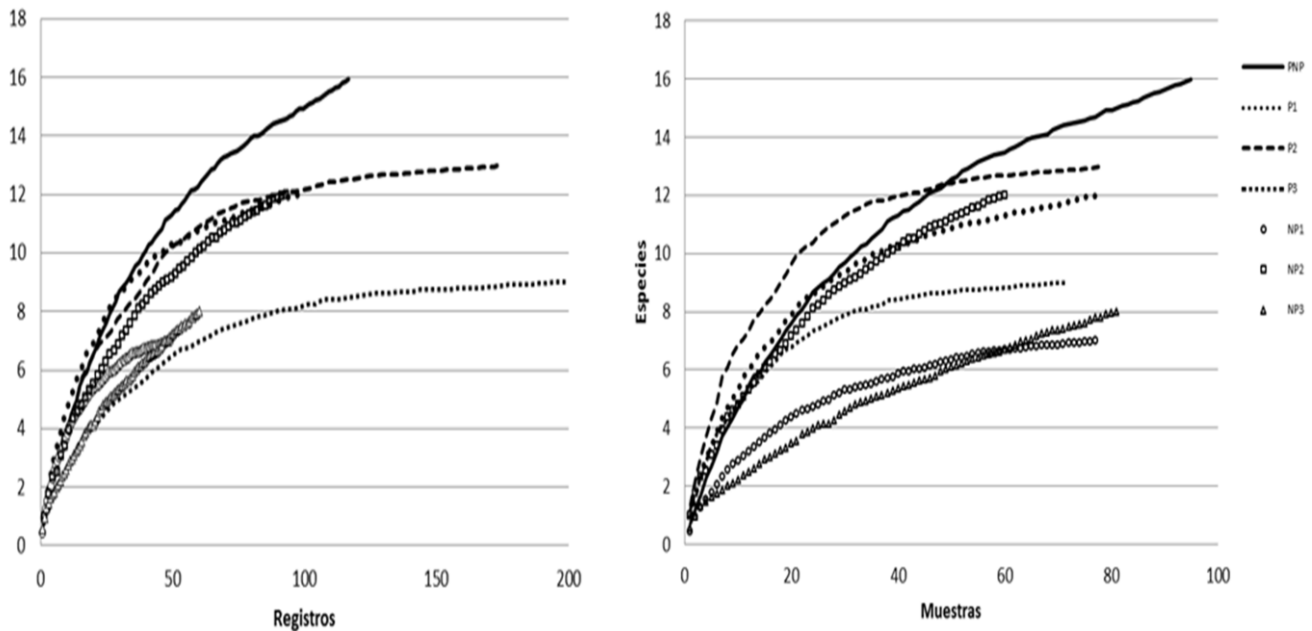


Figura 2. Curvas de acumulación de especies de mamíferos medianos y grandes en los sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP), Sitios protegidos: Acajungla (P1), CBTA (P2), Artesanías (P3). Sitios no protegidos: Chiapaneca (NP1), Fraccionamiento (NP2), Jaguar (NP3). Se muestran las curvas de acumulación de especies observadas aleatorizada; a la izquierda curva basada en número de registros por especie en cada fragmento, a la derecha curva basada en número de sesiones por fragmento.

estimación de riqueza entre los métodos paramétricos y no paramétricos son ligeras para la mayor parte de los sitios, con excepción de los sitios NP3 y PNP, para los cuales los estimadores no paramétricos predicen una riqueza de especies mayor (Cuadro 4).

Finalmente, al añadir las especies registradas mediante entrevista y avistamiento fuera del muestreo se consiguió registrar el total de especies predichas por los estimadores en la mayoría de los fragmentos estudiados. Debido a esto, el éxito de muestreo varió entre 80% y 100% para todos los fragmentos, con excepción del sitio NP3. En último, faltó por registrar entre el 66% y 10% de las especies totales (Cuadro 4). Con lo anterior se pudo concluir que al utilizar la información de todos los métodos de muestreo y los registros fuera de éste, el registro de especies fue cercano a ser completado. Así que es viable realizar las comparaciones entre los fragmentos.

Cuadro 4. Número de especies observadas (R_{obs}) y estimadas (R^a) mediante modelos no paramétricos (Chao 2 y Jackknife 2) y riqueza estimada (R^t) mediante modelos paramétricos (Clench y Dependencia Lineal).

Sitios	R_{obs}		R^a		R^t	
	$R_{tot.}$	$R_{muest.}$	Chao 2	Jack 2	Clench	Dependencia Lineal
PNP	31	16	34	26.8	22.1	16.4
P1	17	12	12.5	12.1	14.5	11.7
P2	13	13	13	14.6	15.3	12.8
P3	13	9	9	11	10.6	8.9
NP1	8	7	7.25	7	9	7
NP2	17	12	14.67	17	17.1	12.6
NP3	8	8	17.88	17.8	13	9

Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3).

$R_{tot.}$ Número de especies total: registradas en el muestreo y fuera del mismo.

$R_{muest.}$ Número de especies observadas con los 5 sistemas de muestreo.

R^a . Número de especies estimadas para el esfuerzo de muestreo actual.

R^t . Riqueza de especies total estimada en la asíntota de los modelos paramétricos.

5.2.3. Análisis del número de especies

El número total de especies se correlacionó positivamente con LOG-ÁREA ($R_s=0.97$, $p < 0.001$) y el IPH ($R_s=0.83$, $p=0.01$), mientras que negativamente con EXO ($R_s=-0.75$, $p < 0.05$). Cuando se realizó la corrección de Bonferroni ($p_{ajustada}=0.006$) solo la correlación entre número de especies y LOG-ÁREA se mantuvo significativa. El MGL y el cálculo del AIC indicó que el mejor modelo se logra con la variable LOG-ÁREA (CIA=-0.65), seguido de IPH*LOG-ÁREA (CIA=0.8), por lo que se evaluó el modelo completo con LOG-ÁREA y el número de especies (Figura 3). El MLG encontró una relación lineal entre el número de especies y LOG-ÁREA (En el primer estadístico: Wald Stat = 141.7, $p < 0.001$ y en el segundo: Log-likelihood= 1069.9, con una $\chi^2 = 136.7$, $p < 0.001$). Los datos empleados se ajustaron bien al modelo ya que la proporción de los estadísticos sobre los grados de libertad son menores o cercanos a 1 (StatSoft 2004).

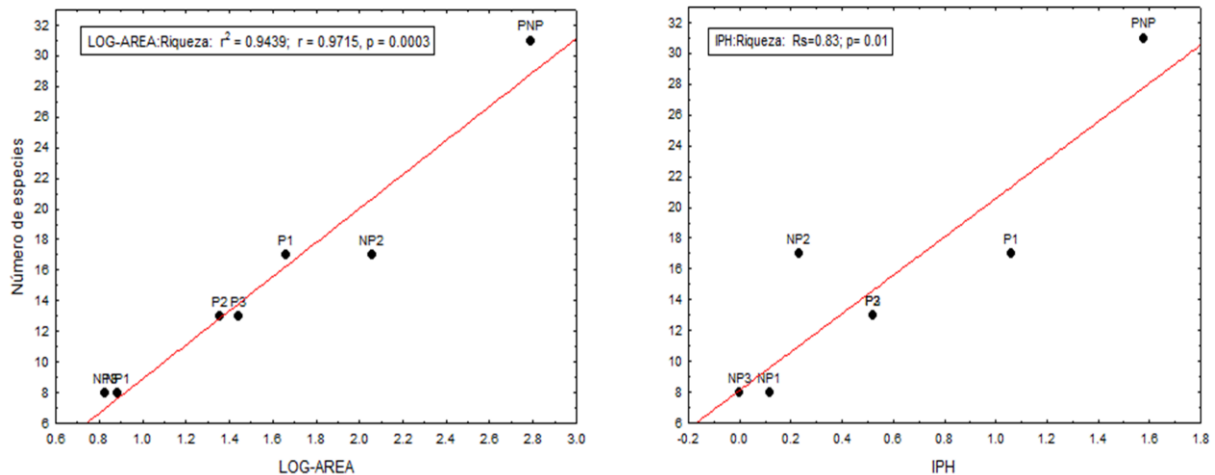


Figura 3. Número total de especies por sitio. Izquierda: relación entre el número de especies y el tamaño del fragmento (LOG-ÁREA). Derecha: relación entre el número de especies y el índice de protección del hábitat (IPH). Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3). El mejor modelo lineal generalizado se construye con la variable de LOG-ÁREA (Wald stat= 141.7, $\chi^2=136.7$, $p < 0.001$).

En los análisis por categorías se encontró que el orden más rico fue Carnívora, con 12 especies, seguido de Rodentia con seis, Didelphimorphia con cuatro, Artiodactyla con tres, Primates con dos y Lagomorpha con una. El análisis de correlación mostró que LOG-ÁREA fue la variable más correlacionada con el cambio en el número de especies de los órdenes (Cuadro 5). Por otro lado, el IPH solo se relacionó con el número de especies en el orden Carnívora. Éste grupo también se relacionó con las variables EXO y PV (Cuadro 5).

En las categorías de tipos de hábitos, el IPH se correlacionó significativamente con el número de especies arborícolas ($R_s = 0.88$; $p < 0.01$) y escansoriales ($R_s = 0.99$; $p < 0.0001$, $p_{ajustada} = 0.003$). En cuanto a LOG-ÁREA, ésta se correlacionó fuertemente con las especies de hábitos terrestres ($R_s = 0.95$; $p < 0.0001$), mientras que con las especies arborícolas y escansoriales la correlación fue menos intensa ($R_s = 0.76$; $p < 0.05$, $p_{ajustada} = 0.002$). En cuanto a las variables de calidad del hábitat, el número de especies escansoriales se correlacionó con PV y EXO ($R_s = -0.8$; $p < 0.5$), mientras que el número de especies arborícolas se correlacionó marginalmente con EXO ($R_s = -0.8$; $p < 0.052$) (Figura 4).

Cuadro 5. Correlaciones entre el número de especies por orden taxonómico y las principales variables ambientales analizadas

Orden	IPH	LOG-ÁREA	EXO	PV
Carnívora	0.97***	0.84*	-0.80*	-0.87**
Rodentia	0.71	0.92**	-0.55	-0.44
Didelphimorphia	0.54	0.89**	-0.42	-0.24

Solo se incluyeron las variables significativas: índice de protección del hábitat (IPH), logaritmo base 10 del área del fragmento (LOG-ÁREA), número de mamíferos exóticos (EXO) y presencia de vacas (PV). La significancia en el análisis de correspondencias por rangos de Spearman fueron: * $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$. Con el ajuste de Bonferroni ($p_{ajustada} = 0.001$) sola la relación de carnívoros-IPH fue significativa.

En el tipo de dieta, se usaron las categorías de, frugívoros-omnívoros (FO), frugívoros-herbívoros/ frugívoros-granívoras (FHG) y carnívoros (C). En las pruebas se encontró que FO se correlacionó fuertemente con cuatro variables: el IPH ($R_s=1$; $r=0.93$, $p<0.0001$), LOG-ÁREA ($R_s=0.77$, $p<0.05$), EXO y PV ($R_s=-0.74$, $p<0.05$).

En el caso de C se correlacionó con LOG-ÁREA ($R_s=0.92$, $p<0.01$), IPH ($R_s=0.79$, $p<0.05$) y EXO ($R_s=-0.74$, $p=0.052$). Mientras que FHG se relacionó con LOG-ÁREA ($R_s=0.75$, $p<0.05$) y con AB ($R_s=0.73$, $p=0.057$). La $p_{ajustada}$ fue de 0.002 (Figura 5).

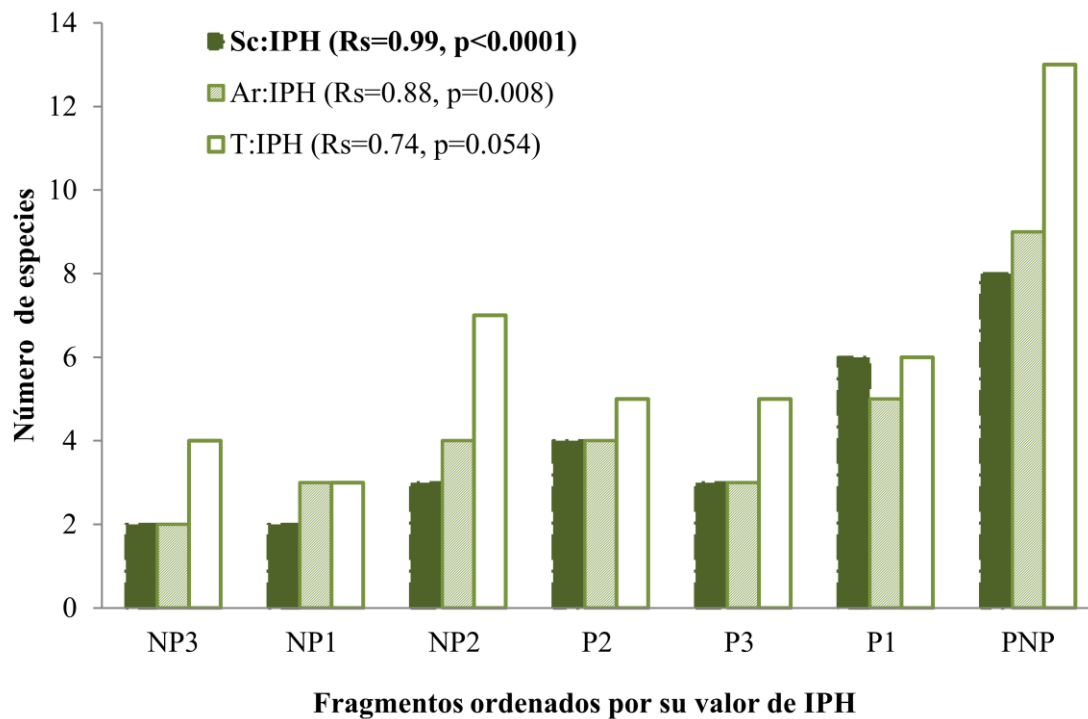


Figura 4. Relación entre número de especies por tipo de hábito y el índice de protección del hábitat (IPH). Categorías: Arborícola (Ar); Escansoriales (Es); Terrestre (Te). Valores de IPH de los fragmentos: PNP (1.5), P1 (1.0), P2 (0.5), P3(0.5), NP2(0.2), NP1 (0.1), NP3 (0.0). La relación entre las especies escansoriales con el IPH fue la única significativa al realizar la corrección de Bonferroni ($p_{ajustada}=0.003$). Por otro lado, el patrón en las especies terrestres fue mejor explicado por el logaritmo del tamaño del fragmento ($R_s=0.95$, $p<0.0001$).

