



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA**

**“PROCESO DE SUCESIÓN SECUNDARIA EN COMUNIDADES DE MAMÍFEROS  
TERRESTRES EN UNA REGIÓN TROPICAL HÚMEDA DE MÉXICO”**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**DAVID ALEJANDRO BRINDIS BADILLO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN  
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEMOLD**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN  
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**MICHOACÁN, MORELIA, SEPTIEMBRE 2016**



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

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 11 de abril de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, al alumno **BRINDIS BADILLO DAVID ALEJANDRO** con número de cuenta 302045693, con la tesis titulada: **PROCESO DE SUCESIÓN SECUNDARIA EN COMUNIDADES DE MAMÍFEROS TERRESTRES EN UNA REGIÓN TROPICAL HUMEDA DE MÉXICO**, bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**, Tutor principal.

Presidente: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez  
Vocal: Dr. Eduardo Mendoza Ramírez  
Secretario: Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold  
Suplente: Dra. Ellen Andresen  
Suplente: Dr. Enrique Martínez Meyer

Sin otro particular, queda de usted.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de agosto de 2016

*M. del Coro Arizmendi Arriaga*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca recibida durante la maestría.

Al Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica(PAPIIT)de la Universidad Nacional Autónoma de México(proyecto IN213714) por el financiamiento para llevar a cabo esta investigación.

A los miembros de mi Comité Tutoral por sus valiosos comentarios y aportaciones a este proyecto:

Dr. Miguel Martínez Ramos (Tutor principal).

Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold

Dr. Enrique Martínez Meyer

## **Agradecimientos personales**

Agradezco principalmente a mi familia, a la que amo profundamente y que me ha apoyado en todo sentido a lo largo de mi vida, mis decisiones, avances, éxitos, retrocesos, todo.

Mamá, gracias por tu apoyo y tus ánimos para que terminara esta tesis, por cuidar de Bongo y Vador en mi ausencia, y por mucho más. Papá, sé que estarías orgulloso de ver que superé la meta inicial, y que no he dejado, ni dejaré de ponerme metas cada vez más altas.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos, su confianza, asesorías y dirección durante esta etapa de mi vida. Conocer y ser asesorado por alguien con tanto intelecto y tanta amabilidad juntos fue muy gratificante.

También agradezco ampliamente a los miembros del jurado externos al Comité Tutorial que revisaron mi tesis:

Dra. Ellen Andresen

Dr. Víctor Arroyo Rodríguez

Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

Sus comentarios y correcciones fueron invaluable y muy útiles para la realización de este documento.

Agradezco profundamente a la UNAM por existir, por brindarme el conocimiento de altísima calidad que he adquirido, y también a toda la gente que contribuye a que aún exista una Universidad pública, gratuita y de calidad como esta en el mundo.

Al pueblo trabajador mexicano que, con el sudor de su frente y sus impuestos financió esta investigación y mi beca durante dos años.

A toda la comunidad de Loma Bonita que, gracias a su honradez y respeto por el equipo y mi trabajo, permitieron que esta investigación pudiera llevarse a cabo. Agradezco principalmente a la familia Jamangapé por su maravillosa hospitalidad, a la señora Lourdes por las comidas, a Gilberto y a Tony por la valiosa ayuda de campo.

Al M. en C. Jorge Rodríguez por la ayuda logística en las salidas al campo.

A mi estimadísimo amigo, el M. en C. Diego Arenas por su amistad y apoyo durante una de las salidas de campo más difíciles que he tenido, ya que fue muy importante para poder delimitar los alcances de este trabajo.

A la magnífica y majestuosa Selva Lacandona, los mamíferos, aves, reptiles, insectos y otros animales y plantas que con su existencia y complejidad nos permiten tener interrogantes a contestar.

A Sergio Nicasio por su invaluable apoyo en el mapa mediante el SIG.

A mis compañeros del IIES: Omar Hernández, Juan Carlos, Pachi, Carlos Muench, Laura, Ángela, Iván, Pauloc, Marina, Jorge, Saúl, Aline, Lilibeth, Karen, Miriam, Romeo, etc., aspirantes o titulados de diferentes grados, aprecio ampliamente su amistad y apoyo de distintas formas, con comentarios, conocimientos, compañía, entre otras cosas cada conocimiento de ustedes fue importante para el desarrollo de esta tesis.

A los demás amigos que me encontré en todas y cada una de las clases de la maestría, gracias por acompañarme en este recorrido, sin duda uno de los más importantes de mi desarrollo humano e intelectual.

# ÍNDICE

1. RESUMEN .....	7
2. ABSTRACT .....	9
3. INTRODUCCIÓN .....	11
4. OBJETIVO .....	12
5. ANTECEDENTES .....	13
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
6.1. Área de estudio .....	18
6.2. Cronosecuencia de estudio .....	19
6.3. Muestreo de mamíferos.....	19
6.4. Atributos del sitio .....	21
6.5. Atributos funcionales de la mastofauna .....	22
6.6. Análisis de datos.....	22
6.6.1. Independencia espacial.....	22
6.6.2. Riqueza y cobertura muestral. ....	23
6.6.3. Abundancia/actividad, biomasa y diversidad de especies.....	23
6.6.4. Efecto de la edad sucesional sobre la estructura de los ensamblajes .....	24
6.6.5. Composición de especies de mamíferos medianos y grandes a través de la sucesión secundaria .....	24
6.6.6. Efecto de la estructura de la vegetación leñosa y atributos del sitio en los ensamblajes de mamíferos .....	25
7. RESULTADOS .....	26
7.1. Número de especies y cobertura del muestreo.....	26
7.2. Cambios en la estructura de los ensamblajes de mamíferos en función de la edad sucesional. ....	28
7.3. Cambio de la composición de especies con la edad sucesional de los bosques.....	30
7.4. Efecto de la estructura de la vegetación leñosa y atributos del sitio .....	32
7.5. Estructura de gremios tróficos durante la sucesión.....	33
8. DISCUSIÓN.....	35
8.1. Mamíferos terrestres en la Selva Lacandona.....	35
8.2. Cambios en la estructura y composición de los ensamblajes durante la sucesión .....	36
8.2.1. Mamíferos medianos a grandes.....	36
8.2.2. Mamíferos pequeños .....	39

8.3. Efecto de la vegetación leñosa y otros atributos del sitio sobre los ensamblajes de mamíferos .....	41
8.4. Edad de abandono y su efecto en la estructura de gremios tróficos de mamíferos .....	42
8.4. Implicaciones para la conservación.....	43
8.5. Recomendaciones para futuros estudios del tema.....	44
9. CONCLUSIONES .....	45
10. LITERATURA CITADA.....	45
ANEXOS .....	56
ANEXO I. Especies registradas en las distintas categorías sucesionales. ....	56
ANEXO II. Catálogo fotográfico .....	57



## 1. RESUMEN

Existen contados estudios sobre los cambios en los atributos estructurales y funcionales de las comunidades animales a través de la sucesión secundaria de los bosques tropicales que se regeneran en campos agropecuarios abandonados. Sin embargo, es sabido que diferentes grupos faunísticos, como los mamíferos, afectan la regeneración del bosque y la sucesión vegetal al intervenir, por ejemplo, como herbívoros o dispersores de semillas. En este estudio se analizaron los cambios en la estructura y composición de especies y de gremios tróficos de ensamblajes de mamíferos terrestres y escansoriales en nueve bosques secundarios, que representaron una secuencia sucesional del bosque tropical perennifolio en campos agrícolas abandonados de la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Se buscó identificar patrones de cambio sucesional de dichos ensamblajes y los posibles factores subyacentes a tales patrones (atributos de la vegetación leñosa y el efecto de la presencia humana). Los bosques secundarios de estudio fueron clasificados en 3 categorías de edad de abandono de los campos agrícolas (3-4 años, 16-18 años y 25-31 años) con tres sitios cada categoría; además, se incluyeron 3 sitios de bosque maduro como referencia, ubicados dentro de la Reserva de Montes Azules, colindante a Marqués de Comillas. El muestreo de mamíferos se realizó mediante el uso de cámaras-trampa y trampas vivas tipo Sherman, de junio del 2014 a marzo del 2015. En total, se registraron 26 especies de mamíferos con una completitud promedio ( $\pm$  desviación estándar) de muestreo para los mamíferos medianos-grandes ( $> 100$  g) del  $82 \pm 15.8\%$ . En los bosques de 3-4 años el ensamblaje de mamíferos medianos-grandes estuvo dominado por *Dasyus novemcinctus* y *Philander opossum*, en los bosques de 16-18 años por *Sciurus* sp. y *Cuniculus paca*, en los bosques de 25-31 años por *D. novemcinctus* y *Dasyprocta punctata* y en el bosque maduro por *C. paca* y *Mazama temama*. Los mamíferos pequeños se encontraron predominantemente en los bosques secundarios más jóvenes, donde la rata algodонера (*Sigmodon hirsutus*) fue dominante, mientras que fueron ocasionales en los bosques secundarios de mayor edad y en el bosque maduro. En general, la tasa de captura y la diversidad de especies de mamíferos medianos-grandes no se relacionaron con la edad de los bosques secundarios. Sin embargo, la riqueza de especies y la biomasa del ensamblaje de mamíferos medianos-grandes aumentaron significativamente con la edad de abandono. Además, la composición de especies de estos animales encontrada en los bosques secundarios (como un todo) fue diferente a aquella del bosque maduro. En el caso de los mamíferos

pequeños, la densidad y la diversidad de especies no mostraron una relación significativa con la sucesión secundaria. Sin embargo, la abundancia y la biomasa de éstos, disminuyeron al aumentar la edad sucesional del bosque, el área basal de plantas leñosas y la distancia a caminos pavimentados. En relación a los gremios tróficos, al considerar la biomasa de mamíferos medianos-grandes y la riqueza de todas las especies (pequeños, medianos y grandes), se encontró un aumento significativo de carnívoros y herbívoros a lo largo de la secuencia sucesional, mientras que los insectívoros y omnívoros no mostraron patrones definidos. Los resultados muestran que los herbívoros de talla mediana-grande aumentan a lo largo de la sucesión vegetal mientras que la abundancia, biomasa y riqueza de especies de mamíferos pequeños, principalmente granívoros, decrece. En conclusión, existieron cambios estructurales y de composición de especies de los ensambles de mamíferos terrestres y escansoriales con la edad sucesional de bosques secundarios estudiados; sin embargo, los ensambles encontrados en los bosques secundarios más viejos (21-35 años) no alcanzaron los niveles de biomasa ni la composición encontrada en el bosque maduro, principalmente debido a la ausencia de especies de talla grande (e.g. tapir, jaguar, puma) sensibles a la fragmentación. Aunque el valor de los bosques secundarios para la recuperación de mamíferos aumenta con la edad de abandono, resulta indispensable la protección de bosques tropicales maduros que permitan la conservación de especies de mamíferos de talla mediana-grande que son clave del bosque tropical perennifolio.