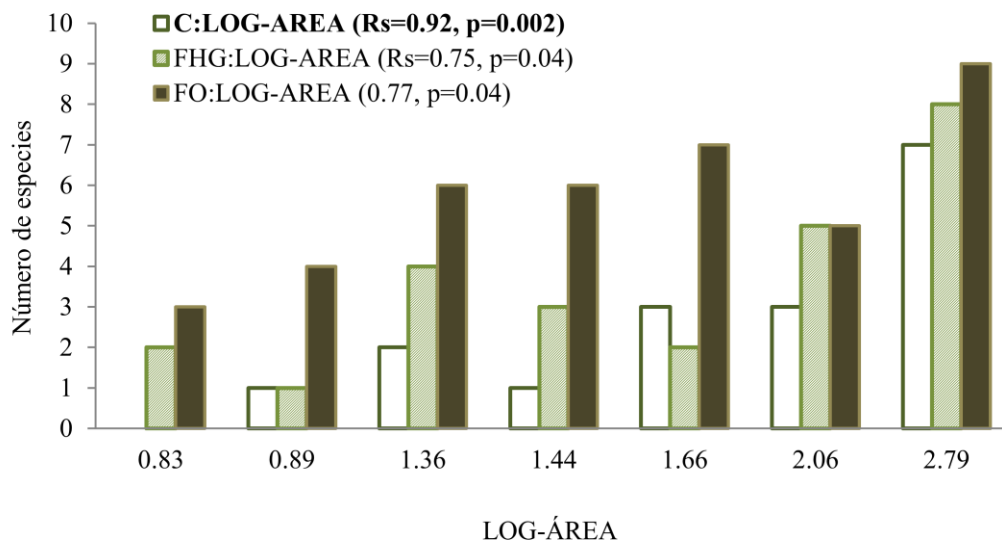
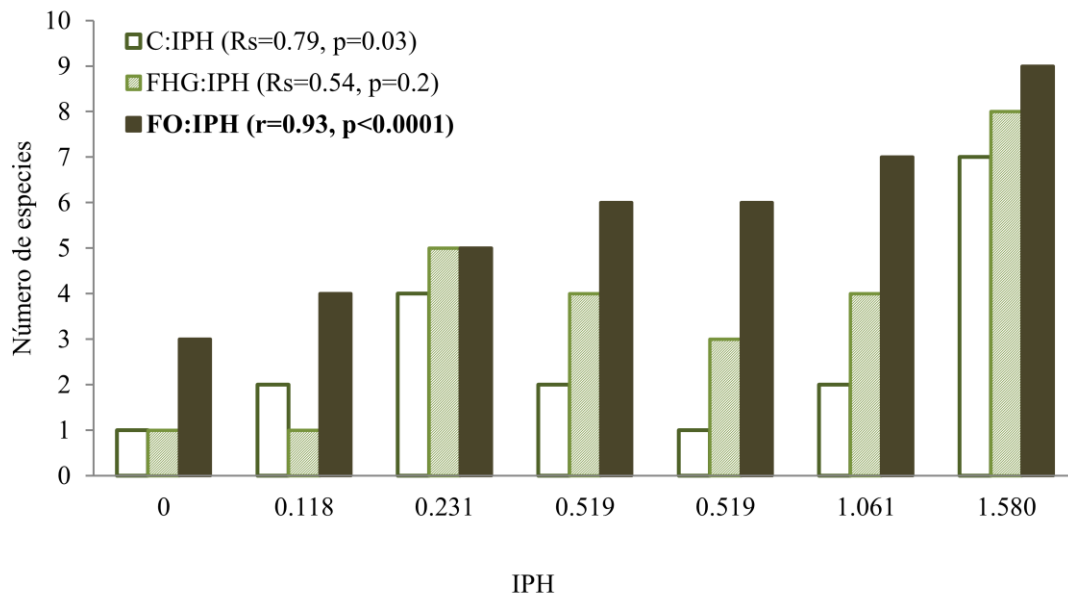


Figura 5. Número de especies por tipo de dieta y su relación con las variables IPH (superior) y LOG-ÁREA (inferior). Los tipos de dieta analizados fueron: especies carnívoras (C), frugívoros-omnívoros (FO) y frugívoros-herbívoros/granívoros (FHG). Únicamente la relación FO-IPH y la relación Ca-LOG-ÁREA fueron significativas al realizar el ajuste de Bonferroni ($p_{ajustada}=0.003$).

5.2.4. Análisis de la ocurrencia y la composición de especies

Análisis de clúster: éste agrupó a los fragmentos en tres grupos principales (Figura 6); el primer grupo formado por los fragmentos P2, P3 y NP1. En este grupo el índice de similitud de Jaccard (IJ) más alto fue en el nodo formado por P2-P3 (IJ: 0.625), con 10 especies en común. Al nodo P2-P3 se le unió el fragmento NP1 con el que comparte seis especies (IJ: 0.615). En el segundo grupo tenemos el nodo formado por los fragmentos P1-PNP (IJ: 0.548) los cuales comparten 17 especies. A éste nodo se le unió el fragmento NP2 (IJ: 0.547), éste fragmento comparte 12 especies con el sitio P1 y sus 17 especies con el PNP (Anexo II). Finalmente el tercer grupo está formado solo por el fragmento NP3 (IJ: 0.382), el cual comparte cinco de sus ocho especies con todos los fragmentos y las ocho con el PNP (Anexo II).

Análisis de correlación por Rangos de Spearman (Rs): las especies excluidas del análisis fueron cinco especies comunes a todos los sitios y siete que solo se encontraron en el PNP (Anexo II). Para las 19 especies restantes las correlaciones más sobresalientes se muestran en el Cuadro 6. Las variables mejor relacionadas con las TE de las especies fueron: LOG-ÁREA, IPH, DIS, y NE. En el análisis con las variables de calidad de hábitat, la variable EXO se correlacionó con dos especies (Cuadro 6), mientras que AB y HAB solo se correlacionaron con *Eira barbara* ($R_s=0.79$; $p<0.05$, Ajuste de Bonferroni: $p_{ajustada}= 0.0005$).

Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC). El análisis final fue realizado con las variables IPH y ÁREA. Esto debido a que las variables de NE y DIS no explicaron fuertemente el ordenamiento en la mayor parte de las especie. El primer eje del ACC explicó el 63.9% del ordenamiento en las especies, con una correlación entre especies-ambiente de 0.97. En la Figura 7, se muestra que el IPH genera un patrón de ordenamiento más asociado al primer componente, mientras que el ÁREA está más asociada al segundo componente. Las especies que se asociaron a los niveles más altos de IPH fueron *Sciurus deppei* y *Leopardus wiedii*, seguidas de *Galictis vittata* y *Nasua narica*. En los valores medios de IPH y de ÁREA estuvieron asociadas especies tales

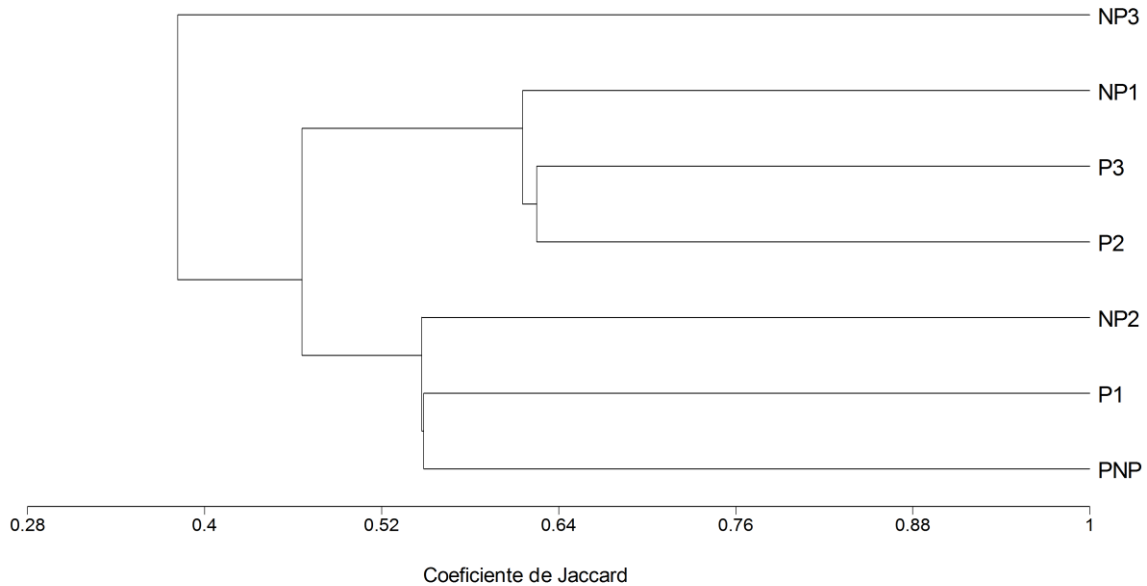


Figura 6. Análisis de clúster para determinar el grado de similitud entre sitios con base en sus especies que compartidas. Se calculó el coeficiente de similitud de Jaccard que relaciona el número de especies iguales presentes en ambos sitios y utiliza datos cualitativos (software MVSP 3.21). Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP), Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3).

Cuadro 6. Principales variables de influencia en la presencia de las especies^a.

Especies	LOG-ÁREA*	IPH*	DIS*	NE*	EXO***
<i>Chironectes minimus</i>	0.79		-0.79		
<i>Sciurus deppei</i>		0.79			-0.98
<i>Dasyprocta punctata</i>	0.79		-0.79		
<i>Dasyprocta mexicana</i>	0.86			0.81	
<i>Tamandua mexicana</i>	0.86			0.89**	
<i>Lontra longicaudis</i>	0.79		-0.79		
<i>Nasua narica</i>		0.87			
<i>Galictis vittata</i>		0.80			
<i>Potos flavus</i>				0.81	
<i>Leopardus wiedii</i>		0.79			-0.98

^a Solo se muestran las especies que tuvieron alguna correlación con las variables analizadas

Las variables presentadas son: logaritmo del área del fragmento (LOG-ÁREA), índice de protección del hábitat (IPH), distancia al PNP (DIS), número de especies por sitio (NE) y número de mamíferos exóticos (EXO)

Los niveles de significancia fueron: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, y ajuste de Bonferroni $p_{ajustada} = 0.0005$

como *Tamandua mexicana*, *Potos flavus*, *Dasyprocta mexicana* y *Conepatus semistriatus*. Por otro lado, las especies asociadas a los niveles bajos de IPH fueron: *Sylvilagus brasiliensis*, *Odocoileus virginianus* y *Cuniculus paca*. En cuanto al tamaño del fragmento, las especies relacionadas a los fragmentos de mayor tamaño fueron especies tales como *Dasyprocta punctata*, *Chironectes minimus* y *Lontra longicaudis*, seguidas de *Coendou mexicanus* y *Eira barbara* que también se relacionaron a los sitios grandes pero con un IPH intermedio. Finalmente, las especies asociadas a fragmentos pequeños fueron: *Caluromys derbianus*, *Procyon lotor* y *Urocyon cinereoargenteus*.

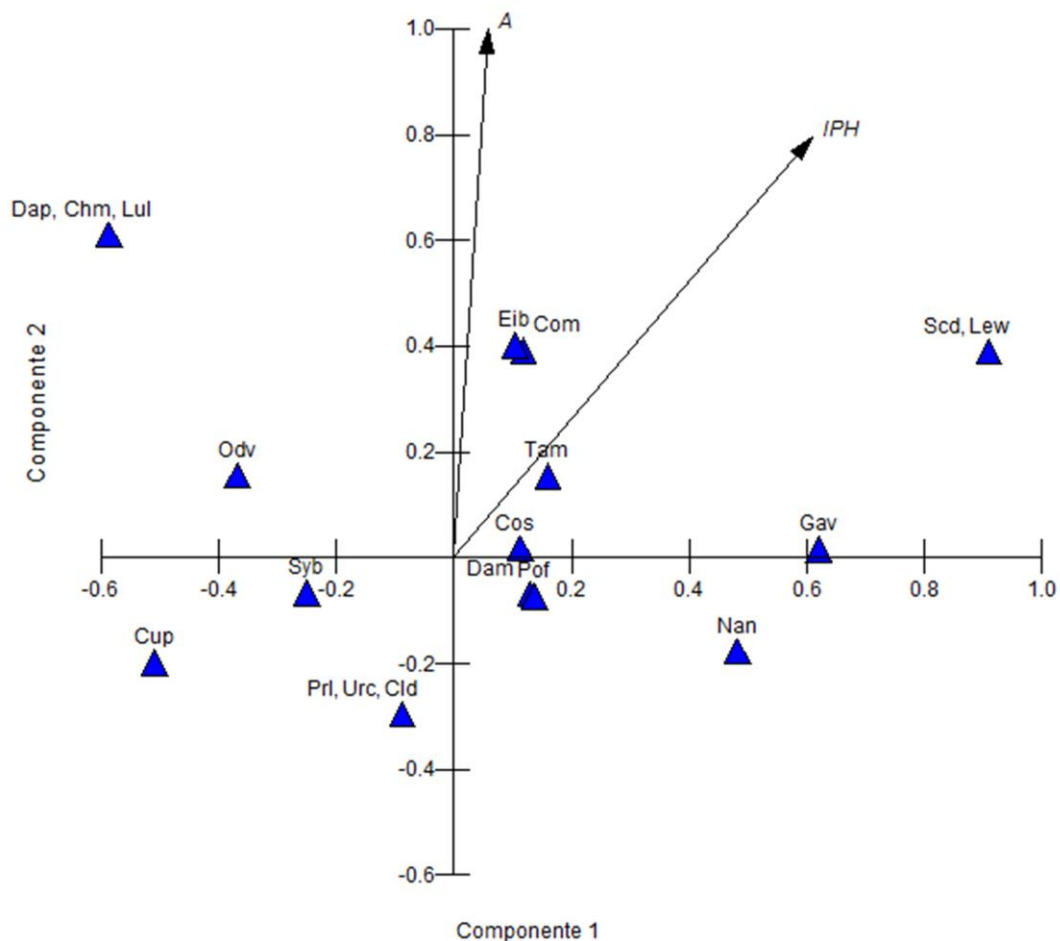


Figura 7. Gráfico bi-espacial resultado del análisis de correspondencias canónicas (ACC) utilizando la matriz de ocurrencia de especies y de los factores ambientales y del fragmento. El primer eje del ACC explica el 63.9% de la variación en los datos, con una correlación entre especies y ambiente de 0.97. Se muestran a las variables ambientales como vectores con dirección. Índice de protección de hábitat (IPH) y área del sitio (A). Y a las especies como triángulos: *Chironectes minimus* (Chm), *Lontra longicaudis* (Lul), *Dasyprocta punctata* (Dap), *Tamandua mexicana* (Tam), *Leopardus wiedii* (Lew), *Sciurus deppei* (Scd), *Dasyprocta mexicana* (Dam), *Odocoileus virginianus* (Odv), *Potos flavus* (Pof), *Eira barbara* (Eib), *Coendou mexicanus* (Com), *Galictis vittata* (Gav), *Sylvilagus brasiliensis* (Syb), *Nasua narica* (Nan), *Caluromys derbianus* (Cld), *Procyon lotor* (Prl), *Urocyon cinereoargenteus* (Urc), *Conepatus semistriatus* (Cos), *Agouti paca* (Cup).

5.3. Factores de influencia en las tasas de encuentro de mamíferos detectados visualmente

Todas las especies detectadas visualmente en este trabajo fueron de talla menor a 10 kg. El mayor número de especies perteneció al orden de Rodentia (cinco), seguido de Carnivora (cuatro), Didelphimorphia (tres), Lagomorpha, Cingulata y Primates (uno). De las 15 especies detectadas visualmente siete fueron comunes (i. g. *Caluromys derbianus*, *Didelphis spp.*, *Philander opossum*, *Sciurus aureogaster*, *Alouatta pigra*, *Dasybus novemcinctus* y *Urocyon cinereoargenteus*). La tasa de encuentro total (TET) más alta fue registrada en el sitio P3, seguido del sitio NP3 y P2, mientras que la TET más baja fue registrada en el sitio NP1 (Cuadro 7).

En la prueba de correlación se obtuvo que el IPH tiene una fuerte correlación positiva con *Sciurus deppei*, *Potos flavus*, *Procyon lotor* y negativa con *Didelphis spp.* La variable de ÁREA no se relacionó significativamente con alguna especie, aunque fue marginalmente significativa con *Dasyprocta mexicana*. En cuanto a las variables de calidad del hábitat, EXO se correlacionó positivamente con *Philander opossum* y *Didelphis spp.*, y negativamente con *Procyon lotor*. Por otro lado, *Urocyon cinereoargenteus* se correlacionó positivamente con HAB y BAS. La variable DIS no tuvo correlación con ninguna de las especies (Cuadro 8). En el segundo análisis, se encontró que NE se relacionó positivamente con las TE de *Sciurus deppei*, *Potos flavus* y *Dasyprocta mexicana*; y la variable CA se relacionó negativamente con la TE de *Dasyprocta mexicana* (Cuadro 8).

En el ACC final solo se incluyeron las variables IPH y EXO ya que el número de especies por sitio no ejerció una influencia importante en el ordenamiento de las especies. El primer eje del ACC explicó el 55.5 % de la variación en el ordenamiento de las especies, la correlación especies-ambiente fue de 0.96. El coeficiente más alto fue para IPH (-1.9), seguido de EXO (-1.18). En el gráfico del ACC (Figura 8) se observa que las variables IPH y EXO generaron un patrón opuesto de ordenamiento, en otras palabras, los sitios con puntajes altos de IPH tienen menor número de mamíferos exóticos, lo que puede ser explicado por la alta correlación entre estas variables (IPH-EXO, $R_s = -0.80$, $p < 0.05$).

Cuadro 7. Especies detectadas visualmente durante los trayectos de muestreo en los siete fragmentos y el Parque Nacional Palenque. Tasas de encuentro estandarizadas a 10 km de recorrido (TE).

Especies	Dieta	Peso	TE (individuos registrados/10 km)							TE total
			PNP	P1	P2	P3	NP1	NP2	NP3	
<i>Didelphis spp.</i>	FO	1-6	1.71	3.85	6.92	4.82	4.17	11.98	16.67	50.11
<i>Philander opossum</i>	FO	0.4	0.68	1.92	3.85	3.61	4.17	3.65	2.08	19.96
<i>Caluromys derbianus</i>	FO	1.3	1.37	1.28	3.08	8.43	1.04	0.52	0.00	15.73
<i>Sciurus deppei</i>	Gr	0.2	2.05	0.64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.70
<i>Sciurus aureogaster</i>	Gr	0.4	5.82	8.33	13.08	18.07	8.33	5.73	18.75	78.12
<i>Coendou mexicanus</i>	FH	2-5	0.00	0.00	2.31	0.00	0.00	0.00	0.00	2.31
<i>Cuniculus paca</i>	FHG	8.2	0.00	0.00	0.00	2.41	0.00	0.52	2.08	5.01
<i>Dasyprocta mexicana</i>	FHG	2-5	0.68	3.85	0.00	0.00	0.00	1.56	0.00	6.09
<i>Potos flavus</i>	FO	2.4	5.48	1.28	4.62	0.00	0.00	0.52	0.00	11.90
<i>Procyon lotor</i>	FO	8.8	0.34	0.64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.98
<i>Conepatus semistriatus</i>	FO	1.7	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17	4.51
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	CO	3-4	0.00	1.92	0.77	0.00	0.00	0.00	0.00	2.69
<i>Dasybus novemcinctus</i>	IO	3.5	0.00	0.64	0.00	1.20	1.04	0.00	0.00	2.89
<i>Alouatta pigra</i>	FH	6.5	2.74	0.64	6.15	28.92	0.00	0.00	2.08	40.53
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	HP	1	0.68	0.64	0.00	0.00	0.00	0.00	2.08	3.41
Número de especies detectadas			11	12	8	7	5	7	7	
Total			10.96	14.10	23.08	59.04	10.42	6.77	25.00	

Se agregó la información sobre peso promedio o rango (según lo encontrado en la literatura: Eisenberg & Thorington (1973), Coates-Estrada & Estrada (1986), Eisenberg & Redford (1999)).

Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3).

Dieta. Carnívoros (C), frugívoros-omnívoros (FO), frugívoros-herbívoros/granívoros (FHG), frugívoros-herbívoros (FH), insectívoro-omnívoros (IO), granívoro (Gr) y herbívoro-principalmente pasto (HP).

Cuadro 8. Principales variables de influencia en los cambios en las tasas de encuentro de los mamíferos detectados visualmente.

Especies	Dieta	Hab	IPH	ÁREA	EXO	NE	CA
<i>Didelphis spp.</i>	FO	Sc	-0.77*	-0.53	0.80*	-0.53	0.0
<i>Philander opossum</i>	FO	Sc	-0.57	-0.50	0.80*	-0.6	0.16
<i>Caluromys derbianus</i> ‡	FO	Ar	0.66	0.28	-0.17	0.28	0.32
<i>Sciurus deppei</i>	Gr	Ar	0.80*	0.66	-1.0	0.75*	-0.20
<i>Sciurus aureogaster</i>	Gr	Ar	-0.3	-0.71	0.35	-0.62	0.47
<i>Cuniculus paca</i>	FHG	Te	-0.42	-0.21	0.51	-0.29	0.09
<i>Dasyprocta mexicana</i> ‡	FHG	Te	0.51	0.74	-0.63	0.78*	-0.87*
<i>Potos flavus</i>	FO	Ar	0.78*	0.66	-0.69	0.78*	-0.16
<i>Procyon lotor</i> ‡	FO	Sc	0.76*	0.57	-0.94***	0.68	-0.39
<i>Conepatus semistriatus</i> ‡	FO	Te	-0.13	-0.13	-0.27	-0.05	0.39
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	CO	Te	0.42	0.04	-0.27	0.21	-0.39
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	IO	Te	0.0	-0.17	0.14	-0.29	0.09
<i>Alouatta pigra</i> ‡	FH	Ar	0.4	0.00	-0.04	0.06	0.56
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	HZ	Te	0.07	-0.01	-0.54	0.12	0.09

Índice de protección del hábitat (IPH), tamaño del fragmento (ÁREA), número de mamíferos exóticos (EXO), número de especies de mamíferos (NE) y presencia de cacería (CA).

Tipo de hábito (Hab): Arborícola (Ar), Terrestre (Te) y Escansoriales (Sc) obtenidos de Medellín (1994).

‡ Especies consideradas en alguna categoría de riesgo: *D. mexicana*, en peligro crítico en UICN 2013; y las especies incluidas en la NOM-059 son: *C. semistriatus*, peligro de extinción; *C. derbianus*, Amenazada; *P. lotor*, protección especial; *A. pigra*, peligro de extinción.

La significancia fue: * p<0.05; **p=0.01; ***p<0.001; a p=0.01; b p= 0.05-0.08. Ajuste de Bonferroni p =0.0003, las correlaciones no serían significativas

Las especies más asociadas a los fragmentos con los valores altos de IPH fueron *Sciurus deppei* y *Procyon lotor*, un poco por debajo de estas se ubicaron especies tales como *Caluromys derbianus*, *Potos flavus*, *Alouatta pigra*, *Dasyprocta mexicana* y *Urocyon cinereoargenteus*. Las máximas TE de *Didelphis spp.*, *Cuniculus paca* y *Sylvilagus brasiliensis* estuvieron asociadas a valores de IPH por debajo de la media. La especie más asociada a los sitios con el menor valor de IPH y el mayor valor de EXO fue *Conepatus semistriatus*, mientras que las especies *Sciurus aureogaster*, *Philander opossum* y *Dasyppus novemcinctus* estuvieron asociadas a los fragmentos con valores medios de IPH y EXO, por lo que tienen una probabilidad alta de encontrarse en cualquiera de los sitios.