## 2. ABSTRACT

Few studies have been conducted regarding changes in the structural and functional attributes of animal communities in successional tropical forests. However, it is well known that faunal groups, such as mammals, affect forest regeneration through diverse processes, like herbivory and seed dispersal. In this study were analyzed changes in the structure, composition and trophic guild of terrestrial and scansorial mammal assemblages in nine secondary forests, representing a successional sequence of tropical rain forest in abandoned old-fields plots in Marques de Comillas, Chiapas. We searched for secondary succession patterns and the underlying causal factors of such patterns in these assemblages (attributes of woody vegetation and human presence effect). Secondary forests were classified in three age categories (3-4 years, 16-18 years and 25 -31 years after abandonment); 3 old-growth forest sites were included as a reference, in the Montes Azules Biosphere Reserve. Mammal sampling was conducted using camera traps and Sherman traps, from June 2014 to March 2015. A total of 26 mammal species were registered, achieving an average sampling completeness of  $82\% \pm 15.8\%$  for medium-large mammals ( $>100\text{g}$ ). The 3-4 years category was dominated by *Dasyopus novemcinctus* and *Philander opossum*, while the 16-18 years category was dominated by *Sciurus* sp. and *Cuniculus paca*, the 25-31 years category by *D. novemcinctus* and *Dasyprocta punctata*, and finally old-growth forest by *C. paca* and *Mazama temama*. Small mammals were found mainly in younger secondary forest, where *Sigmodon hirsutus* was dominant, while small mammals were sporadic in older secondary forest and old growth forest. In general, capture rate and species diversity of medium size mammals were independent of successional age. Nevertheless, mammal species richness and biomass increased significantly with abandonment age. Also, the composition of this group differed between secondary forests and old growth forest. Small mammal density and species diversity did not related with secondary succession, while small mammal abundance and biomass decreased with increasing successional age, woody vegetation basal area and distance to paved roads. Trophic-guild structure changed along the successional gradient, as biomass of medium-large mammals, as well as species richness considering all mammals, showed a significant increase for herbivores and carnivores, but not for insectivores and omnivores, which did not showed a clear pattern. This result indicates that mammal species richness and biomass in secondary forests increases along the successional gradient,

particularly for large herbivores, while abundance, biomass and richness of small mammals decrease. In conclusion, there were structural changes and species composition of the assemblages of terrestrial and scansorial mammals with successional age of studied secondary forests; however, the secondary forests studied did not reach diversity levels or species composition found in old-growth forests, mainly due to the absence of big fragmentation-sensitive species like puma tapir and jaguar. Although the conservation value of secondary forest for mammal recovery increases with abandonment age, protection of old-growth forests is imperative for the conservation of certain key species in tropical rainforests.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales perennifolios (BTP) representan el tipo de vegetación más complejo existente en la Tierra, ya que en menos del 7% de la superficie terrestre cubierta por estos bosques se encuentra más de la mitad de las especies conocidas a nivel global (Corlett y Primack, 2010). En la última década del siglo XX, estos bosques representaban alrededor del 25% de la superficie total de bosques a nivel mundial, distribuidos en aproximadamente 70 países (FAO, 1993). Sin embargo, debido a las elevadas tasas de deforestación y amenazas crípticas (como la cacería o la tala selectiva) a las que han estado sujetos bosques, la enorme biodiversidad contenida en estos ecosistemas se ha visto disminuida (Bawa y Dayanandan, 1997; Peres *et al.*, 2006), siendo la actividad agrícola y pecuaria el principal impulsor de pérdida en grandes áreas tropicales del planeta (Quesada *et al.*, 2009; Machovina *et al.*, 2015). En México, donde históricamente existían aproximadamente 17.8 millones de hectáreas de bosques tropicales, para el año de 2002 sólo quedaban 3.16 millones en buen estado que representaban el 17.8% de la cobertura histórica (Challenger y Soberón, 2008). En el caso particular del BTP de la región Lacandona, se estima que a finales del siglo pasado se perdió cerca del 31% de su superficie boscosa para satisfacer la demanda agropecuaria (De Jong *et al.*, 2000). El proceso de conversión agropecuaria se ha mantenido (Arellano, 2009; Roldán, 2012), de manera que para el año de 2005 los remanentes de todos los bosques tropicales maduros sólo representaban el 34.4% de la cobertura histórica (Castillo-Santiago *et al.* 2010). Dicha pérdida del bosque tropical empieza a provocar cambios en la composición de las comunidades de mamíferos terrestres, como lo ejemplifica el registro reciente del coyote en la región (Peña-Mondragón *et al.*, 2014), especie que es favorecida por la perturbación humana y que normalmente no habita bosques tropicales perennifolios conservados (Hidalgo-Minhart *et al.*, 2004).

Los sitios deforestados y usados para la agricultura son frecuentemente abandonados (Turner y Corlett, 1996). En estos campos abandonados puede darse un proceso de sucesión secundaria, a través del cual los ecosistemas pueden regenerarse de manera natural (Radosevich y Holt, 1984; Gliessman, 1997). El proceso de sucesión secundaria puede definirse como el cambio secuencial en el tiempo de las abundancias relativas de las especies dominantes en una comunidad que se inicia con una perturbación (Muscarella y Fleming, 2007). Sin embargo, en los estudios relacionados con el cambio de grupos faunísticos a lo

largo de la regeneración de los bosques el proceso de sucesión se ha entendido más bien como “recuperación de la fauna” (Dunn, 2004). La velocidad y la forma en la que se dan estos cambios dependen de muchos factores, tales como: las características del paisaje, de la perturbación (extensión, intensidad, duración y la historia de uso del suelo al que se ha sometido el sitio abandonado), de la disponibilidad de propágulos regenerativos, de la cercanía a remanentes de bosque maduro (Cubiña y Aide, 2001; Dunn, 2004; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015), de los factores bióticos y abióticos que afectan el desempeño de las plantas en el sitio (Pickett *et al.*, 1987), entre otros (Chazdon, 2014). Estos factores afectan de manera compleja las tasas de colonización, acumulación y reemplazo de especies vegetales y animales en los bosques secundarios (Chazdon, 2003; 2014).

Debido a la creciente conversión de bosques maduros a campos agropecuarios y el posterior abandono de estos campos ha aumentado de manera importante la cobertura de los bosques secundarios, los cuales representan actualmente más del 50% de la cobertura de bosques en las regiones tropicales del planeta (FAO, 2010). En este contexto, se ha desarrollado un importante debate sobre la capacidad de los bosques secundarios para conservar niveles importantes de funcionalidad ecosistémica y de biodiversidad, incluyendo la fauna de vertebrados (Wright y Müller-Landau, 2006; Laurance, 2007). Se ha propuesto que conservar los bosques secundarios pudiera ser una inversión efectiva para proteger las especies de vertebrados, especialmente en paisajes con un bajo nivel de deforestación e intensidad en el uso de suelo (Melo *et al.*, 2013; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015). Bajo estas circunstancias, frecuentemente se observa una rápida recuperación de la riqueza de especies de algunos taxones animales (20–40 años), pero con una baja similitud de especies en comparación con los ensamblajes de los bosques maduros (Dunn, 2004; Dent y Wright, 2009). Sin embargo, existe pesimismo sobre la factibilidad de que, bajo las actuales presiones de uso del suelo (por ejemplo, bajo el creciente impulso de la agricultura extensiva e industrial), los bosques secundarios puedan perdurar por el tiempo suficiente para lograr buenos niveles de biodiversidad y/o funcionalidad (Laurance, 2007).

#### **4. OBJETIVO**

Analizar cambios en la estructura (actividad/abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de especies) y composición de especies y gremios tróficos de ensamblajes de mamíferos terrestres tropicales a lo largo de una cronosecuencia de bosques secundarios y maduros, con el fin de

explorar patrones de sucesión secundaria de dichos ensamblajes e identificar posibles factores subyacentes.

En particular, se plantearon las siguientes interrogantes a ser contestadas:

1. ¿Los cambios en la estructura y composición de los ensamblajes de mamíferos terrestres a lo largo de la cronosecuencia están relacionados con la edad de los bosques secundarios?
2. ¿En qué medida tales cambios se relacionan con variaciones en la estructura de la vegetación leñosa y con atributos del sitio de los campos abandonados (*i.e.* distancia a caminos pavimentados y distancia a poblados)?
3. ¿Qué cambios en la estructura de los gremios tróficos de los mamíferos se presentan a lo largo de la sucesión secundaria de la vegetación?

## **5. ANTECEDENTES**

Para explorar los cambios que ocurren durante la sucesión vegetal se utiliza con frecuencia el método del agrupamiento de sitios en categorías de edad de abandono (cronosecuencia). Sin embargo, son muy pocos los trabajos realizados para otros grupos bióticos empleando esta metodología (Morales y Sarmiento, 2002); sólo recientemente se ha comenzado a utilizar esta técnica con la finalidad de documentar procesos de sucesión secundaria o recuperación de algunos grupos faunísticos en campos agropecuarios abandonados. Por ejemplo, Hernández-Ordoñez y colaboradores (2015) emplearon cronosecuencias para estudiar patrones sucesionales de anfibios y reptiles en la misma área de estudio de la presente tesis. Encontraron que la abundancia de ambos ensambles fue independiente de la edad de abandono, mientras que la riqueza de anfibios y reptiles incrementó con la edad sucesional del bosque.