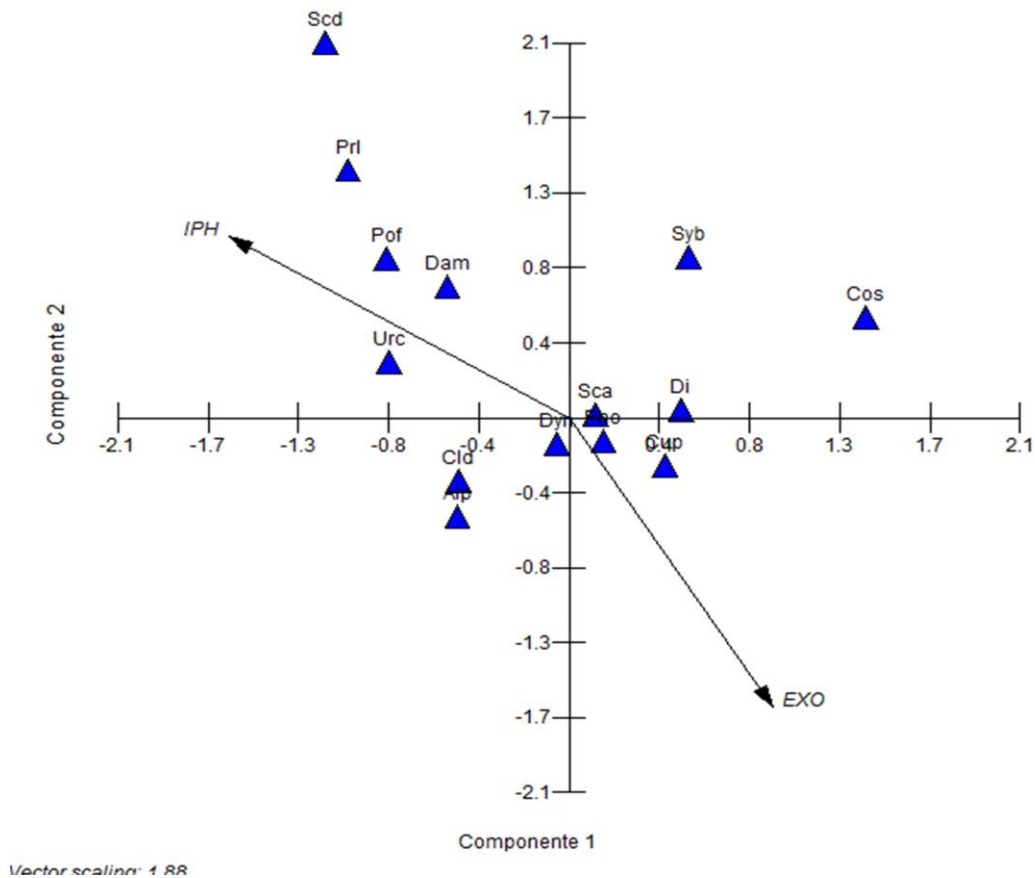


Figura 8. Gráfico bi-espacial del Análisis de Correspondencias Canónicas de las tasas de encuentro (TE) de 14 especies de mamíferos contra las variables ambientales de mayor influencia en ellas. Las variables de índice de protección del hábitat (IPH) y número de especies de mamíferos exóticos en los sitios (EXO) se muestran como vectores con dirección y las especies en triángulos: *Sciurus deppei* (Scd), *Dasyprocta mexicana* (Dam), *Potos flavus* (Pof), *Sylvilagus brasiliensis* (Syb), *Nasua narica* (Nan), *Caluromys derbianus* (Cld), *Procyon lotor* (Prl), *Urocyon cinereoargenteus* (Urc), *Conepatus semistriatus* (Cos), *Agouti paca* (Cup), *Sciurus aureogaster* (Sca), *Didelphis spp.* (Di), *Philander opossum* (Pho), *Dasyppus novemcinctus* (Dyn), *Alouatta pigra* (Alp).

6. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo mostraron que los principales factores de influencia en la comunidad de mamíferos fueron la protección del hábitat, el tamaño del fragmento y el número de mamíferos exóticos. Se comprobó la relación positiva entre la protección del hábitat y la calidad del mismo, por otro lado se encontró que el tamaño del fragmento junto con la protección del hábitat influyeron en la estructura del hábitat (i.e. área basal de árboles) dentro de los fragmentos. En segundo lugar, se corroboró que el tamaño del fragmento tiene un papel primordial en la disminución del número de especies totales y en la composición de especies. Paralelamente, la protección del hábitat fue un factor de influencia en el número de especies, particularmente se relacionó con el incremento en el número de las especies del orden Carnivora y con la ocurrencia de las especies sensibles a las perturbaciones. Finalmente se demostró la asociación entre la protección del hábitat y las tasas de encuentro de varias especies (e. g. especialistas y poco comunes), mientras que el tamaño del fragmento no tuvo influencia en éstos patrones. Por otra parte, se observó que los cambios en la comunidad de mamíferos también pueden deberse a las características biológicas de cada especie, ya que las especies presentaron tolerancias diferenciales a las perturbaciones, a la protección y a la pérdida del hábitat (i.e. tamaño del fragmento). En las siguientes líneas se discute cada punto y cómo los factores predictivos se relacionaron con las variables de respuesta analizadas.

Consideraciones sobre los análisis estadísticos

En esta sección se plantean algunas restricciones que deben tenerse en cuenta sobre la interpretación de los análisis estadísticos. Como se mencionó anteriormente, se utilizaron dos tipos principales de pruebas estadísticas, la correlación y el escalamiento multidimensional. La primera de estas puede incrementar las probabilidades de cometer el error de tipo I (aceptar una correlación significativa cuando no lo es) al analizar múltiples variables predictivas, lo cual se resolvió con el uso del ajuste de Bonferroni que ajusta el

nivel de significación en relación al número de pruebas estadísticas realizadas simultáneamente; así mismo se utilizó el del escalamiento multidimensional (análisis de componentes principales) como segunda prueba de análisis. A pesar de las bondades de los análisis multidimensionales con respecto al número y al tipo de variables que se pueden utilizar, estos análisis presentar problemas cuando los datos no concuerdan con el supuesto unimodal o cuando no se cuenta con la curva completa de datos (Peck 2010). Es decir que, cuando se tienen muy pocos datos, o bien las frecuencias o abundancias de las especies son ceros absolutos, los promedios ponderados que el análisis obtiene pueden verse modificados (Peck 2010). Esto produce que los extremos del primer eje se acorten en relación a la parte media del mismo, por consiguiente la distancia de separación en la ordenación de los datos no lleva un significado consistente en términos de las diferencias implícitas de las unidades de muestreo, lo que hace difícil la interpretación de las especies en zona media del eje, con esto no es posible determinar si las especies ubicadas al centro del grafico se encuentran en el sitio óptimo para su abundancia (o presencia) o más bien no son afectadas por las variables ambientales (Peck 2010). Finalmente, el segundo eje puede reflejar una distorsión cuadrática del primer eje, en lugar de ser un segundo gradiente de información (Peck 2010). Debido a lo anterior, es claro que es difícil analizar con este tipo de pruebas a los grupos que presenten un gran número de especies raras, lo cual es consistente con este trabajo. En algunos casos se omitió del análisis a las especies que solo se encontraron en un sitio, sin embargo es posible que aún se presenten muchos ceros absolutos dentro de las matrices analizadas.

6.1. Protección del hábitat y variables estimadas en los fragmentos

El tamaño del área fue un factor determinante en la implementación de prácticas de protección. Se observó que los fragmentos de mayor tamaño, en contraste con los pequeños, contaban con algún tipo de protección, presentaban un plan de manejo y vigilancia frecuente (Anexo II). Esto es una práctica común ya que a los fragmentos pequeños pueden degradarse rápidamente y constituir una trampa ecológica para varias especies, por lo que no se les suele considerar en los esquemas de protección (Battin 2004;

Zuidema et al. 2009). No obstante, los fragmentos pequeños pueden contribuir al mantenimiento de la diversidad vegetal y en el mejoramiento de los paisajes fragmentados (Arroyo-Rodríguez et al. 2009). Este tipo de fragmentos pueden ayudar a incrementar la conectividad en el paisaje y proporcionar un hábitat para especies nativas tanto plantas como animales (Fischer & Lindenmayer 2002; Arroyo-Rodríguez et al. 2009), adicionalmente pueden generar servicios ecosistémicos como la polinización y la dispersión de semillas (Asquith & Mejía-Chang 2005; Bodin et al. 2006).

En cuanto a la calidad del hábitat se encontró que la protección del hábitat, específicamente el incremento en el IPH se relacionó directamente con el aumento en la calidad del hábitat. En otras palabras, se observó que los fragmentos con valores bajos de IPH estuvieron asociados a dos variables indicadoras de degradación del hábitat (e. i. presencia de ganado vacuno e incremento del número de mamíferos exóticos; Gurevitch & Padilla 2004, Rickart et al. 2011). Con base en lo anterior, la presencia de medidas de protección evitar la presencia de especies nocivas al hábitat y podría favorecer una mejor calidad en los recursos. En cuanto a la estructura del hábitat, se encontró que el incremento en el IPH y en el tamaño del fragmento fueron factores relacionados con una estructura vegetal más compleja. Es decir, estas dos variables se relacionaron directamente con el incremento en el área basal total, por otro lado, se observó que éste incremento fue debido a la presencia de una mayor cantidad de árboles grandes ($dap \geq 200$ cm) dentro de los fragmentos estudiados. Patrones similares han sido atribuidos a al incremento en el tamaño del fragmento (Juan-Solano et al. 2001; Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2003), lo cual coincide con el presente trabajo. La relación entre el IPH, el tamaño del fragmento y la estructura de la vegetación (i.e. área basal de árboles) puede ser explicada porque la disminución en el tamaño del fragmento y la presencia de factores nocivos en su interior perjudican la sobrevivencia de árboles grandes, especialmente de las especies primarias (Laurance et al. 1998; Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2003), lo que ocasiona cambios fuertes en la estructura del hábitat (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2007).

6.2. Factores de influencia en el número y la composición de mamíferos silvestres en los sitios de estudio

El tamaño del fragmento fue el principal predictor del número total de especies y de la ocurrencia de las especies de mayor talla (Chiarello 1999; Kelt 2000; Peres 2001; Michalski & Peres 2005; Michalski & Peres 2007; Sampaio et al. 2010). En concordancia con la teoría de biogeografía de islas (McArthur & Wilson 1967) el número de especies se redujo con la disminución en el tamaño del fragmento (Figura 3). Los resultados mostraron que después del PNP, los sitios más grandes (NP2 y P1) tuvieron el mayor número de especies, seguido de los sitios medianos (P3 y P2) y los pequeños (NP1 y NP3) (Figura 1). La distancia de aislamiento al PNP no tuvo relación con el número de especies.

La distribución de las especies fue parcialmente anidada (Hanski 1994), es decir, las especies presentes en los fragmentos pequeños fueron subconjuntos de las especies registradas en los fragmentos más grandes (Figura 4). Este patrón puede ser debido a que el riesgo de extinción de las especies se incrementa con la degradación ambiental a causa de la pérdida de hábitat (Chiarello 1999). Las especies que no presentaron una distribución parchada fueron las asociadas a la vegetación secundaria (i. e. *Eira barbara* y *Coendou mexicanus*) y las especies tolerantes a la perturbación, tales como *Cuniculus paca*, *Sylvilagus brasiliensis* y *Conepatus semistriatus*. Estas tres últimas especies no estuvieron restringidas por el tamaño o el nivel de protección de los fragmentos (Chiarello 1999; Urquiza-Haas et al. 2009). Como lo reportado por otros autores, los mamíferos grandes tales como *Pecari tajacu*, *Leopardus pardalis*, *Mazama americana* (>10kg) y *Ateles geoffroyi* (5-9 kg) fueron las especies más afectadas por el tamaño del fragmento (Estrada et al. 1994, Chiarello 1999, Laidlaw 2000, Urquiza-Haas et al. 2011, Garmendia et al. 2013 en prensa); y junto con *Cyclopes didactylus* y *Bassariscus sumichrasti* fueron altamente sensibles a la extinción local y solo se registraron en el PNP. Así, se puede considerar que estas especies son particularmente vulnerables a la pérdida de hábitat. Por otro parte, el coyote (*Canis latrans*) es especie de talla grande, es ampliamente tolerante a la perturbación del hábitat (Cuarón 2000) y su presencia suele ser favorecida por las zonas abiertas adyacentes al bosque tropical (Medellín & Equihua 1998), no obstante es sensible a la fragmentación y al aislamiento (Crooks 2002); a pesar de esto solo fue registrada en el PNP. Ésta especie

tiende a encontrarse en zonas de pastizales inducidos, sin embargo prefiere las zonas abiertas cercanas a la vegetación nativa más que las cercanas a centros humanos; así mismo se ha observado que puede alterar sus actividades para evadir la presencia humana (Cuarón 2000; Randa & Yunger 2006; George & Crooks 2006). En coincidencia con lo anterior es probable que el coyote no frecuente sitios muy alejados del PNP, debido a la presencia de ganaderos y campesinos en los alrededores de los fragmentos estudiados.

Aunque el tamaño del fragmento fue el mejor predictor del número de especies, no fue el único factor de influencia (Laidlaw 2000; Peres 2001; Michalski & Peres 2005; Urquiza-Haas et al. 2011). Los análisis mostraron que el IPH tuvo una fuerte relación con el número de especies total (Figura 4), lo que coincide con Caro (1999) y Carrillo et al. (2000). Ellos encontraron que las diferencias en el nivel de protección, el esquema de conservación y el reforzamiento de las políticas de conservación (e.g. la presencia de guardias) son causa indirecta de la pérdida de mamíferos. Por otro lado, la presencia de un mayor número de mamíferos exóticos también tuvo un impacto negativo en el número total de especies. Esto pudo deberse a la asociación entre las especies exóticas y la degradación severa del hábitat (Rickart et al. 2011), así como a la presión adicional que las especies domesticas generan sobre los mamíferos nativos (Gurevitch & Padilla 2004; Didham et al. 2007).

El incremento en el índice de protección del hábitat favoreció principalmente a las especies con dieta frugívora-omnívora y a las de hábitos escansoriales o arborícolas. El número de especies del orden Carnivora fue el más relacionado con los valores altos del IPH, lo que puede estar asociado a que una gran parte de las especies Carnivora registradas en este trabajo fueron frugívoras y con hábitos escansoriales o arborícolas. El número más alto de carnívoros fue encontrado en los fragmentos con mayor proporción de vegetación primaria (PNP, P1, P3). Esto puede ser explicado por qué la vegetación primaria, en comparación a la vegetación secundaria, provee mayor cobertura del dosel, una estructura vegetal más compleja y mayor cantidad de árboles grandes (Urquiza-Haas et al. 2007). En contraste, los fragmentos con escasa protección estuvieron compuestos principalmente por vegetación secundaria, lo que puede restringir la movilidad y colonización por parte de mamíferos arborícolas y escansoriales que están fuertemente asociados a estructuras complejas de vegetación (Urquiza-Haas et al. 2009). Adicionalmente, la vegetación

secundaria puede perjudicar la ocurrencia de especies frugívoras y depredadoras que tienen necesidades energéticas altas (Woodroffe & Ginsberg 1998; Chiarello 1999). La relación entre los carnívoros y la protección del hábitat coincide con la alta sensibilidad de este grupo hacia las actividades humanas (Michalski & Peres 2005; Urquiza-Haas et al. 2009), siendo en algunos casos, los encuentros con humanos, los factores principales de extinción de sus poblaciones (Woodroffe & Ginsberg 1998). Las especies más favorecidas por el incremento en el IPH fueron *Sciurus deppei*, *Leopardus wiedii* y *Galictis vittata* (Figura 7 y 8). En el caso de Rodentia y Didelphimorphia, el tamaño del fragmento fue el principal predictor del número de especies, las especies más sensibles al tamaño del fragmento fueron las especies arborícolas y especialistas de estos taxones.

Una observación importante fueron los fragmentos P1 y NP2, éstos no correspondieron a los patrones generales de especies-área y especies-IPH encontrados en los análisis; ambos fragmentos tuvieron el mismo número de especies (17 especies) a pesar de diferir fuertemente en tamaño y valor de IPH. Según lo esperado por la relación especies-área, el fragmento de mayor tamaño NP2 (115 ha) debió tener un número superior de especies en comparación al fragmento P1 (46 ha). Esta incongruencia puede ser debida a que el fragmento P2 presentó características de protección que le generaron un valor más alto de IPH (1.06), en comparación al fragmento NP2 (IPH= 0.23), lo que pudo favorecer la presencia de algunas especies. En contraste a lo anterior, la ocurrencia de tres especies registradas en el fragmento NP2 y que no fueron detectadas en el P2 estuvo fuertemente correlacionada con la distancia al PNP (Cuadro 2). En conclusión, es posible que el alto número de especies en el sitio NP2 se deba en mayor medida a su cercanía (0.8 km) y conexión (cerca viva) al PNP, más que a su tamaño. Finalmente, la distancia al PNP no influyó en el número de especies por sitio, sin embargo, la cercanía al bosque maduro es un factor importante para la presencia de algunas especies raras, tal como *Chironectes minimus*, y otras especialistas como *Lontra longicaudis* y *Tamandua mexicana*.

6.3. Factores de influencia en las tasas de encuentro de mamíferos detectados visualmente

El índice de protección del hábitat fue la variable de mayor peso en las tasas de encuentro (TE) de las especies detectadas. Esto coincide con trabajos los cuales atribuyen los cambios en las densidades y en las TE de mamíferos a las diferencias en el tipo de protección y a las actividades permitidas en el interior de las reservas (Caro 1999; Carrillo et al. 2000). Contrario a lo esperado, el tamaño del fragmento no se relacionó con la TE de ninguna especie (Chiarello 1999; Michalski & Peres 2007; Urquiza-Haas et al. 2011).

No se encontró un patrón general en las TE de las especies, cada especie presentó una respuesta diferente a la perturbación (Chiarello 1999; Sampaio et al. 2010; Rickart et al. 2011). Una muestra de ello son dos especies (*Sciurus deppei*, *Potos flavus*) que tuvieron su máxima TE asociada a valores altos de IPH y a un bajo número de mamíferos exóticos, mientras que algunas de las especies consideradas generalistas se asociaron a valores intermedios de IPH (Cuadro 7 y Figura 8). Estas respuestas probablemente se deben a los rasgos biológicos de cada especie, ya que algunas pueden volverse temerosas y escurridizas a la presencia humana (Kinnaird et al. 2003), mientras que otras pueden beneficiarse de ella y aprovechar los recursos resultantes de las actividades humanas (Vieira et al. 2009).

Otro factor de influencia en las TE de las especies fue el número de mamíferos exóticos. Es probable que esta relación sea consecuencia de la fuerte correlación entre el IPH y el número de mamíferos exóticos ($R_s = -0.80$, $p < 0.05$). Adicionalmente, las especies exóticas pueden exacerbar la degradación del hábitat (Gurevitch & Padilla 2004) y reducir las poblaciones de especies nativas a través de competencia y depredación (Mooney & Cleland 2001; Gurevitch & Padilla 2004; Didham et al. 2007). Finalmente, la cacería, a pesar de ser un fuerte reductor de las abundancias de varios mamíferos (Chiarello 1999; Naranjo et al. 2004; Naranjo & Bodmer 2007; Naranjo 2008; Urquiza-Haas et al. 2011) en este trabajo solo se relacionó con la TE de *Dasyprocta mexicana*. No obstante, es difícil descartar el efecto de la cacería sobre otras especies ya que no se obtuvo información sobre la intensidad de caza en los fragmentos y las TE de todas las especies registradas.

Los resultados de este punto son preliminares y es necesario realizar estudios más amplios y a largo plazo para poder realizar una mejor evaluación de las comunidades de mamíferos, ya que solo fue posible obtener las TE para especies menores a 10 kg y en un periodo de tiempo corto que no ayuda a descartar las variaciones estacionales.

6.4. Rasgos biológicos de los mamíferos estudiados y la protección del hábitat

Las especies mejor asociadas al incremento de la protección fueron aquellas que tienen mayor dependencia de la estructura de la vegetación, las que habitan en bajas densidades y las que son sensibles a la presencia humana. Estas especies fueron *Galictis vittata* (Arita et al. 1990, Ceballos & Navarro 1991, Yensen & Tarifa 2003), *Leopardus wiedii* (Bisbal 1993, de Oliveira 1994), *Sciurus deppei* (Reid 1997, Waters 2000, Witt 2000) y *Potos flavus*. En el caso de ésta última, fueron sus TE más que su ocurrencia, las que se relacionaron con los sitios más protegidos. Esto pudo ser debido a que es una especie tolerante a la vegetación secundaria (Urquiza-Haas et al. 2009), pero estrictamente arborícola, además de ser una especie frugívora con necesidades energéticas altas (Julien-Laferrrière 1999). Otras especies favorecidas por la protección del hábitat y que ocurrieron en casi todos fragmentos fueron *Caluromys derbianus* y *Procyon lotor*. Estas especies fueron relativamente comunes (presentes en seis de los siete sitios), aunque sus altas TE fueron registradas en los sitios con los valores más altos de IPH y no ocurrieron en el fragmento con menor índice de protección. Estos resultados concuerdan con que *C. derbianus* es una especie de distribución restringida y que habita en bajas densidades (Dobson & Yu 1993), puede tolerar la vegetación secundaria pero no los sitios muy degradados (Estrada et al. 1994, Cuarón 2000). En el caso de *P. lotor*, que es una especie adaptable y tolerante a las perturbaciones (Prange et al. 2004, Randa & Yunker 2006), su detección visual fue escasa y solo fue avistada en los sitios con mayor protección. Esto puede ser indicativo de sus bajas densidades y probablemente son debidas a la naturaleza rural del área de estudio (Prange et al. 2004) y a presiones adicionales en los fragmentos más perturbados. Es decir, la presencia de un mayor número de mamíferos exóticos y los bajos valores de IPH dentro de los sitios más perturbados puede afectar la ocurrencia de *P. lotor*. Un factor más de

influencia en las TE de *P. lotor* puede ser las altas TE de *Didelphis spp.* (alta correlación negativa en las TE de *Didelphis spp.* y *P. lotor*). Esta correlación puede ser a causa de la sobreposición de sus hábitos (i.e. son meso-depredadores, consumen recursos y presas similares), lo que propicia competencia entre estas especies (Ladine 2002) y en sitios donde la competencia es mayor puede generarse reparto de tiempo en el uso del hábitat disponible (Ladine 1995). Esto podría explicar los escasos registros visuales de *P. lotor* en los fragmentos más degradados donde se detectaron altas TE de *Didelphis spp.*

Las especies más tolerantes a la disminución de la protección y a la pérdida de hábitat en los fragmentos fueron las especies generalistas, las de amplia distribución y las tolerantes a las modificaciones del hábitat, tales como *Sciurus aureogaster* (Ramos-Lara & Cervantes 2011; Hidalgo-Mihart et al. 2012), *Dasyopus novemcinctus* (McBee & Baker 1982) y los didélfidos, *Didelphis spp.* y *Philander oposum* que obtuvieron TE altas en los sitios con menor IPH. Estos didélfidos, son muy tolerantes a la degradación y a las perturbaciones en el hábitat, son capaces de moverse entre fragmentos y de habitar en fragmentos pequeños o en plantaciones agrícolas (Sunquist et al. 1987; Estrada et al. 1994; Pires et al. 2002; Daily et al. 2003; Michalski & Peres 2007). El género *Didelphis spp.* obtuvo las TE más altas en los sitios más degradados, éste género incluye algunas de las especies más generalistas y versátiles entre los mamíferos tropicales (da Fonseca & Robinson 1990), así mismo es dominante en los fragmentos pequeños y con vegetación secundaria por lo que afecta negativamente a otras especies pequeñas (da Fonseca & Robinson 1990). Finalmente, otra de las especies comunes a todos los sitios fue *Alouatta pigra*, aunque sus TE altas estuvieron asociadas a los sitios protegidos y con valores de IPH por encima de la media. Esta especie depende de la calidad del hábitat y de los árboles grandes (Arroyo-Rodríguez et al. 2007), sin embargo fue posible encontrarla en fragmentos pequeños y degradados, lo que puede deberse a sus similitudes con *A. palliata* (Estrada et al. 2002). El mono aullador de manto (*A. palliata*) es capaz de colonizar fragmentos vacíos, presenta plasticidad en su dieta, tiene una alta tasa reproductiva y pocos problemas genéticos por el entrecruzamiento, por lo que es capaz de prosperar en fragmentos pequeños (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2003).

6.4.1. Importancia de los mamíferos en los fragmentos

Una de las características que hace a los mamíferos un grupo importante para la conservación es que los cambios en sus comunidades pueden afectar el ecosistema donde habitan. Para ejemplificar esto, se puede hablar de las especies como roedores y frugívoros medianos, éstas pueden intervenir en la regeneración natural de los fragmentos (Da Fonseca y Robinson 1990, Terborgh 1992, Laurance 1994, Cuarón 2000a) y son capaces de determinar la distribución, la diversidad y la sobrevivencia de árboles tropicales (Dirzo & Miranda 1991, Medellín 1994b, Beck-king et al. 1999, Asquith et al. 1999, Carrillo et al. 2000, Wright et al. 2000). Se ha observado que en los sitios con abundancias altas de mamíferos una mayor cantidad de semillas son dispersadas (Wright et al. 2000) y de manera contraria, en sitios donde se han extinguido varias especies de mamíferos grandes las repercusiones en la composición, la estructura y la regeneración potencial de la vegetación son profundas (Dirzo & Miranda 1991; Carrillo et al. 2000).

Algunas de las especies encontradas en los fragmentos estudiados son también importantes para la regeneración de la selva. Tal es el caso de *Alouatta pigra* y *Potos flavus* que son valiosos dispersores de semillas al interior del bosque maduro, estas ayudan a la regeneración de claros y el reclutamiento de especies de vegetación primaria (Medellín 1994b). En el caso de la regeneración en los fragmentos y en zonas abiertas, especies como *Caluromys derbianus*, *Philander opossum* y *Didelphis spp.* son destacadas dispersoras de especies arbóreas de rápido crecimiento, tal como *Cecropia spp.* (Medellín 1994b). En el caso de *Dasyprocta mexicana* y *Cuniculus paca* que fueron detectadas tanto en el bosque maduro como en los fragmentos, son especies que consumen frutos que caen del dosel, por lo que también pueden contribuir a la dispersión de semillas, especialmente las de tamaño mediano (Smythe 1978; Medellín & Equihua 1998; Asquith et al. 1999). En conclusión, varias de las especies detectadas en éste trabajo son importantes para la conservación del hábitat en los fragmentos.

6.5. Mamíferos en el parque nacional palenque (PNP)

El PNP es un sitios que presenta un gran potencial para la conservación de mamíferos tropicales. En comparación con otras grandes reservas en el estado de Chiapas, tiene una riqueza alta (31 especies) de mamíferos medianos y grandes, ubicándose detrás de la reserva de Montes Azules y NaHa (36 y 37 especies respectivamente; Medellín 1994a, Medellín & Equihua 1998, INE 1996), y por arriba de sitios como Yaxchilán (23 especies; Escobedo et al. 2005)(Anexo III). En cuanto a la riqueza total de mamíferos, en el PNP se han registrado al menos a 97 especies, las cuales incluyen siete especies de roedores pequeños (<400gr), una especie de musaraña (Horváth et al. 2008), 58 especies de murciélagos (Horváth et al. 2008, Hidalgo-Mihart et al. 2009, Avila-Torresagatón et al. 2012) y las 31 especies de mamíferos medianos y grandes reportadas en el presente trabajo y en los anteriores (Horváth et al. 2008, García del Valle et al. 2010). Este número de especies aún podría incrementarse al realizar estudios a largo plazo (Horváth et al. 2008, Avila-Torresagatón et al. 2012). Con base en lo anterior y junto con la ubicación geográfica del PNP, esta zona es de gran importancia para la conservación de mamíferos terrestres (Ceballos et al. 1998, García-Marmolejo et al. 2008), sin embargo, debido a la reducción de la cobertura forestal, el incremento del aislamiento y a la caza intensiva registrada en el parque hasta el año 2006 (Horváth et al. 2008, comentarios de guarda parques) se ha perdido a las grandes especies de ungulados (*Tapirus bairdii* y *Tayassu pecari*) y de felinos (*Puma concolor* y *Panthera onca*). En consecuencia, si no se trabaja en disminuir las presiones sobre el PNP y la degradación en los alrededores, es posible que con la acelerada fragmentación y la degradación del hábitat en un futuro cercano la pérdida de especies sea mayor (Horváth et al. 2008, Avila-Torresagatón et al. 2012).