Debido a la gran diversidad en modos de locomoción, tamaño corporal y especialización trófica, los mamíferos están involucrados de manera muy importante en la sucesión secundaria del BTP. Se ha señalado ampliamente que estos animales juegan papeles importantes en este proceso por medio de sus interacciones directas e indirectas con las plantas (Walker y Chapín, 1987; Dirzo *et al.*, 2007; Muscarella y Fleming, 2007). Sin embargo, son pocos los estudios que han evaluado los cambios sucesionales en los ensamblajes de mamíferos. Por ejemplo, en el caso de murciélagos, se ha visto que las especies frugívoras promueven la dispersión de casi la mitad de las especies de plantas

pioneras abundantes en áreas tropicales degradadas (Charles-Dominique, 1986) y que son particularmente importantes en las primeras etapas de la sucesión (Muscarella y Fleming, 2007). Por otro lado, los murciélagos insectívoros pueden afectar la sucesión vegetal al reducir significativamente la herbivoría de algunas especies de plantas al depredar insectos herbívoros (Kalka *et al.*, 2008). Además, se ha encontrado que la mayor variación en la composición de los ensamblajes de estos animales se asocia a la edad sucesional de la vegetación. Al aumentar esta edad se incrementa la riqueza y el número de especies raras (Castro-Luna *et al.*, 2007; Ávila-Cabadilla *et al.*, 2014), pero existen excepciones a este patrón (De la Peña, 2010). Finalmente, se ha discutido que algunos gremios de murciélagos podrían desaparecer en caso de que se perdiese el bosque maduro y sólo existieran bosques secundarios en diferentes etapas de sucesión (De la Peña, 2010).

A la fecha, no existen estudios que evalúen particularmente los atributos de los ensamblajes de mamíferos medianos-grandes terrestres tropicales por medio de cronosecuencias buscando patrones sucesionales, aunque sí se han estudiado los ensamblajes de estos mamíferos en bosques secundarios (Estada y Coates-Estrada, 1994; Dunn, 2004). También se ha documentado que, en bosques de álamos, los herbívoros introducidos de gran talla (e.g. ungulados) pueden desacelerar los ciclos del carbono, del nitrógeno, y la actividad microbiana del suelo a lo largo de la sucesión (Stritar *et al.*, 2009). Este grupo de mamíferos puede ser particularmente sensible al cambio de uso del suelo (Davidson *et al.*, 2009) y su presencia en bosques secundarios depende de características propias de cada especie, tales como tolerancia a la cacería, talla y especificidad de dieta (Lawton, 1998; Cosida, 2014). Además, se sabe que los mamíferos terrestres tropicales son sensibles a cambios en la cobertura forestal, alteración del hábitat, al tamaño y complejidad estructural del parche de vegetación, la calidad de la matriz, la intensidad y frecuencia del disturbio y la distancia al bosque remanente (Medellín y Equihua, 1998; Dunn, 2004; Arroyo-Rodríguez y Díaz 2009; Thornton *et al.*, 2011; Garmendia *et al.*, 2013; Kosydar, 2014). En general, los atributos (e.g. abundancia, diversidad de especies) de los ensamblajes de este grupo de mamíferos dependen de un gran número de factores, entre los que destaca su talla y otros atributos propios de las especies que los hacen sensibles a la fragmentación.

Aunque el grupo de los mamíferos pequeños es de gran importancia ecológica y económica, las investigaciones acerca del proceso sucesional de estos animales son escasas



en regiones cubiertas por bosques tropicales perennifolios (Dent y Wright 2009). Sin embargo, en otros ecosistemas sí se han llevado a cabo investigaciones del tema. Particularmente, se han estudiado a los mamíferos pequeños de pastizales, bosques templados, bosque mesófilo de montaña y regiones tropicales semiáridas perturbadas por el uso agrícola y forestal del suelo (Hirth, 1959; Scrivner y Smilth, 1984; Huntly e Inouye, 1987; Santos, 2008; Suchomel, 2013) y por incendios (Simon *et al.*, 1998; Briani *et al.*, 2004; Letnic *et al.*, 2004; Stritar *et al.* 2009; Kelly *et al.*, 2011). En el bosque templado y la sabana brasileña algunos atributos de los ensamblajes de mamíferos pequeños (riqueza, diversidad y abundancia) alcanzan sus valores máximos en las etapas tempranas de la sucesión (Fox, 1982; Briani *et al.*, 2004). Por otro lado, en otros bosques templados la biomasa de la vegetación y la cantidad de nitrógeno en el suelo explican la riqueza y la densidad de los mamíferos pequeños de mejor manera que la edad sucesional (Huntly e Inouye, 1987; Monamy y Fox, 2000). También se ha propuesto que los cambios observados en éste grupo de mamíferos son gobernados por reglas de ensamblaje de gremios (Fox y Fox, 2000), lo cual sugiere que el recambio de especies depende del gremio trófico al que pertenecen las diversas especies. En este sentido, Simon y colaboradores (1998) reportaron un aumento en la densidad general de mamíferos pequeños a lo largo de la sucesión, con un predominio de folívoros en sitios dominados por pastizales y de omnívoros en los sitios ocupados por bosques. Además, se han reportado cambios en la composición y abundancia de roedores, en bosques mesófilos sucesionales más jóvenes (Santos, 2008). Asimismo, otros estudios han encontrado diferencias en la dominancia asociadas a la historia de vida de las especies (habilidades de forrajeo, capacidades migratorias, comportamiento en la preferencias de hábitat), a lo largo de gradientes de sucesión vegetal (Simon *et al.*, 1998; Suchomel, 2013). Finalmente, en un estudio también se observó el predominio de machos de algunas especies al inicio de la sucesión (Santos-Moreno *et al.*, 2007 en Santos 2008). En resumen, la variación en los atributos de los ensamblajes de mamíferos pequeños a través de la sucesión secundaria puede ser dependiente de diversos factores bióticos y abióticos de cada ecosistema, el grado de especificidad de hábitat de las especies, su gremio trófico e historia de vida.

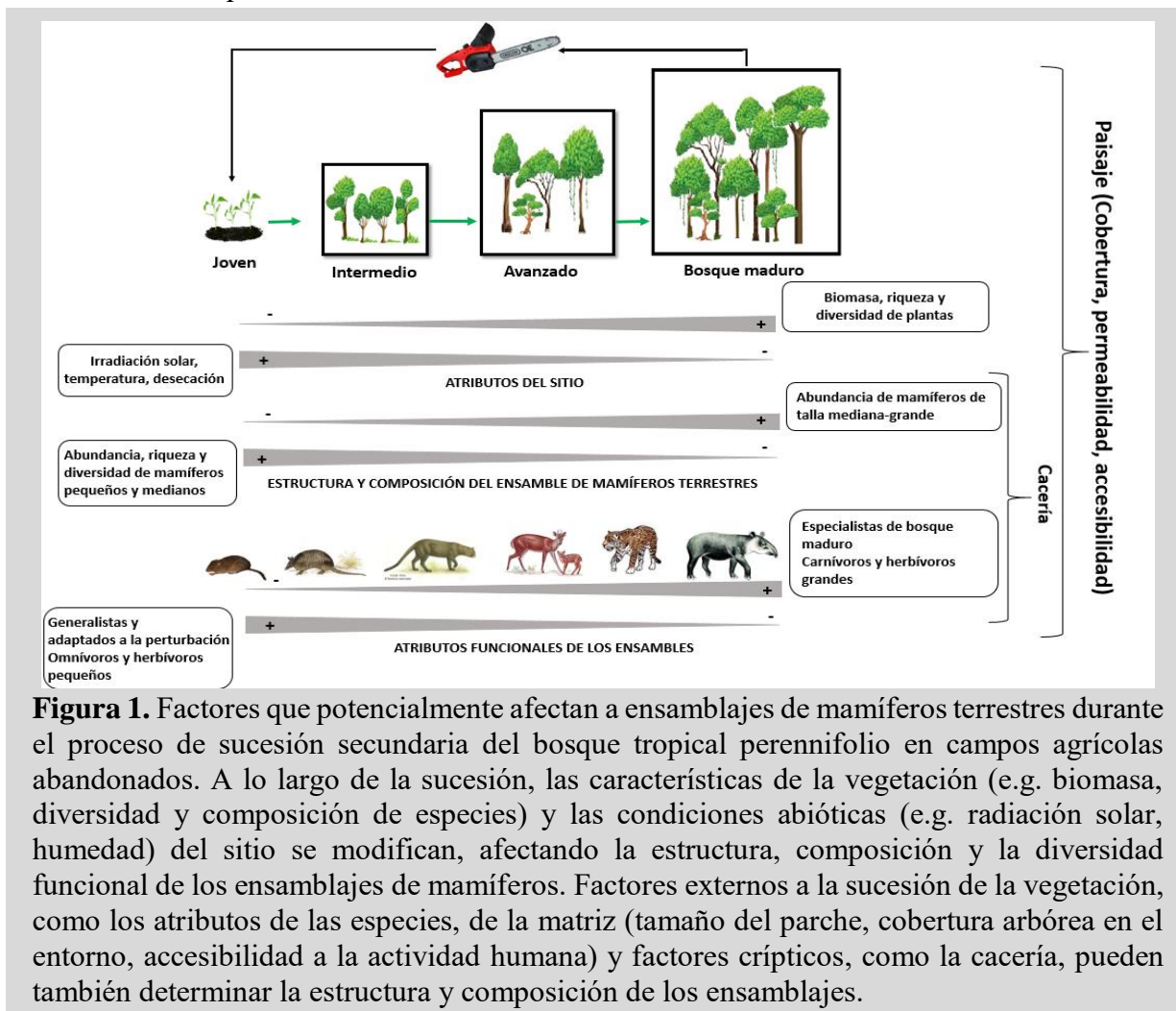
En México, la mayor riqueza de mamíferos se encuentra en la Selva Lacandona, con casi el 25% del total de especies de esta fauna del país (Medellín, 1994) que en total suman 206 especies, 98 de las cuales son mamíferos no voladores (Retana y Lorenzo, 2002). Varias

de éstas especies actualmente se encuentran catalogadas bajo alguna categoría de riesgo. Así, el jaguar, el margay y el tapir están en la categoría de especies en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, sólo un estudio ha comparado la estructura y composición de la mastofauna del bosque maduro con la de los bosques secundarios en esta región (Medellín y Equihua, 1998). En dicho trabajo se registraron 25 especies de mamíferos no voladores en bosques secundarios desarrollados en campos agrícolas con 6 años de abandono, sin mostrar diferencias con el número de especies registrado en el bosque maduro (Medellín y Equihua, 1998).