6.6. Limitaciones del estudio

La principal limitación para evaluar el efecto de la protección del hábitat fue la fuerte correlación entre el tamaño del fragmento y el índice de protección del hábitat, por lo que es importante en futuros estudios incluir un mayor número de fragmentos con una gama más amplia de tamaños, o bien trabajar con tamaños homogéneos para descartar ésta variable. Es importante recabar una mayor cantidad de datos sobre las acciones de

protección aplicadas en los sitios, de forma tal que las medidas de protección y de calidad del hábitat sean más cuantitativas, lo que permita la construcción de un índice de protección más robusto. En cuanto a la detección de mamíferos es importante realizar muestreo adicionales a largo plazo que permitan la detección completa de la comunidad de mamíferos medianos y grandes, por otro lado es necesario implementar métodos de muestreo que permitan detectar a las especies raras o escurridizas ya que muchos de los registros fueron realizados mediante entrevista y a pesar de haber sido tomados de personal que conoce la fauna, genera un sesgo importante en los resultados de este trabajo. Debido a lo anterior es necesario continuar con el registro sistematizado de las especies de mamíferos. En otro aspecto también son importantes los muestreos a largo plazo, éstos permitirían evaluar de mejor forma la respuesta de las especies a las perturbaciones humanas y a la protección del hábitat. Adicionalmente permitiría descartar la variación en las poblaciones debido a los factores estacionales y estocásticos.

Finalmente, la escala en la que se realizó este trabajo limita los alcances del mismo. Consecuentemente su aplicación final es local, sin embargo, ayuda a comprobar la importancia de la protección del hábitat para la conservación de las especies de mamíferos nativos en la región.

7. CONCLUSIONES

Se corroboró que la protección contribuyó a generar mejores condiciones en la calidad del hábitat, y como lo esperado se encontró una relación negativa entre el índice de protección del hábitat (IPH) y la presencia de especies exóticas y de ganado, así como positivamente con la estructura arbórea (área basal de árboles). Adicionalmente se encontró que el tamaño del fragmento también influyó positivamente en la estructura arbórea en los fragmentos.

La segunda hipótesis solo fue comprobada parcialmente, los resultados de éste trabajo mostraron que la protección del hábitat tuvo una relación positiva con el número de especies de mamíferos, así como con la composición de especies. Sin embargo no se encontró relación significativa entre las variables indicadoras de calidad del hábitat con la ocurrencia de las especies. Las predicciones planteadas no fueron corroboradas completamente, ya que se encontró que el incremento en el IPH no fue el principal predictor del número de especies totales, aunque fue un buen predictor del número de especies del orden Carnivora, así como de las especies escansoriales, arborícolas y de aquellas que tienen una dieta frugívora-omnívora. La segunda predicción de ésta hipótesis se cumplió, es decir que, el IPH se relacionó positivamente con las TE de las especies menores a 10 kg susceptibles a la degradación en la estructura arbórea, que habitan en bajas densidades y que son sensibles a la presencia humana.

Finalmente, el tamaño del fragmento fue el principal predictor del número total de especies, así como de del número de especies con hábitos terrestres y con dieta estrictamente carnívora. Como se esperaba, el tamaño del fragmento se relacionó positivamente con el número de especies y restringió la ocurrencia de las especies muy raras o difíciles de detectar, las de gran tamaño (>10 kg, excepto para *Odocoileus virginianus*) y las que tienen requerimientos espaciales y energéticos altos. No obstante no tuvo relación con las tasas de encuentro de las especies. La hipótesis sobre la relación de la distancia del fragmento al PNP con el número y las tasas de encuentro de las especies fue rechazada al no encontrar relaciones significativas entre ellas.

8. CONTRIBUCIONES A LA CONSERVACIÓN EN LA ZONA DE ESTUDIO

Los fragmentos estudiados presentan una parte de las especies de mamíferos nativos, especialmente los de talla mediana y menores a 10 kg., por lo que, la conservación y la protección de estos fragmentos podría ayudar a la conservación de mamíferos en la zona de Palenque.

Se recomienda que al realizar planes de manejo se incluya la implementación de patrullas de vigilancia como una de las bases de la protección, en segundo lugar la protección del sitio debe garantizar el cumplimiento de las leyes de conservación y el castigo del delito. Por último, los planes de manejo deben tomar en cuenta los rasgos biológicos de las especies que se pretenden proteger ya que no todas las especies responden de la misma forma a las actividades humanas y por lo tanto a la protección del hábitat. Una de las posibilidades para aumentar el éxito en la conservación es la administración en el contexto de paisaje (Sampaio et al. 2010). En este contexto, es posible aumentar el éxito de conservación de los mamíferos remanentes en fragmentos pequeños al mejorar la conectividad entre fragmentos, mediante cercas vivas y corredores ripáricos (Hidalgo-Mihart et al. 2009), y administrando cuidadosamente los fragmentos con mayor cobertura forestal (Smith et al. 1998; Lawes et al. 2000).

En resumen, La protección de hábitat es de gran importancia para la conservación del hábitat y la presencia de algunas especies de mamíferos, lo que hace necesario ampliar los conocimientos sobre el efecto de la protección sobre las especies. Dicha protección no solo constituye una herramienta para mitigar la perturbación, adicionalmente con la implementación de políticas específicas podría ayudar a los ecosistemas a recobrase de disturbios futuros (Lindenmayer et al. 2008). Finalmente cabe destacar que el tamaño del fragmento fue determinante de la protección del hábitat, es decir, los fragmentos de mayor tamaño son los que poseen mayor protección (i. e., valores altos de IPH), por lo tanto es importante buscar esquemas de protección que incluyan a las pequeñas reservas y a los fragmentos remanentes de menor tamaño.

9. LITERATURA CITADA

- Alderman, C.L., 1991. Privately owned lands: their role in nature tourism, education, and conservation. In *Ecotourism and resource conservation*. Omnipress, Madison, Wisconsin, pp. 289–323.
- Andam, K.S. et al., 2008. Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(42), pp.16089–16094.
- Aranda, M., 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*, Instituto de Ecología-CONABIO.
- Aranda, M. & March, I., 1987. *Guía de los mamíferos silvestres de Chiapas*, Xalapa, Veracruz.: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Arita, H.T. et al., 1995. Geographical Range Size and the Conservation of Mexican Mammals. *Conservation Biology*, 11(1), pp.92–100.
- Arroyo-Rodríguez, V. et al., 2007. The Influence of Large Tree Density on Howler Monkey (*Alouatta palliata mexicana*) Presence in Very Small Rain Forest Fragments. *Biotropica*, 39(6), pp.760–766.
- Arroyo-Rodríguez, V. et al., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, 23(3), pp.729–39.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S., 2003. Comparación de la estructura vegetal entre fragmentos desocupados y ocupados por *Alouatta palliata mexicana* en el sureste de México. *Neotropical Primates*, 11(3), pp.168–171.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S., 2007. Efectos de la fragmentación sobre la composición y la estructura de un bosque tropical lluvioso mexicano. In C. Harvey & J. Sáenz, eds. *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de mesoamérica*. INBio, pp. 179–196.
- Asquith, N.M. et al., 1999. The fruits the agouti ate : *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology*, 15, pp.229–235.
- Asquith, N.M. & Mejía-Chang, M., 2005. Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest diversity. *Ecology*, 86(2), pp.379–390.
- Avila-Torresagatón, L.G., Hidalgo-Mihart, M. & Guerrero, J.A., 2012. La importancia de Palenque, Chiapas, para la conservación de los murciélagos de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, pp.184–193.
- Azuara, D., 2005. *Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en un área de la selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Battin, J., 2004. When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. *Conservation Biology*, 18(6), pp.1482–1491.
- Becerra, M., 2010. *Comparación del análisis factorial múltiple (AFM) y del análisis en componentes principales para datos cualitativos (Prinqual), en la construcción de índices*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. Departamento de Estadística, Universidad Nacional de Colombia.
- Van Belle, S. et al., 2012. Genetic structure and kinship patterns in a population of black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico. *American Journal of Primatology*, 74(10), pp.948–957.

- Van Belle, S. et al., 2010. Observed infanticides following a male immigration event in black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park. *Primates*, 51(4), pp.279–284.
- Van Belle, S. & Estrada, A., 2005. Cambios demográficos en poblaciones del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) como consecuencia de la fragmentación del hábitat. *Universidad y Ciencia*, Num. Esp., pp.1–9.
- Van Belle, S., Estrada, A. & Strier, K.B., 2011. Insights into social relationships among female black howler monkeys *Alouatta pigra* at Palenque National Park, Mexico. *Current Zoology*, 57(1), pp.1–7.
- Blaser, J. et al., 2011. *Estado de la Ordenación de los bosques tropicales 2011 Serie Técn.*, Yokohama, Japón: Organización Internacional de las Maderas Tropicales.
- Bodin, O. et al., 2006. The value of small size: loss of forest patches and ecological thresholds in southern Madagascar. *Ecological Applications*, 16, pp.440–451.
- Bodmer, R.E., Eisenberg, J.F. & Redford, K.H., 1997. Hunting and the likelihood of extinction of amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11(2), pp.460–466.
- Bowman, J., Forbes, G. & Dilworth, T., 2001. Landscape context and small-mammal abundance in a managed forest. *Forest Ecology and Management*, 140(2-3), pp.249–255.
- Ter Braak, C.J. & Verdonschot, P.F., 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 37, pp.130–137.
- Bruner, A.G. et al., 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science (New York, N.Y.)*, 291(5501), pp.125–8.
- Cabezas, S. et al., 2007. Physiological stress levels predict survival probabilities in wild rabbits. *Hormones and Behavior*, 51, pp.313–320.
- Cardillo, M. et al., 2008. The predictability of extinction: biological and external correlates of decline in mammals. *Proceedings. Biological Sciences*, 275(1641), pp.1441–8.
- Cardoso, M., Silva, D.A. & Tabarelli, M., 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13, pp.1419–1425.
- Caro, T.M., 1999. Densities of mammals in partially protected areas : the Katavi ecosystem of western Tanzania. *Journal of Applied Ecology*, 36, pp.205–217.
- Carrillo, E., Wong, G. & Cuarón, A.D., 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1580–1591.
- Ceballos, G. & Ehrlich, P.R., 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science (New York, N.Y.)*, 296(5569), pp.904–7.
- Ceballos, G., Rodriguez, P. & Medellín, R.A., 1998. Assessing Conservation Priorities in Megadiverse Mexico: Mammalian Diversity, Endemicity, and Endangerment. *Ecological Applications*, 8(1), pp.8–17.
- CEIEG, (Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica), 2013. Mapas temáticos. *Mapas temáticos*.
- Challenger, A. & Dirzo, R., 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. In *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. México: CONABIO, pp. 37–73.

- Chape, S. et al., 2005. Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 360(1454), pp.443–455.
- Chapman, C.A. et al., 2010. Understanding long-term primate community dynamics: implications of forest change. *Ecological Applications*, 20(1), pp.179–191.
- Chiarello, A.G., 2000. Density and Population Size of Mammals in Remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1649–1657.
- Chiarello, A.G., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation*, 89, pp.71–82.
- Coates-Estrada, R. & Estrada, A., 1986. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtles,"* México. DF.: UNAM.
- Coddington, J.A., 1996. Estimating Spider Species Richness In A Southern Appalachian Cove Hardwood Forest. *The Journal of Arachnology*, 24, pp.111–128.
- Colwell, R.K., 2011. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide).
- Colwell, R.K. & Coddington, J. a, 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 345, pp.101–18.
- CONANP, (Comision Nacional de Áreas Naturales Protegidas), 2013. Áreas Protegidas Decretadas.
- Crooks, K.R., 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 16(2), pp.488–502.
- Cuarón, A.D., 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1676–1692.
- Daily, G.C. et al., 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology*, 17(6), pp.1814–1826.
- Díaz-Gallegos, J.R., 1996. *Estructura y vegetación florística del Parque Nacional Zona Arqueológica de Palenque, Chiapas.* División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa.
- Didham, R.K. et al., 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in ecology & evolution*, 22(9), pp.489–96.
- Dirzo, R. & Miranda, A., 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In P. W. Price et al., eds. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions.* John Wiley & Sons, Inc., pp. 273–289.
- Dirzo, R. & Raven, P.H., 2003. GLOBAL STATE OF BIODIVERSITY AND LOSS. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), pp.137–167.
- Eisenberg, J.F., 1989. *Mammals of the neotropics, USA:* The University of Chicago.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H., 2000. *Mammals of the neotropics, the central neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil,* The University of Chicago Press.
- Eisenberg, J.F. & Thorington, R.W., 1973. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica*, 5(3), pp.150–161.

- Ervin, J., 2003. Rapid assessment of protected area management effectiveness in four countries. *BioScience*, 53(9), pp.833–841.
- Escalante, T., 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: ciencia y cultura*, 052, pp.53–56.
- Escobedo, L.A. et al., 2005. Diversidad y abundancia de los mamíferos de Yaxchilán, municipio de Ocosingo, Chiapas. In V. Sanchez-Cordero & R. Medellín, eds. *Contribuciones Mastozoológicas En Homenaje A Bernardo Villa*. México: Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO., pp. 283–298.
- Estrada, A. et al., 2002. Población, ecología y comportamiento de monos aulladores (*Alouatta pigra*) en Palenque, Chiapas, Mexico. *Lacanhá/Boletín Informativo del Museo y Zona Arqueológica de Palenque*, 1(5), pp.9–15.
- Estrada, A. et al., 2002. Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American journal of primatology*, 58(2), pp.45–55.
- Estrada, A. et al., 2000. Reconocimiento de la Población del Mono Aullador Negro (*Alouatta pigra*) en Palenque, Chiapas, México. *Neotropical Primates*, 8, pp.19–23.
- Estrada, A. & Van Belle, S., 2006. Avances en los estudios con los monos aulladores del Parque Nacional Palenque. *Lakamha (Boletín informativo del Museo y Zona arqueológica Palenque – CONACULTA/INAH)*, 1, pp.3–7.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. & Meritt Jr., D., 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 17, pp.229–241.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), pp.487–515.
- Fahrig, L. & Merriam, G., 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, 8(1), pp.50–59.
- FAO, F. and A.O. of the U.N., 1993. Forest resources assessment 1990: tropical countries. *FAO Forestry Paper*, 112.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16, pp.265–280.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B., 2002. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia. *Biological Conservation*, 106(1), pp.129–136.
- Da Fonseca, G. a. B. & Robinson, J.G., 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation*, 53(4), pp.265–294.
- García del Valle, Y., Estrada, A. & Garcia, 2010. Estudio para la identificación de especies de mamíferos medianos y grandes en el Parque Nacional Palenque, Palenque, Chiapas, México. Proyecto CONANP/DRFSIPS/AD-ES-003/2010. , p.82.
- García-Marmolejo, G., Escalante, T. & Morrone, J., 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoológica Neotropical*, 15(1), pp.41–65.
- Garmendia, A. et al., 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(4), pp.331–344.

- Gentry, A.H., 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol. Journal of Evolutionary Biology*, 15, pp.1–85.
- George, S.L. & Crooks, K.R., 2006. Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. *Biological Conservation*, 133(1), pp.107–117.
- Gómez-Pompa, A. & Dirzo, R., 1995. *Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México*. A. Gómez-Pompa & D. R., eds., SEMARNAP y Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Gurevitch, J. & Padilla, D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), pp.470–4.
- Hanski, I., 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in ecology & evolution*, 9(4), pp.131–135.
- Harris, L.D., 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*, University of Chicago Press.
- Harrison, R.D., 2011. Emptying the forest: hunting and the extirpation of wildlife from tropical nature reserves. *BioScience*, 61(11), pp.919–924.
- Hayward, B., Heske, E.J. & Painter, C.W., 1997. Effects of livestock grazing on small mammals at a desert cienaga. *The Journal of Wildlife Management*, 61(1), pp.123–129.
- Hidalgo-Mihart, M., Jiménez-Domínguez, D. & Gutiérrez, J.B., 2012. Densidad de la ardilla arborícola (*Sciurus aureogaster*) en plantaciones de palma de coco (*Cocos nucifera*) del estado de Tabasco, México. In F. A. Cervantes & C. Ballesteros-Barrera, eds. *Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos*. México. DF.: Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma Metropolitana, pp. 139–149.
- Hidalgo-Mihart, M.G. et al., 2009. *Reporte final: estudio de viabilidad para el establecimiento de corredores biológicos para la conservación de fauna silvestre en la zona de influencia del Parque Nacional Palenque*, Available at: http://www.ecoparquepalenque.com/old/docs/Reporte_UJAT_a_CONANP_17_Oct_2009.pdf.
- Hortal, J. & Lobo, J.M., 2002. Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *ecología*, 16, pp.405–432.
- Horváth, A. et al., 2008. Mamíferos de los Parques Nacionales Lagunas de Montebello y Palenque, Chiapas. *El Colegio de la Frontera Sur-. Unidad San Cristóbal de las Casas. Informe final SNIB- CONABIO proyecto BK047. México D. F.*
- INE, (Instituto Nacional de Ecología), 1996. *Estudio técnico justificativo para la creación del área Natural Protegida de Naha.*, Instituto Nacional de Ecología, México.
- INEGI, (Instituto Nacional de Estadística y Geografía), 2011. *Perspectiva estadística Chiapas*, Available at: <http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/perspectivas/perspectiva-chs.pdf>.
- INEGI, (Instituto Nacional de Estadística y Geografía), 2008. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Palenque, Chiapas. Clave geoestadística 07065*,
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J., 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aractología*, 8, pp.151–161.
- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J.M., 2005. Determining a combined sampling procedure for a reliable estimation of Araneidae and Thomisidae assemblages (Arachnida, Araneae). *The Journal of Arachnology*, 33, pp.33–42.

- Juan-Solano, S., Estrada, A. & Coates-Estrada, R., 2001. Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva en Los Tuxtlas, 8(4): 131-135. *Neotropical Primates*, 8(4), pp.131–135.
- Kelt, D. a., 2000. Small mammal communities in rainforest fragments in Central Southern Chile. *Biological Conservation*, 92, pp.345–358.
- Kinnaird, M.F. et al., 2003. Deforestation trends in a tropical landscape and implications for endangered large mammals. *Conservation Biology*, 17(1), pp.245–257.
- Kirkland, G.J., 1990. Patterns of initial small-mammal community change after clearcutting of temperate North American forests. *Oikos*, 59, pp.313–320.
- Kovach, W., 2011. MVSP (Multivariate statistical package). Available at: <http://www.kovcomp.co.uk/mvsp/mvspwbro.html>.
- Laidlaw, R.K., 2000. Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of Peninsular Malaysia. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1639–1648.
- Lambert, T.D., Malcolm, J.R. & Zimmerman, B.L., 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy*, 87(4), pp.766–776.
- Langholz, J., 2013. Economics, objectives, and success of private nature in sub-saharan reserves Africa and Latin America. *Conservation Biology*, 10(1), pp.271–280.
- Laurance, W.F. et al., 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 79(6), pp.2032–2040.
- Laurance, W.F., Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T.E., 2000. Forest loss and fragmentation in the Amazon: implications for wildlife conservation accelerating forest conversion. *Oryx*, 34(1), pp.39–45.
- Lawes, M.J., Mealin, P.E. & Piper, S.E., 2000. Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in South Africa. *Conservation Biology*, 14(4), pp.1088–1098.
- Leader-Williams, N., Albon, S.D. & Berry, P.S.M., 1990. Illegal exploitation of black rhinoceros and elephant populations: patterns of decline, law enforcement and patrol effort in Luangwa Valley, Zambia. *Journal of Applied Ecology*, 27(3), pp.1055–1087.
- Lindenmayer, D.B. & Possingham, H.P., 1994. *The risk of extinction: ranking management options for Leadbeater's Possum using population viability analysis.*, Canberra: Centre for Resource and Environmental Studies, Australia National University.
- Liu, J. et al., 2001. Ecological degradation in protected areas: the case of Wolong Nature Reserve for giant pandas. *Science*, 292(April), pp.98–101.
- Llorente-Bousquets, J. & Ocegueda, S., 2008. Estado del conocimiento de la biota. In *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, pp. 283–322.
- Lopes, M.A. & Ferrari, S.F., 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1658–1665.
- Malcolm, J.R. & Ray, J.C., 2000. Influence of timber extraction routes on central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology*, 14(6), pp.1623–1638.

- McArthur, R.H. & Wilson, E., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, pp.373–87.
- McArthur, R.H. & Wilson, E., 1967. *The theory of island biogeography* Vol. 1., Princeton University Press.
- McBee, K. & Baker, R., 1982. *Dasyopus novemcinctus*. *Mammalian Species*, 162, pp.1–9.
- McKinney, M.L., 2002. Effects of national conservation spending and amount of protected area on species threat rates. *Conservation Biology*, 16(2), pp.539–543.
- Medellín, R.A., 1994a. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8(3), pp.780–799.
- Medellín, R.A., 1994b. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in The Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 26(4), pp.400–407.
- Medellín, R.A. & Equihua, M., 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 35(1), pp.13–23.
- Michalski, F., Nishi, I. & Peres, C.A., 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 39(6), pp.691–701.
- Michalski, F. & Peres, C. a, 2007. Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology*, 21(6), pp.1626–40.
- Michalski, F. & Peres, C. a., 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation*, 124(3), pp.383–396.
- Montoya, O., 2007. Aplicación del análisis factorial a la investigación de mercados. Caso de estudio. *Scientia Et Technica*, 35, pp.281–286.
- Mooney, H. a & Cleland, E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), pp.5446–51.
- Moreno, C.E., 2001. *Métodos para medir la biodiversidad* Vol. 1., Zaragoza, España: M&T-Manuales y Tesis.
- Moreno, C.E. & Halffter, G., 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. , (1999), pp.487–490.
- Nakamura, N. et al., 2011. Analysis of the hydrogenotrophic microbiota of wild and captive black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in palenque national park, Mexico. *American Journal of Primatology*, 73(9), pp.909–919.
- Naranjo, E.J. et al., 2004. Subsistence hunting by three ethnic groups of the Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Ethnobiology*, 24(2), pp.233–253.
- Naranjo, E.J., 2008. Uso y conservación de mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas, México. In C. Lorenzo, E. Espinoza, & J. Ortega, eds. *Avances en el estudio de los mamíferos de México II*. San Cristóbal de Las Casas, México.: Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. (AMMAC), pp. 675–691.
- Naranjo, E.J. & Bodmer, R.E., 2007. Source–sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation*, 138(3-4), pp.412–420.

- Naughton-Treves, L., Holland, M.B. & Brandon, K., 2005. The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, 30(1), pp.219–252.
- Núñez-Iturri, G. & Howe, H.F., 2007. Bushmeat and the fate of trees with seeds dispersed by large primates in a lowland rain forest in Western Amazonia. *Biotropica*, 39(3), pp.348–354.
- Ochoa-Gaona, S. et al., 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza- tumba-quema: un estudio de caso en La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, pp.65–80.
- Orjuela, C.O.J. & Jiménez, G., 2004. Estudio de la abundancia relativa para mamíferos en diferentes tipos de coberturas y carretera, Finca Hacienda Cristales, Área Cerritos - La Virginia, Municipio de Pereira, Departamento de Risaralda - Colombia. *Universitas Scientiarum*, 9, pp.87–96.
- Pardini, R., 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation*, 13(13), pp.2567–2586.
- Pardini, R. et al., 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*, 124(2), pp.253–266.
- Patten, M. a., Gómez de Silva, H. & Smith-Patten, B.D., 2009. Long-term changes in the bird community of Palenque, Chiapas, in response to rainforest loss. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), pp.21–36.
- Peck, J.E., 2010. Canonical correspondence analysis (CCA). In J. E. Peck, ed. *Multivariate analysis for community ecologists: step-by-step using PC-ORD*. Gleneden Beach, Or. : MjM Software Design.
- Peres, C. a., 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15(6), pp.1490–1505.
- Peres, C.A., 2000. Effects of Subsistence Hunting on Vertebrate Community Structure in Amazonian Forests. *Conservation Biology*, 14(1), pp.240–253.
- Pimm, S.L. & Raven, P., 2000. Extinction by numbers. *Nature*, 403(23), pp.843–845.
- Pires, A.S. et al., 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 108, pp.229–237.
- Quinn, G. & Keough, M., 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Ramírez-Pulido, J., Arroyo-Cabrales, J. & Castro-Campillo, A., 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21(1), pp.21–82.
- Ramos-Lara, N. & Cervantes, F.A., 2011. Ecology of the mexican red-bellied squirrel (*Sciurus aureogaster*) in Michoacán, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 56(3), pp.400–403.
- Randa, L.A. & Yunker, J.A., 2006. Carnivore occurrence along an urban rural gradient: a landscape-level analysis. *Journal of Mammalogy*, 87(6), pp.1154–1164.
- Reid, F., 1997. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*, Nueva York: Oxford University Press.