Para dilucidar si los bosques secundarios ayudan a conservar las especies de mamíferos y las funciones que éstos desempeñan en los ecosistemas, es necesario ampliar nuestro conocimiento sobre estos animales en la vegetación sucesional presente en los paisajes modificados por actividades humanas. Este conocimiento es importante para plantear estrategias efectivas para el manejo y la conservación de esta fauna. Por ejemplo, un aspecto importante a entender es el tiempo de sucesión necesario en las parcelas agrícolas abandonadas para que ocurra la incorporación de especies y gremios tróficos determinados, y el tiempo necesario para lograr un ensamblaje semejante al que existe en los bosques maduros conservados.

Asimismo, es importante entender cuáles son los diferentes factores que pueden afectar la estructura y la composición del ensamblaje de mamíferos terrestres a lo largo de la sucesión secundaria del bosque tropical perennifolio en campos agrícolas abandonados (Figura 1). Por un lado, con el desarrollo de la sucesión existe un aumento en recursos vegetales para los animales herbívoros, expresado por un aumento en la biomasa, la diversidad de especies y la diversidad funcional de la vegetación (e.g. tamaños y calidad de hojas, tamaño y calidad de semillas y frutos, y variedad de tallos verdes; Lohbeck *et al.* 2012; Chazdon 2014; Norden *et al.* 2015). Por ello, se espera que la actividad y la diversidad de mamíferos herbívoros de mayor talla aumenten durante la sucesión vegetal, pues, a excepción del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), las demás especies de este ecosistema tienen afinidad por hábitats presentes en los bosques densos (con baja temperatura, desecación e irradiación solar; Ceballos y Oliva, 2005). Como consecuencia del aumento en la actividad de herbívoros grandes, es de esperar que sus depredadores (carnívoros medianos-grandes) también aumenten en actividad y diversidad con la edad sucesional del bosque,

debido a una mayor disponibilidad de presas. Por el contrario, en campos recién abandonados se espera encontrar especies generalistas, que pueden verse favorecidas por estos hábitats alterados, tales como mamíferos pequeños que depredan semillas y/o insectos (Zarza, 2001; Suchomel, 2013). Así, se puede esperar que exista un recambio de especies de hábitat abiertos (más perturbados) por especies de hábitats cerrados (menos perturbados) a lo largo de la sucesión. Estas expectativas, sin embargo, pueden verse afectadas por otros factores, tales como las características del paisaje (cantidad de cobertura arbórea, permeabilidad de la matriz, accesibilidad a la influencia humana) que rodea a los bosques secundarios y otros factores más crípticos, como la cacería.

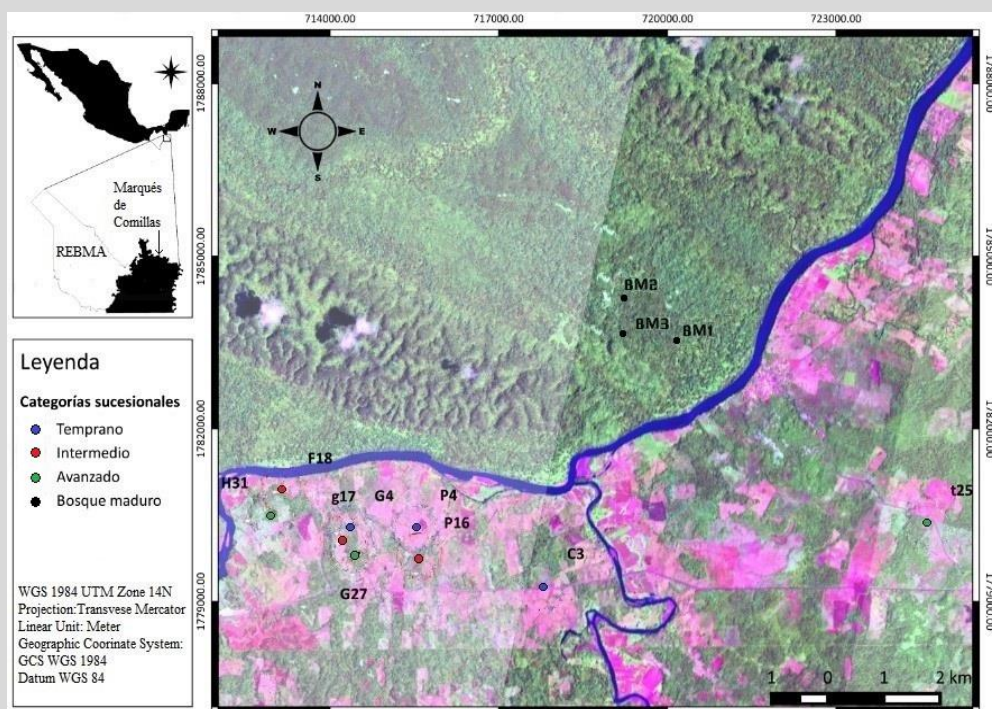


**Figura 1.** Factores que potencialmente afectan a ensamblajes de mamíferos terrestres durante el proceso de sucesión secundaria del bosque tropical perennifolio en campos agrícolas abandonados. A lo largo de la sucesión, las características de la vegetación (e.g. biomasa, diversidad y composición de especies) y las condiciones abióticas (e.g. radiación solar, humedad) del sitio se modifican, afectando la estructura, composición y la diversidad funcional de los ensamblajes de mamíferos. Factores externos a la sucesión de la vegetación, como los atributos de las especies, de la matriz (tamaño del parche, cobertura arbórea en el entorno, accesibilidad a la actividad humana) y factores crípticos, como la cacería, pueden también determinar la estructura y composición de los ensamblajes.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1. Área de estudio

El estudio se realizó en los Ejidos de Loma Bonita (Municipio de Ocosingo), Boca de Chajúl (Municipio de Marqués de Comillas) y Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA), al sureste del estado de Chiapas ( $16^{\circ} 05'$ ,  $16^{\circ} 57'N$ ;  $90^{\circ}45'$ ,  $91^{\circ} 30'O$ ), México (Figura 2). La precipitación promedio anual es de casi 3,000 mm y la temperatura media mensual oscila alrededor de  $24^{\circ}C$ . La temporada de secas va de febrero a abril ( $< 60$  mm por mes), y suma menos del 10% del total de lluvia anual. En la región de estudio se presentan principalmente cuatro unidades geomorfológicas definidas con base al suelo y aspectos topográficos (Siebe *et al.*, 1996; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002). Este estudio fue realizado en la unidad más común: lomeríos bajos, áreas topográficas irregulares con una altitud que varía entre 115 y 300 msnm, con pequeñas colinas y valles con suelos arenosos y de arcilla de pH bajo ( $< 5.5$ ). La vegetación original dominante es el bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 2006).



**Figura 2.** Sitios estudiados en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Las tonalidades del color rosa representan las diversas coberturas no arbóreas en la región, el color verde representa la cobertura forestal de cualquier edad de abandono. El color de cada sitio representa el estado sucesional. Los números a un lado de las letras de los sitios representan la edad de abandono; los sitios BM1, BM2 y BM3 corresponden a los sitios de bosque maduro de referencia.

## 6.2. Cronosecuencia de estudio

En la región de estudio, desde el año 2000 se establecieron 18 parcelas permanentes de 0.5 ha cada una, las cuales constituyen una cronosecuencia sucesional de vegetación que se empleó para diferentes estudios de ecología de largo plazo (van Breugel *et al.* 2006). Dentro de esta cronosecuencia, en el año de 2014 se eligieron 9 sitios, abarcando edades de abandono de 3 a 31 años. Los sitios fueron divididos *a priori* en 3 categorías sucesionales, con tres repeticiones cada una: 3 a 4 años (sucesión temprana), 16 a 18 años (sucesión intermedia) y 25 a 31 años (sucesión avanzada). Gran parte de las parcelas se encuentran inmersas dentro de bosques secundarios (aislados por cercas de exclusión de ganado) que cubren hasta 10 ha (C3 = 2.5 ha, G4 y P4 = 0.5 ha, P16 = 4 ha, G17 = 3 ha, F18 = 2 ha, T25 = 10 ha, G27 = 6 ha y H31 = 5.5 ha) y que están rodeados por diferentes áreas de cobertura boscosa y de campos agropecuarios (ver Cuadro 1 más adelante). Ya que resulta difícil estimar el grado de intervención humana en las parcelas de bosque maduro remanentes en el ejido y alrededores (i.e. tala, cacería, etc.), se incluyeron tres sitios de bosque maduro, como referencia dentro de la RBMA (Figura 2). Los sitios de la misma categoría de edad sucesional estuvieron distanciados entre sí por al menos un kilómetro.

## 6.3. Muestreo de mamíferos

Debido a la gran heterogeneidad en la talla de las especies de mamíferos, se utilizó un método de muestreo para mamíferos pequeños (con un promedio de peso por especie < 100 g) y otro para mamíferos medianos a muy grandes (a partir de ahora solo mencionados como mamíferos medianos-grandes; Robinson y Redford, 1986). Ya que el presente estudio estuvo enfocado particularmente en el análisis de la estructura y composición de mamíferos terrestres y escansoriales [*i.e.* especies adaptadas para trepar pero que pasan aproximadamente el mismo tiempo en el suelo y en los árboles (Arita, 2001); de aquí en adelante mencionadas sólo como especies terrestres], las especies consideradas como principalmente arborícolas durante el muestreo (*Marmosa mexicana* registrada mediante foto-trampeo y *Ototylomys phyllotis* capturada en trampas vivas), fueron eliminadas de los análisis. La ardilla (*Sciurus* sp.) se consideró una especie de hábitos escansoriales, por la gran cantidad de registros en las diversas categorías sucesionales, por lo que se mantuvo en los análisis posteriores.