- Rickart, E. a. et al., 2011. Mammals of the northern Philippines: tolerance for habitat disturbance and resistance to invasive species in an endemic insular fauna. *Diversity and Distributions*, 17(3), pp.530–541.
- Ríos, M.J., 2006. Mapa del Parque Nacional Palenque. Uso de suelo y vegetación. Escala 1:38,000. CONANP; Departamento De sistemas y análisis geográfico región frontera sur. , p.1 mapa en PDF.
- Robinson, J.G. & Bennett, E.L., 2000. *Hunting for sustainability in tropical forests*, New York: Columbia University Press.
- Robles de Benito, R., 2009. *Las unidades de manejo para la conservación de vida silvestre y el Corredor Biológico Mesoamericano México*, México. DF.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de da Biodiversidad; Corredor Biológico Mesoamericano México.
- Rodríguez-Mazzini, R., 1996. Uso de la técnica de estaciones olfativas (scent-station technique) en estudios de ecología de mamíferos. *PROBIDES (Documentos de Trabajo 8)*, p.11.
- Sampaio, R. et al., 2010. Long-term persistence of midsized to large-bodied mammals in Amazonian landscapes under varying contexts of forest cover. *Biodiversity and Conservation*, 19, pp.2421–2439.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review. *Conservation Biology*, 5(1), pp.18–32.
- SEMARNAT, 2010. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo*, México.
- Smith, J.L.D., Ahearn, S.C. & Mcdougal, C., 1998. Landscape analysis of tiger distribution and habitat quality in Nepal. *Conservation Biology*, 12(6), pp.1338–1346.
- Smythe, N., 1978. *The natural history of the central american agouti (Dasyprocta punctata)* Series pub., Smithsonian Istitutuion Press.
- Soberon, J. & Llorente, J., 1993. The use of species sccumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7(3), pp.480–488.
- SPSS Inc, 2008. SPSS Statistics for Windows.
- Srbek-Araujo, A.C. & Chiarello, A.G., 2005. Is camera-trapping an efficient method for surveying mammals in Neotropical forests? A case study in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21(1), pp.121–125.
- StatSoft, I., 2004. STATISTICA (data analysis software system). Available at: www.statsoft.com.
- Stein, A.B., Fuller, T.K. & Marker, L.L., 2008. Opportunistic use of camera traps to assess habitat-specific mammal and bird diversity in northcentral Namibia. *Biodiversity and Conservation*, 17(14), pp.3579–3587.
- Stevens, S.M. & Husband, T.P., 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*, 85(1-2), pp.1–8.
- Sunquist, M.E., Austad, S.N. & Sunquist, F., 1987. American society of mammalogists movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy*, 68(1), pp.173–176.
- Tejeda-Cruz, C. et al., 2009. Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of the Lacandon Forest, Southern Mexico. *Mammalia*, 73(3), pp.211–219.

- Terborgh, J. & Wright, S.J., 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forest. *Ecology*, 75(6), pp.1829–1833.
- Toti, D.S., Coyle, F. a. & Miller, J. a., 2000. A structured inventory of appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *Journal of Arachnology*, 28(3), pp.329–345.
- UICN, (Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza), 2013. Categorías de Áreas Naturales protegidas.
- UICN, (Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza), 2004. The Durban Action Plan. , pp.224–265.
- Urquiza-Haas, T., Dolman, P.M. & Peres, C. a., 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247(1-3), pp.80–90.
- Urquiza-Haas, T., Peres, C. a. & Dolman, P.M., 2011. Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Animal Conservation*, 14(3), pp.271–282.
- Urquiza-Haas, T., Peres, C. a. & Dolman, P.M., 2009. Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biological Conservation*, 142(1), pp.134–148.
- Vieira, M. V. et al., 2009. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation*, 142(6), pp.1191–1200.
- Viveiros de Castro, E.B. & Fernandez, F. a. S., 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 119(1), pp.73–80.
- Wilcove, B.D.S. et al., 1996. Rebuilding the ark: toward a more effective endangered species act for private land. *New York: Environmental Defense Fund.*, p.17.
- Wittemyer, G. et al., 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. *Science (New York, N.Y.)*, 321(5885), pp.123–6.
- Woodroffe, R. & Ginsberg, J., 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science (New York, N.Y.)*, 280(5372), pp.2126–8.
- Wright, S.J. et al., 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology*, 14(1), pp.227–239.
- Wright, S.J., 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10), pp.553–60.
- Zuidema, P. a., Sayer, J. a. & Dijkman, W., 2009. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation*, 23(04), p.290.

Anexo I. Construcción del índice de protección del hábitat

Variables de análisis en la construcción del Índice de Protección del Hábitat

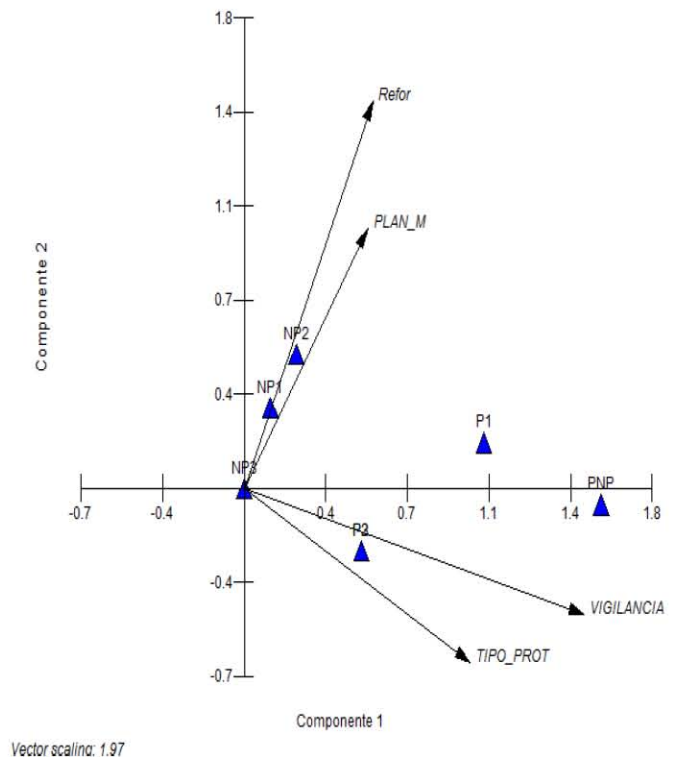
Indicador	Clave	Categorías	Valor
Tipo de protección	TP	Federal	2
		Privada con intensión a conservación	1
		Privada sin intensión a conservación	0
		Ausencia de Protección	0
Plan de manejo	PM	Presencia	1
		Ausencia	0
Tipo de Cercado	CE	Ausencia	2
		Alambre	1
		Ciclónica	0
Vigilancia	VIG	Diaria	3
		Periódica	2
		Casual	1
		Ausencia	0
Presencia de cacería	CA	Ausencia	1
		Presencia	0
Presencias de tala	TA	Ausencia	1
		Presencia	0
Reforestación	REF	Presencia	1
		Ausencia	0
Abundancia de personas	AP	Abundancia	# personas/ km

Resultados del Análisis de Componentes Principales realizado en el software MVSP (variables finales utilizadas en la construcción del índice de protección del hábitat)

	Tipo de protección (TP)	Plan de manejo (PM)	Vigilancia (VIG)	Presencia de reforestación (REF)
PNP	2	1	3	1
P1	1	1	2	1
P2	1	0	1	0
P3	1	0	1	0
NP1	0	0	0	1
NP2	0	1	0	1
NP3	0	0	0	0

Índice de Protección de Hábitat		
Tolerancia del conjunto de eigenvalores 1E-007		
Eigenvalues	Eje 1	Eje 2
Porcentaje	87.473	10.513
PCA variable loadings		
	Eje 1	Eje 2
TIPO_PROTECCIÓN	0.508	-0.338
PLAN_MANEJO	0.277	0.507
VIGILANCIA	0.763	-0.245
REFORESTACIÓN	0.289	0.754
PCA case scores		
	Eje 1	Eje 2
PNP	1.58	-0.061
P1	1.061	0.177
P2	0.519	-0.238
P3	0.519	-0.238
NP1	0.118	0.308
NP2	0.231	0.515
NP3	0	0

Puntuaciones de los sitios en el análisis de componentes principales



Anexo II: Especies de mamíferos registrados en los sitios de estudio, mediante los cinco métodos de detección (avistamientos, huellas en trayecto, trampas de huellas, cámaras-trampa y entrevistas) y datos fuera del muestreo (avistamientos, huellas y literatura disponible)

Especies	Edo. Prot	NOM_059	Hab	Peso (kg)	Talla	Dieta	Sitios de estudio							
							PNP	P1	P2	P3	NP1	NP2	NP3	
Carnivora														
<i>Procyon lotor</i>	LC	Pr	T	8.8	G	FO	✓	✓	✓	✓	✓	✓		
<i>Nasua narica</i>	LC	A	Sc	3-5	G	FO	✓	✓	✓	✓				
<i>Potos flavus</i>	LC	-	Ar	2.5	G	FO	✓	✓	✓			✓		
<i>Lontra longicaudis</i>	DD	A	Ac/T	3-6	G	C	✓					✓		
<i>Eira barbara</i>	LC	P	Sc	4.0	G	FO/C	✓			✓				
<i>Galictis vittata</i>	LC	A	Sc	2.9	M	C	✓	✓		✓				
<i>Conepatus semistriatus</i>	LC	Pr	T	1.7	M	FO	✓	✓						✓
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	LC	Pr	Ar	0.7-1.4	M	FO	✓							
<i>Leopardus pardalis</i>	LC	P	Sc	10.4	MG	C	✓							
<i>Leopardus wiedii</i>	NT	P	Sc	5.0	G	C	✓	✓						
<i>Canis latrans</i>	LC	-	T	10-16	G	CO	✓							
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	LC	-	T	3-4	G	CO	✓	✓	✓	✓	✓	✓		
Rodentia														
<i>Sciurus aureogaster</i>	LC	-	Ar	0.4	M	G	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Sciurus deppei</i>	LC	-	Ar	0.2	M	G	✓	✓						
<i>Cuniculus paca</i>	LC	-	T	8.2	G	FG/FH	✓		✓	✓		✓		✓
<i>Dasyprocta mexicana</i>	CR	-	T	3.6	G	FG/FH	✓	✓		✓		✓		
<i>Dasyprocta punctata</i>	LC	-	T	3.6	G	FG/FH	✓					✓		
<i>Coendou mexicanus</i>	LC	A	Ar	2-5	G	FH	✓		✓					
Didelphimorphia														
<i>Didelphis spp.</i>	LC		Sc	1-6	M	FO	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Philander opossum</i>	LC		Sc	0.4	M	FOI	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Caluromys derbianus</i>	LC	A	Ar	1.3	M	FO	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Chironectes minimus</i>	LC	P	T	0.6- 0.8	M	C	✓					✓		

Cingulata														
<i>Dasyus novemcinctus</i>	LC		T	3.5	G	IO	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
Pilosa														
<i>Tamandua mexicana</i>	LC	P	Sc	4.2	G	MY/IO	✓	✓						
<i>Cyclopes didactylus</i>	LC	P	At	0.4	M	MY/IO	✓							
Artiodactyla														
<i>Odocoileus virginianus</i>	LC		T	40	MG	FH	✓		✓			✓		
<i>Mazama americana</i>	DD		T	26	MG	HG	✓							
<i>Pecari tajacu</i>	LC		T	17.5	MG	FH	✓							
Primates														
<i>Alouatta pigra</i>	EN	P	Ar	6.5	G	FH	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Ateles geoffroyi</i>	EN	P	Ar	7.5	G	FH	✓							
Lagomorpha														
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	LC		T	1	M	HZ	✓	✓				✓	✓	
Total de especies							31	17	13	13	8	17	8	

Lista taxonómica basada en Ramírez-Pulido et al. (2005).

Especie detectada (☑). Registros donde solo se pudo identificar el género del animal (*).

Sitios de estudio: Parque Nacional Palenque (PNP). Sitios protegidos: acajungla (P1), CBTA (P2), artesanías (P3). Sitios no protegidos: chiapaneca (NP1), fraccionamiento (NP2), jaguar (NP3).

Estado de protección UICN (Edo Prot): Learn Concern, preocupación menor (LC); not threatened, sin peligro (NT), data deficient, datos deficientes (DD), endangered, en peligro de extinción (EN), critical endangered, peligro de extinción crítico (CR).

NOM-059-SEMARNAT-2010: Extinta en el medio silvestre (E), en peligro de extinción (P), amenazadas (A), sujetas a protección especial (Pr).

Se agregó la información peso promedio o rango en kg para cada especie según lo encontrado en la literatura: Eisenberg & Thorington (1973), Coates-Estrada & Estrada (1986), Eisenberg & Redford (1999) y Arita et. al. (1990). Y se clasificaron según las tallas propuestas por Medellín 1994 que fueron ligeramente modificadas: mediana (M): >0.4 kg, <3.0kg; grande (G): >3.0 kg, <10.0 kg; muy grandes (MG): > 10 kg.

Tipo de hábito (Hab): arborícola (Ar), escasorial (Sc), acuático (Ac) y terrestre (T) fueron obtenidos de Medellín (1994).

Los datos sobre el tipo de dieta fueron obtenidos y modificados a partir de los datos de: Robinson & Redford (1986), Medellín (1994) y Arita et. al (1990).

Anexo III. Fotografías



Fotografía 1. Avistamiento de zorrillo (*Conepatus semistriatus*) durante caminata de muestreo diurna en el Parque Nacional Palenque.



Fotografía 2. Avistamiento de tlacuache dorado o lanudo (*Caluromys derbianus*) durante recorrido nocturno en el sitio P3 ("Artesanías").



WILDVIEW 09-06-2011 13:52:30

Fotografía 3. Imagen de zerete alazán (*Dasyprocta punctata*), registrada en el Parque Nacional Palenque mediante cámara-trampa.



09/08/11 06:47 AM SEBASTIA

Fotografía 4. Imagen de zerete negro (*Dasyprocta mexicana*) registrada en el Parque Nacional Palenque mediante cámara-trampa.



Fotografía 5. Familia de mapaches (*Procyon lotor*), cinco individuos fotografiados en cámara-trampa.



Fotografía 6. Tlacuache de cuatro ojos (*Philander opossum*) avistado en caminata nocturna en el sitio NP1 (Chiapaneca).



Fotografía 7. Huella de ocelote (*Leopardus pardalis*) registrada fuera de muestreo en el Parque Nacional Palenque.



Fotografía 8. Huella de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) registrada en trayecto de muestreo en sitio P2 ("CBTA").



Fotografía 9. Huella de tlacuache (*Didelphis spp.*) en trampa de arena.



Fotografía 10. Huella de zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) en trampa de arena.