Para el muestreo de los mamíferos medianos-grandes, se colocaron estaciones de foto-trampeo en las que se instalaron de 1 a 2 cámaras-trampa (LTL Acorn®), dependiendo del tamaño del sitio (1 cámara en los dos sitios de 0.5 ha y dos cámaras en los demás sitios). Las cámaras se colocaron a una altura de 50 cm sobre el nivel del suelo, fijadas en árboles a una distancia de entre 2 y 4 m del punto donde se esperaba que fuera más probable el paso de los mamíferos. Las cámaras se programaron para mantenerse activas durante las 24 horas del día (Sarmiento, 2004). Posteriormente, se realizaron cinco salidas de campo, espaciadas entre sí seis a ocho semanas para la recolección de fotografías, cambio de posición de las cámaras y de pilas, así como la revisión del equipo fotográfico. El periodo de muestreo duró un total de 10 meses, cubriéndose las temporadas climáticas de lluvias y secas (junio de 2014 a marzo de 2015). Para estandarizar las diferencias en el esfuerzo de captura resultantes de la falla de foto-trampas o la falta de pilas durante el muestreo, sólo se cuantificaron los días efectivos de muestreo (DEM). Para estimar los DEM, se sumó el número de días en los que la cámara-trampa se mantuvo activa, desde la colocación hasta la toma de la última fotografía. El esfuerzo total de muestreo fue de 4,172 días-trampa con un total de 275 fotografías, de las cuales el 93% (257) representaron registros independientes (ver abajo).

Para el registro de los mamíferos pequeños se utilizaron 23 trampas Sherman (7.62 x 8.89 x 22.86 cm) por sitio, colocadas con una separación de 5 metros entre sí, cebadas con avena y esencia de vainilla (Panti-May *et al.*, 2012). En cada sitio, el muestreo se realizó durante cuatro noches consecutivas con tres repeticiones (junio-julio, diciembre y marzo), sumando un total de 3036 noches-trampa (276 noches-trampa por sitio). Para evitar un sesgo en los resultados a causa de condiciones climáticas particulares de cada día, se muestrearon de forma simultánea sitios de todas las edades sucesionales. Debido a que uno de los bosques secundarios más jóvenes (P4) sufrió una caída masiva de árboles durante el periodo de muestreo, y con ello no fue posible llevar a cabo un muestreo adecuado de los mamíferos pequeños, este sitio se excluyó de los análisis realizados para este grupo.

Con la finalidad de estimar con la mayor precisión posible la actividad de los mamíferos medianos-grandes, se evitó contar varias veces al mismo individuo. De esta manera, se consideraron como registros independientes a fotografías consecutivas de individuos de diferentes especies y fotografías de individuos de la misma especie separadas por más de 24 horas. En las fotografías en las que se observó a más de un individuo de la

misma especie, el número de registros independientes fue igual al número de individuos observados en el evento fotográfico. El evento fotográfico fue de tres fotografías consecutivas desde la activación. Ya que algunas de las especies de mamíferos de talla mediana-grande poseen ámbitos hogareños muy extensos, y que existen discrepancias sustanciales respecto al uso de las tasas de captura como estimadores de la abundancia relativa, los eventos fotográficos se interpretaron como actividad en el sitio más que un valor de abundancia relativa *per se*. En el caso de los mamíferos pequeños, para identificar individuos recapturados en cada muestreo y evitar contarlos más de una vez, a cada individuo colectado se le marcó con una pequeña cantidad de tintura de violeta de genciana en el vientre. Esta técnica de marcaje no tiene efectos fisiológicos adversos para los mamíferos (Silvy *et al.*, 2005; San-José *et al.*, 2014). Una vez marcados, los individuos fueron identificados a nivel de especie o género y por sexo, pesados, medidos y liberados.

Para la determinación de los ejemplares capturados (por foto-trampas o trampas vivas) se utilizó literatura especializada (Ceballos y Oliva, 2005; Reid, 2009; Aranda, 2012) siguiendo el listado taxonómico de Wilson y Reeder (2008). Los roedores del género *Oryzomys* (= *Handleyomys*) fueron tratados a nivel de género (como *Oryzomys*) debido a la naturaleza no invasiva de este trabajo y a las inconsistencias taxonómicas reportadas en trabajos previos en la región (San-José *et al.*, 2014).

#### **6.4. Atributos del sitio**

Para caracterizar la estructura y composición de la vegetación en cada uno de los sitios de la cronosecuencia de estudio, se establecieron parcelas de 20 x 50 m. En estas parcelas se registraron, midieron e identificaron taxonómicamente a todas las plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 5 cm. Las variables explicativas utilizadas en los análisis fueron la abundancia, el área basal, la riqueza de especies y la diversidad de plantas leñosas. Además, para explorar el efecto de la cercanía a asentamientos humanos y la accesibilidad de personas a los sitios de estudio sobre los ensamblajes de mamíferos, se estimó la distancia al borde del pueblo más cercano y la distancia al camino pavimentado más cercano desde el centro de cada parche sucesional (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Características de la vegetación arbórea (tallos con DAP  $\geq 5$  cm) en los sitios de estudio: riqueza de especies, diversidad de especies (inverso del índice de diversidad Gini-Simpson: número de especies dominantes), abundancia y área basal (AB) en parcelas de bosque secundario y maduro de 500 m<sup>2</sup> cada una. También se muestra la cobertura del paisaje (% de bosque remanente de cualquier edad sucesional en un área con 500 m de radio) alrededor de estos sitios, la distancia en metros a carreteras (DC) y poblados más próximos (DP) a éstos (desde el centro de la parcela focal). Para los bosques secundarios, en la columna de “Sitios”, la edad del bosque se encuentra a la derecha de la letra de cada sitio.

Sitios	Riqueza	Diversidad	Abundancia	AB	% cobertura	DP	DC
C3	23	4.7	414	1048.1	39.3	4081	80
G4	19	3	317	1614.4	49.5	555	236
P4	19	3.7	334	3406.4	41.8	1835	450
P16	42	13.8	112	10305.2	37.4	1891	536
G17	29	10.1	106	9757.2	39	716	509
F18	33	9.9	122	15022.6	43.9	330	423
T25	24	7.8	108	10467.0	66	3441	597
G27	34	14.4	98	10220.4	32.2	984	641
H31	19	2	127	19414.4	43.7	731	755
BM1	30	14.52	30	12506.9	100	1477	1385
BM2	25	12.76	25	8732.5	100	2666	2587
BM3	16	6.81	27	9147.6	100	2024	2411

## 6.5. Atributos funcionales de la mastofauna

Con el fin de evaluar cambios en los grupos funcionales de mamíferos con la edad sucesional de la vegetación, se elaboró una base de datos que incluyó, para cada especie, su masa corporal promedio y su gremio trófico de acuerdo a literatura reciente (Mora, 2000; Ceballos y Oliva, 2005; Jones *et al.*, 2009; Reid, 2009; IUCN, 2015). Cada especie fue categorizada en alguno de los siguientes cuatro gremios: carnívoro, herbívoro, insectívoro y omnívoro.

## 6.6. Análisis de datos

### 6.6.1. Independencia espacial

Mediante pruebas de Mantel, se evaluó la independencia espacial de los sitios considerando la composición de especies de los mismos. Para ello, se utilizó el índice de disimilitud de especies de Bray-Curtis basado en la abundancia de éstas. En los mamíferos medianos-grandes la abundancia se cuantificó como la tasa de captura por especie en 100 días-trampa/sitio; en los mamíferos pequeños como la cantidad de individuos por especie capturados en 273 noches trampa/sitio. A partir de éstos análisis, se encontró que la distancia



geográfica entre los sitios no influyó en los valores de disimilitud de especies en el ensamblaje de mamíferos medianos-grandes ( $r = -0.06$ ,  $p = 0.28$ ) ni en aquel de mamíferos pequeños ( $r = 0.03$ ,  $p = 0.32$ ).

### **6.6.2. Riqueza y cobertura muestral.**

Para evaluar la cobertura muestral (según el índice propuesto por Chao *et al.*, 2013) de mamíferos medianos-grandes en cada sitio de estudio, se compararon los valores observados con los valores de riqueza real esperada obtenidos mediante el estimador no paramétrico Chao-2, a partir de la incidencia de las especies en la muestra. Este estimador es recomendado cuando la mayoría de las especies en el ensamblaje presentan abundancias bajas (Colwell y Coddington, 1994; Magurran, 2004). Ya que los sitios C3 y BM3 mostraron valores de cobertura muy bajos, que exageraron la riqueza estimada, se omitieron para el análisis posterior de riqueza, diversidad y equitatividad de Simpson en la comparación del gradiente sucesional (ver Cuadro 2 más adelante). Finalmente, debido a que el esfuerzo de muestreo de mamíferos medianos-grandes varió entre los sitios, se hizo una estandarización a través de obtener un valor de riqueza rarificado/extrapolado al esfuerzo de captura de la categoría de bosque maduro (681 días-trampa/sitio).

Para el caso de los mamíferos pequeños se usó el estimador Chao-1 para calcular el número real de especies basado en datos de abundancia. Para evaluar la completitud del muestreo se empleó el estimador sugerido por Chao y Jost (2012). Estos análisis fueron realizados con la ayuda del programa iNEXT (Hsieh y Chao, 2013). No se pudieron usar los valores de riqueza de especies estimada debido a la baja completitud de muestreo en la mayoría de los sitios, pues en sólo tres de las 11 parcelas muestreadas se obtuvieron valores de cobertura mayores al 80% (ver Cuadro 3 más adelante; San-José *et al.*, 2014). Por lo tanto, la variable de respuesta usada para este grupo fue la densidad de especies (i.e., número de especies por esfuerzo de muestreo).

### **6.6.3. Abundancia/actividad, biomasa y diversidad de especies**

Debido a que el esfuerzo de muestreo de mamíferos medianos-grandes no fue el mismo en todos los sitios de estudio, se realizó una estandarización de la actividad de las especies calculando una tasa de captura de individuos por especie por unidad de tiempo por sitio. Así, siguiendo a O'Brien *et al.* (2003), en este estudio se usó como medida de actividad de las

especies al número de registros independientes por especie en 100 días-trampa por sitio. La biomasa por sitio se obtuvo multiplicando la biomasa promedio de las especies (Jones *et al.*, 2009) por la tasa de captura en 100 días-trampa (bajo el supuesto de que cada registro independiente representa un individuo diferente). Esta variable fue incluida en el análisis de los ensamblajes pues en otros estudios de mastofauna estimaciones similares han sido particularmente útiles para destacar la relevancia de ciertos grupos en los ecosistemas a los que pertenecen (e.g. Cajal y Bonaventura, 1998; Njoroje *et al.*, 2009). Finalmente, para calcular la diversidad de especies, se utilizó el índice de diversidad inverso de Gini-Simpson ( $D = 1 / \sum p_i^2$ ), el cual puede ser interpretado como el número de especies dominantes dentro de un ensamblaje (Jost, 2006).

#### **6.6.4. Efecto de la edad sucesional sobre la estructura de los ensamblajes**

Para probar si las variables estructurales (abundancia/actividad, biomasa, riqueza estimada de especies y diversidad de especies) de los ensamblajes de mamíferos diferían entre las categorías de edad sucesional de la vegetación se emplearon Modelos Lineales Generalizados (MLG). De acuerdo con Crawley (2002), para las variables de respuesta por conteo (abundancia/actividad y riqueza de especies) se usó un error Poisson y una función de unión logarítmica mientras que para las variables continuas (diversidad de especies y biomasa) se usó un error normal y una función de unión por identidad. Cuando el MLG resultó significativo, se realizaron pruebas de contraste entre las diferentes categorías para identificar a aquellas que difirieron significativamente ( $p < 0.05$ ). Además se emplearon MLG para explorar si las variables estructurales de los ensambles de mamíferos encontrados en los bosques secundarios (analizados como un todo) difirieron del bosque maduro. Todos estos análisis se llevaron a cabo en el paquete JMP v.8.0.

#### **6.6.5. Composición de especies de mamíferos medianos y grandes a través de la sucesión secundaria**

Para ilustrar los cambios en la actividad y la composición de especies de los ensamblajes de mamíferos medianos-grandes a lo largo de la cronosecuencia, se elaboraron curvas de rango-abundancia (ver detalles en Magurran, 2004) para cada categoría sucesional. Para evaluar si la equitatividad en la abundancia relativa de las especies varió entre las distintas categorías

sucesionales se empleó una prueba de Kruskal-Wallis teniendo como variable de respuesta el valor del índice de equitatividad de Simpson  $[(1/D)/S]$ , donde D es el inverso de índice de diversidad Gini-Simpson y S es el número de especies registrado; Krebs, 1999] por sitio y como variable independiente la categoría sucesional. Esta prueba se realizó con el paquete estadístico JMP v.8.0.

A fin de evaluar cambios en la composición de especies de los mamíferos medianos-grandes a lo largo de la cronosecuencia se llevó a cabo un análisis de ordenación mediante un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS). Este análisis no fue realizado para el grupo de mamíferos pequeños debido a la baja riqueza de especies que presentó este grupo. El análisis NMDS es ampliamente utilizado en ecología para ordenar sitios en un número reducido de dimensiones o ejes a partir de valores de similitud o disimilitud entre comunidades o ensamblajes de especies (Minchin, 1987). En el caso del presente estudio, como medida de similitud se usó el índice de disimilitud de Bray-Curtis y considerando la biomasa total de cada especie por sitio (estimada a partir de la tasa de captura por especie en 100 días trampa por sitio multiplicada por la biomasa promedio por especie). Ya que la bondad de ajuste del análisis NMDS se ve reflejada por el grado de “estrés”, para escoger la mejor ordenación se corrieron pruebas piloto con 2, 3, 4, 5 y 6 ejes, determinando así la ordenación que con un menor estrés y número de ejes) explicó mejor la variación entre los sitios (3 ejes). Para establecer la existencia de diferencias significativas en la composición de especies entre las categorías sucesionales, los puntajes resultantes de los primeros dos ejes del NMDS fueron comparados usando un MANOVA mediante el criterio de Roy (Dasgupta, 2005); cuando éste análisis fue significativo ( $p < 0.05$ ), se realizaron pruebas *a posteriori* mediante la prueba de Diferencia Mínima Significativa o método LSD (Least Significant Difference) para identificar a las categorías sucesionales significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).

#### **6.6.6. Efecto de la estructura de la vegetación leñosa y atributos del sitio en los ensamblajes de mamíferos**

Para identificar las variables del sitio con mayor efecto en los atributos de los ensamblajes de mamíferos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). En este análisis las variables de la vegetación y del sitio fueron: abundancia, riqueza de especies, diversidad de

especies y el área basal de plantas leñosas, distancia al camino pavimentado más cercano y la distancia al pueblo más próximo. El ACP reduce la dimensionalidad de los datos, representando la información con un número menor de factores construidas como combinaciones lineales de las variables originales. En este caso se seleccionaron los dos primeros componentes principales, pues explicaron > 80% de la variación. Posteriormente, para identificar a las variables originales que se correlacionaron en mayor grado con cada componente, se calcularon coeficientes de correlación de Pearson. Finalmente, se correlacionaron los atributos de los ensamblajes de mamíferos con cada uno de los dos componentes principales, considerando por separado a los mamíferos pequeños y a los mamíferos medianos-grandes.

#### **6.6.7. Estructura de gremios tróficos de los mamíferos durante la sucesión**

Con la finalidad de evaluar la variación en la estructura de gremios tróficos de los ensamblajes a lo largo de la sucesión, se realizaron pruebas de ANOVA, siendo las variables dependientes la actividad [ $\log(y+1)$ ], la biomasa de los mamíferos medianos-grandes, y la riqueza de especies de mamíferos pequeños, medianos y grandes, usando para esta última variable datos de presencia/ausencia, dada la diferencia en métodos de muestreo. La variable independiente para estos análisis fue la categoría sucesional del sitio. Posteriormente, para evaluar diferencias entre las categorías, se realizaron pruebas *a posteriori* de LSD con ayuda del programa Data Desk versión 6.0 para Windows.

## **7. RESULTADOS**

### **7.1. Número de especies y cobertura del muestreo**

Los Cuadros 2 y 3 muestran el número de especies registradas en cada uno de los sitios de estudio para mamíferos medianos-grandes y pequeños, respectivamente. Considerando los dos métodos de muestreo (foto-trampas y trampas Sherman), se registró un total de 26 especies de mamíferos. El ratón tlacuache y la rata arborícola orejona (*Marmosa mexicana* y *Otodylomys phyllotis*) no se consideraron para los análisis por considerarse de hábitos principalmente arborícolas. Las 24 especies restantes se encuentran distribuidas en 7 órdenes, 16 familias y 23 géneros. En total se registraron 21 especies de mamíferos medianos-grandes terrestres/escansoriales. Las parcelas fueron satisfactoriamente muestreadas (cobertura muestral promedio = 83%; Cuadro 2).

En total se capturaron tres especies de mamíferos pequeños: el ratón espinoso, la rata algodónera y la rata arrocera (*Heteromys desmarestianus*, *Sigmodon hirsutus*, y *Oryzomys* sp., respectivamente), con un éxito de captura promedio de 2%. La completitud de la muestra sólo se pudo calcular para 3 sitios (G17, T25 y H31) obteniéndose una completitud promedio del 86% (Cuadro 3). El mayor éxito de captura se registró en la categoría 3-4 de edad sucesional (5.6%), y el menor en el grupo BM (0.2%; Cuadro 4).

**Cuadro 2.** Riqueza de mamíferos medianos-grandes estimada en 360 días-trampa (Chao2), número de especies observadas (S.obs) y completitud de la muestra (C.hat) en nueve parcelas de bosque secundario de diferente edad (años después del abandono) y tres sitios de bosque maduro (BM) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Los sitios se encuentran ordenados de forma creciente de edad de abandono; en la columna de “sitio” el número a la derecha de la letra indica la edad de abandono en años. La columna DEM indica los días efectivos de muestreo.

Sitio	DEM	S.obs	Chao2	C.hat
C3	251	8	10.4	0.46
G4	286	6	6.5	0.93
P4	242	2	2	0.75
P16	348	6	6	0.97
G17	400	5	4.8	0.87
F18	294	3	3.2	0.80
T25	372	6	6	0.95
G27	555	4	3.3	0.90
H31	369	8	8	0.93
BM1	368	10	10	0.90
BM2	313	7	7.6	0.83
BM3	374	10	9.7	0.59

**Cuadro 3.** Riqueza estimada (Chao1), número de individuos (Ab), densidad de especies (S.obs) y completitud de la muestra (C.hat) para mamíferos pequeños en bosques secundarios y sitios de bosque maduro (BM) en la Selva Lacandona, Chiapas. Los sitios se ordenan de forma creciente considerando la edad del bosque secundario (número a la derecha de las letras en la columna de “Sitio”). El símbolo (-) indica que no se pudo estimar la completitud de la muestra.

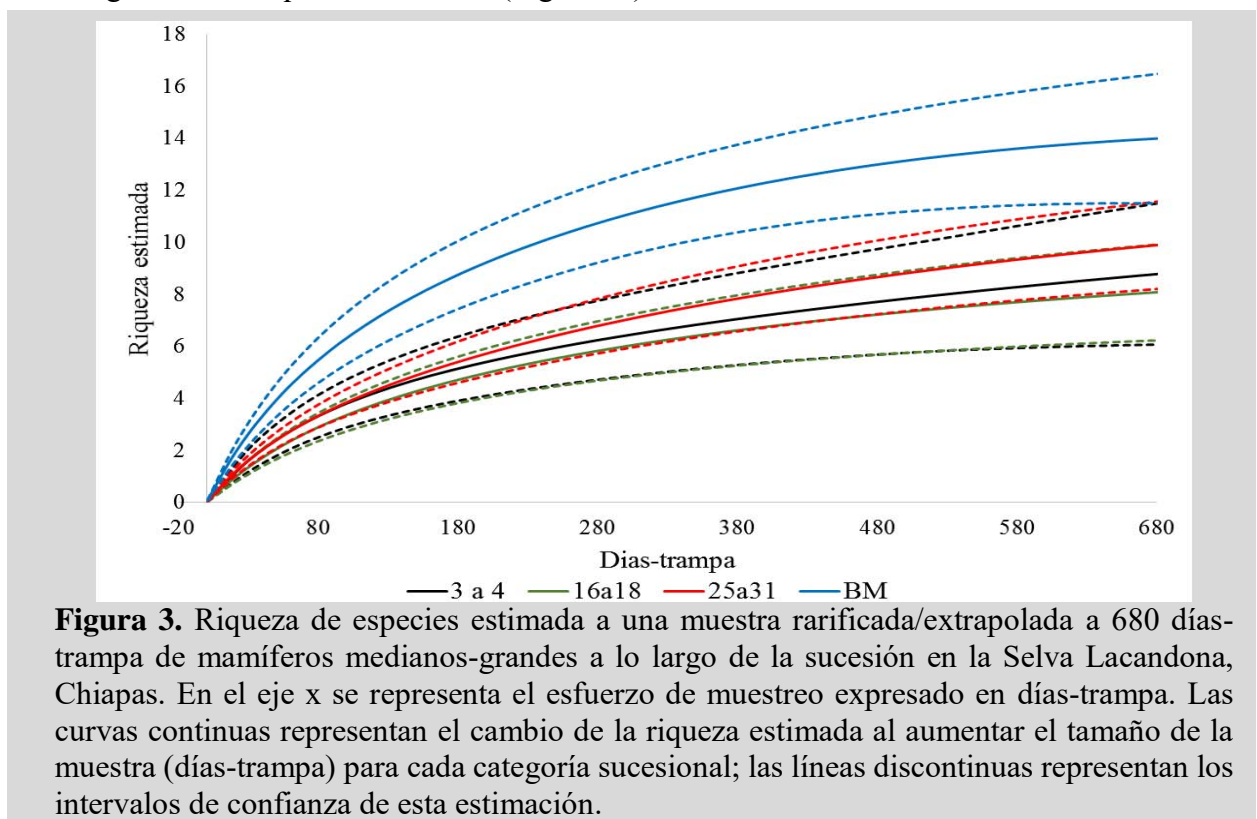
Sitio	Ab	Chao1	S.obs	C.hat
C3	22	3.0	2	-
G4	9	2.0	1	-
P16	1	1.0	1	-
g17	4	4.5	2.3	0.83
F18	0	-	0	-
t25	4	1.0	2	0.75
G27	1	1.0	1	-
H31	3	2.3	1	1
BM1	0	-	0	-
BM2	1	1.0	1	-
BM3	0	-	0	-

**Cuadro 4.** Éxito de captura (\*) de mamíferos pequeños en bosques secundarios en la región de la Selva Lacandona, Chiapas. Este índice se calculó considerando el esfuerzo de muestreo (número de noches-trampa) y el número total de individuos capturados de todas las especies.

Categoría	3 a 4	16 a 18	25 a 31	BM
Éxito de captura *	5.62	0.60	0.97	0.24
No. total de individuos	31	5	8	2
No. de especies	3	3	3	1
No. de noches trampa	552	828	828	828

## 7.2. Cambios en la estructura de los ensamblajes de mamíferos en función de la edad sucesional.

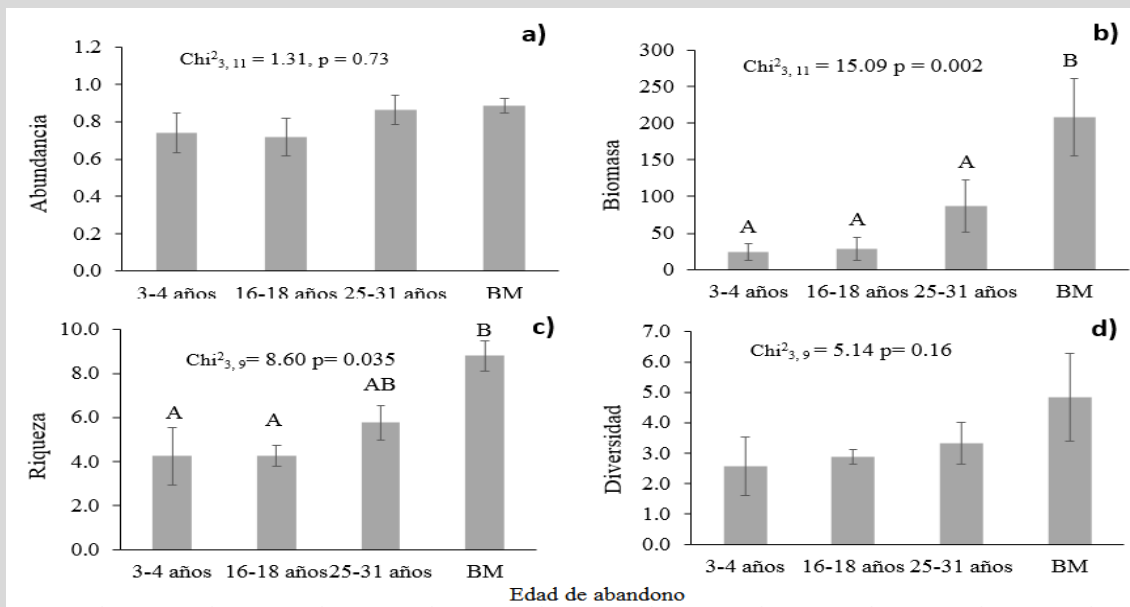
La Figura 3 muestra la riqueza de especies de mamíferos medianos-grandes por categoría sucesional rarificada/extrapolada a 680 días-trampa. Puede observarse que la riqueza de especies fue mayor en el bosque maduro respecto al resto de las categorías sucesionales. La actividad (tasa de foto-captura en 100 días-trampa/sitio) de los mamíferos medianos-grandes no varió significativamente con la edad sucesional de la vegetación (Figura 4a) ni entre los bosques secundarios ( $n = 9$ ,  $5.9 \pm 1.3$ , media y error estándar) y el bosque maduro ( $n = 3$ ,  $6.9 \pm 1.2$ ). Por su parte, la abundancia de mamíferos pequeños difirió significativamente entre las categorías sucesionales, ocurriendo los valores más altos en el bosque secundario más joven y los más bajos en el bosque maduro; los valores fueron intermedios en las otras dos categorías de bosques secundarios (Figura 5a).



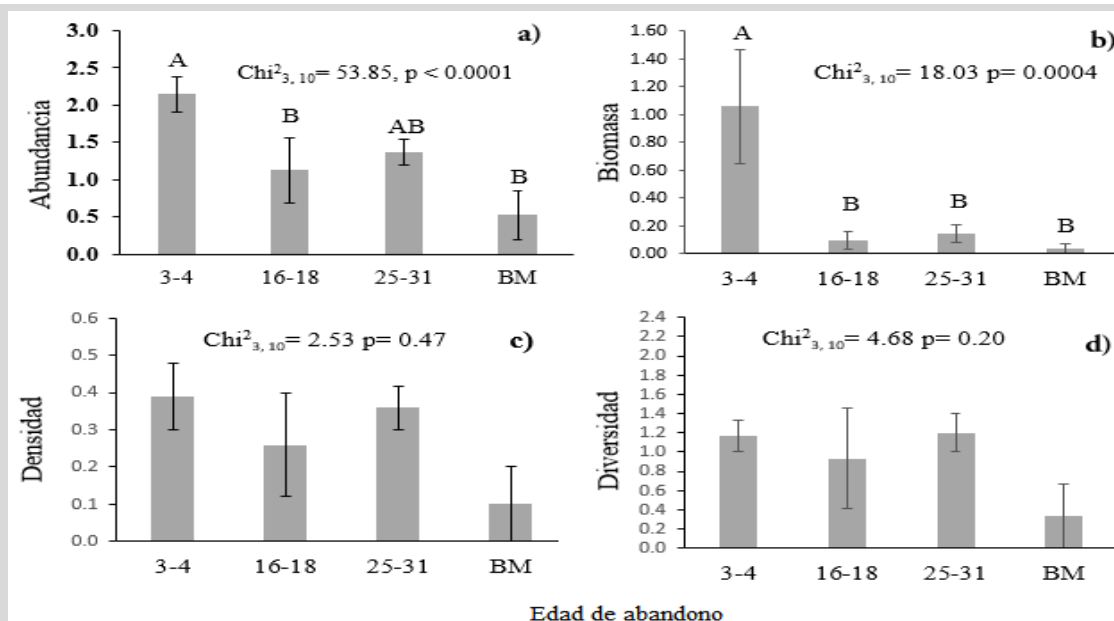
La biomasa de mamíferos medianos-grandes difirió entre las categorías de diferente edad sucesional de la vegetación, encontrándose diferencias significativas entre todas las categorías de abandono respecto el bosque maduro (Figura 4b). En contraste la biomasa de

mamíferos pequeños fue significativamente mayor en la edad más temprana de abandono, respecto a las demás categorías (Figura 5b).

La riqueza de especies estimada de mamíferos medianos-grandes mostró diferencias significativas entre las categorías sucesionales (Figura 4c), siendo significativamente diferentes las categoría de 3-4 años y 16-18 años, respecto al bosque maduro. Para el grupo de mamíferos pequeños, la densidad de especies no mostró diferencias entre categorías sucesionales (Figura 5c) y tampoco entre los bosques secundarios como grupo ( $n = 8, 1.25 \pm 0.25$ ) y el bosque maduro ( $n = 3, 0.33 \pm 0.33$ ).



**Figura 4.** Variación de atributos estructurales del ensamblaje de mamíferos medianos-grandes a través de una cronosecuencia de bosques secundarios y sitios de bosque maduro de la región Selva Lacandona, Chiapas. (a) Actividad [ $\log$  (tasa de captura en 100 días-trampa+1)], (b) biomasa total (peso de todos los animales capturados en 100 días-trampa), (c) riqueza de especies [ $\log$  (número de especies estimadas+1)] y (d) diversidad de especies. Las barras representan el valor promedio y las líneas verticales  $\pm$  un error estándar.



**Figura 5.** Variación de atributos estructurales del ensamblaje de mamíferos pequeños a través de una cronosecuencia de bosques secundarios de la región Selva Lacandona, Chiapas. (a) log (Abundancia+1), (b) biomasa (promedio en kg en 273 noches-trampa), (c) log (densidad de especies+1) y (d) diversidad de especies. Las barras representan la media por categoría de edad sucesional (años) y las líneas verticales  $\pm$  un error estándar.

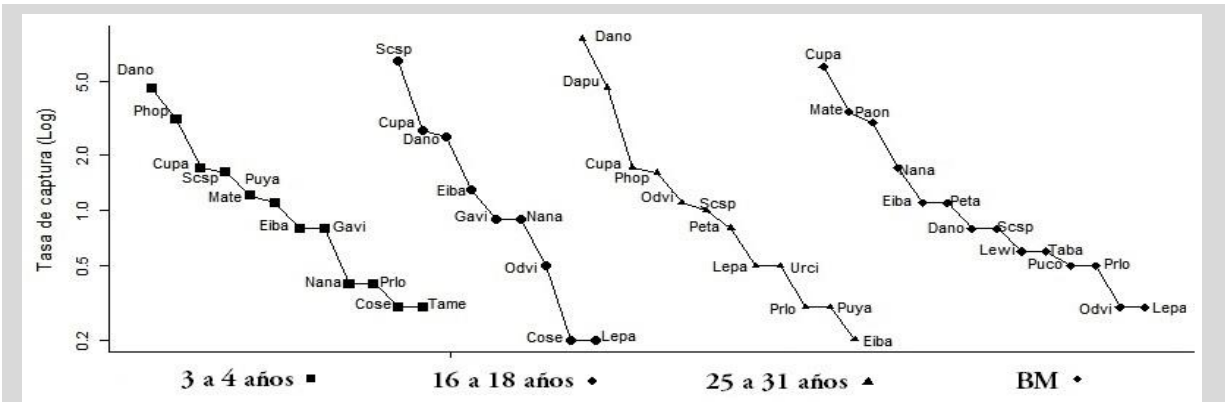
La diversidad de especies en el ensamblaje de mamíferos medianos-grandes y en el de mamíferos pequeños no varió entre las categorías sucesionales (Figuras 4d y 5d). Al comparar la diversidad de los ensamblajes de mamíferos medianos-grandes de los bosques secundarios en conjunto ( $n = 8, 2.97 \pm 0.33$ ) con el bosque maduro ( $n = 2, 4.83 \pm 1.44$ ), los segundos tuvieron una tendencia a ser más diversos ( $\text{Chi}^2 = 4.40, p = 0.036$ ). Los ensamblajes de mamíferos pequeños fueron más diversos en el bosque secundario ( $n = 8, 1.09 \pm 0.19$ ) que en el bosque maduro ( $n = 3, 0.33 \pm 0.33; \text{Chi}^2 = 4.18, p = 0.041$ ).

### 7.3. Cambio de la composición de especies con la edad sucesional de los bosques

La identidad de las especies dominantes de mamíferos medianos-grandes variaron entre las diferentes categorías sucesionales (Figura 6). En la categoría sucesional temprana (3-4 años de edad de abandono) dominaron el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) y el tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*); en la categoría intermedia (16-18 años) la ardilla (*Sciurus* sp.) y el tepezcuintle (*Cuniculus paca*); en la etapa sucesional avanzada (25-31 años) el armadillo de nueve bandas y el serete (*Dasyprocta punctata*); en el bosque maduro el tepezcuintle y el venado temazate (*Mazama temama*). Un aspecto interesante de notar es que



el armadillo, abundante en la mayoría de los bosques secundarios, fue poco abundante en el bosque maduro. Finalmente, aunque la equitatividad de las especies (promedio por categoría) no varió con la edad de abandono ( $\chi^2_{3, 9} = 1.71, p = 0.63$ ), se observó una tendencia a disminuir a lo largo de las categorías sucesionales (3 a 4:  $\bar{X} = 0.69$ ; 16 a 18:  $\bar{X} = 0.67$ ; 25 a 31:  $\bar{X} = 0.56$ ; BM:  $\bar{X} = 0.56$ ).



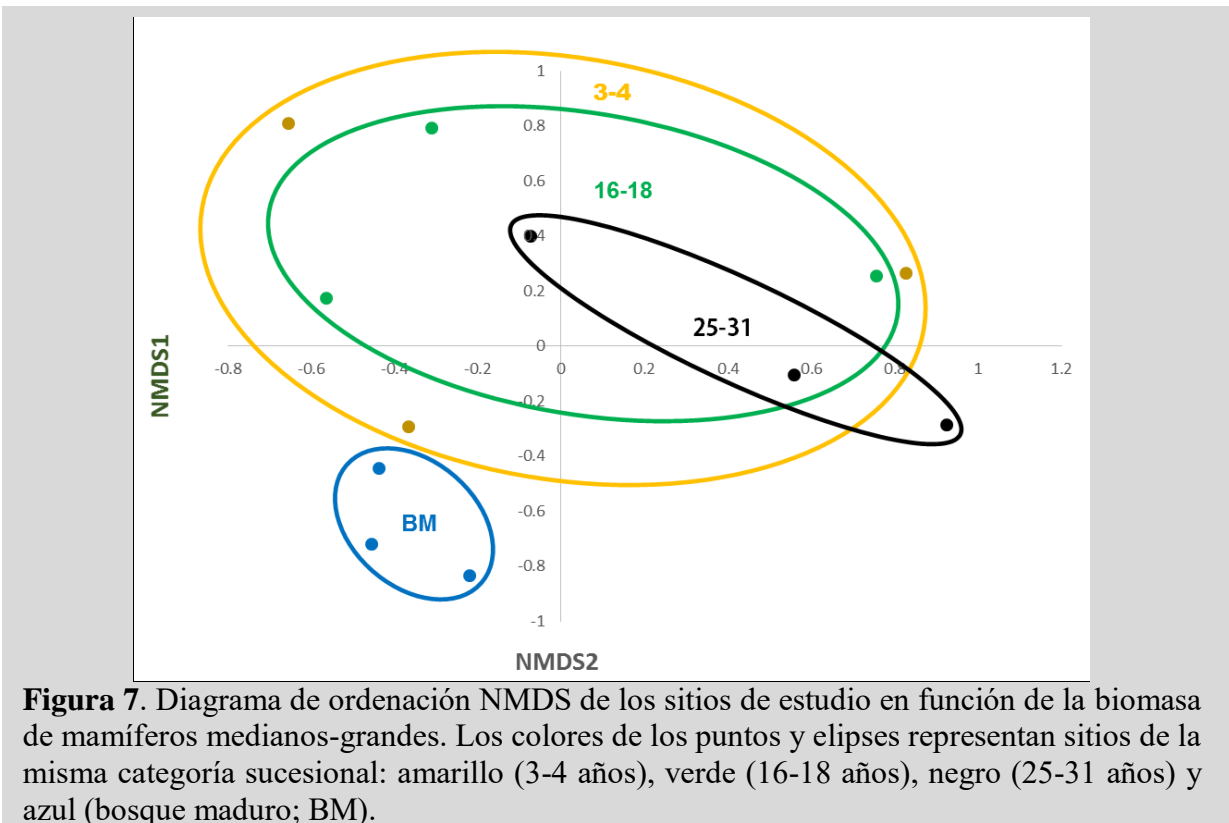
**Figura 6.** Curvas rango/abundancia de especies de mamíferos medianos-grandes en bosques de diferente categoría sucesional en la región de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Cada punto representa una especie; las etiquetas mostradas junto a cada punto representan los códigos de los nombres de las especies (ver Anexo 1).

Para el ensamblaje de mamíferos pequeños, la rata algodónera fue notablemente dominante (80.6% de los individuos capturados) en la categoría sucesional temprana, siendo reemplazada por el ratón espinoso en la categoría sucesional intermedia y por la rata arrocera en la categoría sucesional avanzada. En el bosque maduro sólo se registró a un individuo de ratón espinoso.

En el ensamblaje de mamíferos medianos-grandes, el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*) sólo se encontró en la categoría sucesional temprana; el tepezcuintle, el armadillo de nueve bandas, el viejo de monte y la ardilla (*Cuniculus paca*, *Dasypus novemcinctus*, *Eira barbara* y *Sciurus* sp. respectivamente) se encontraron en todas las categorías, mientras que el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) sólo se registró en la categoría sucesional avanzada y en el bosque maduro. Finalmente, cuatro especies (*Panthera onca*, *Puma concolor*, *Leopardus wiedii* y *Tapirus bairdii*), fueron registradas exclusivamente en el bosque maduro (Figura 6). En el caso de los mamíferos pequeños, no se encontraron especies exclusivas en ninguno de los bosques secundarios ni en el bosque maduro (Anexo 1).

El análisis NMDS logró una ordenación de los sitios de estudio con un nivel de estrés relativamente bajo (0.05). A lo largo de la dimensión-2 se separaron los sitios de bosque

maduro (BM) de aquellos de bosques secundarios ( $F_{3,11} = 8.08, p = 0.008$ ). Específicamente, se encontraron diferencias entre los bosques maduros y la categoría sucesional temprana (3-4 años;  $p = 0.02$ ), la categoría sucesional intermedia ( $p = 0.009$ ) y marginalmente con la categoría sucesional avanzada ( $p = 0.06$ ). Las tres categorías sucesionales de bosques secundarios no mostraron una separación estadísticamente significativa (Figura 7).



#### 7.4. Efecto de la estructura de la vegetación leñosa y atributos del sitio

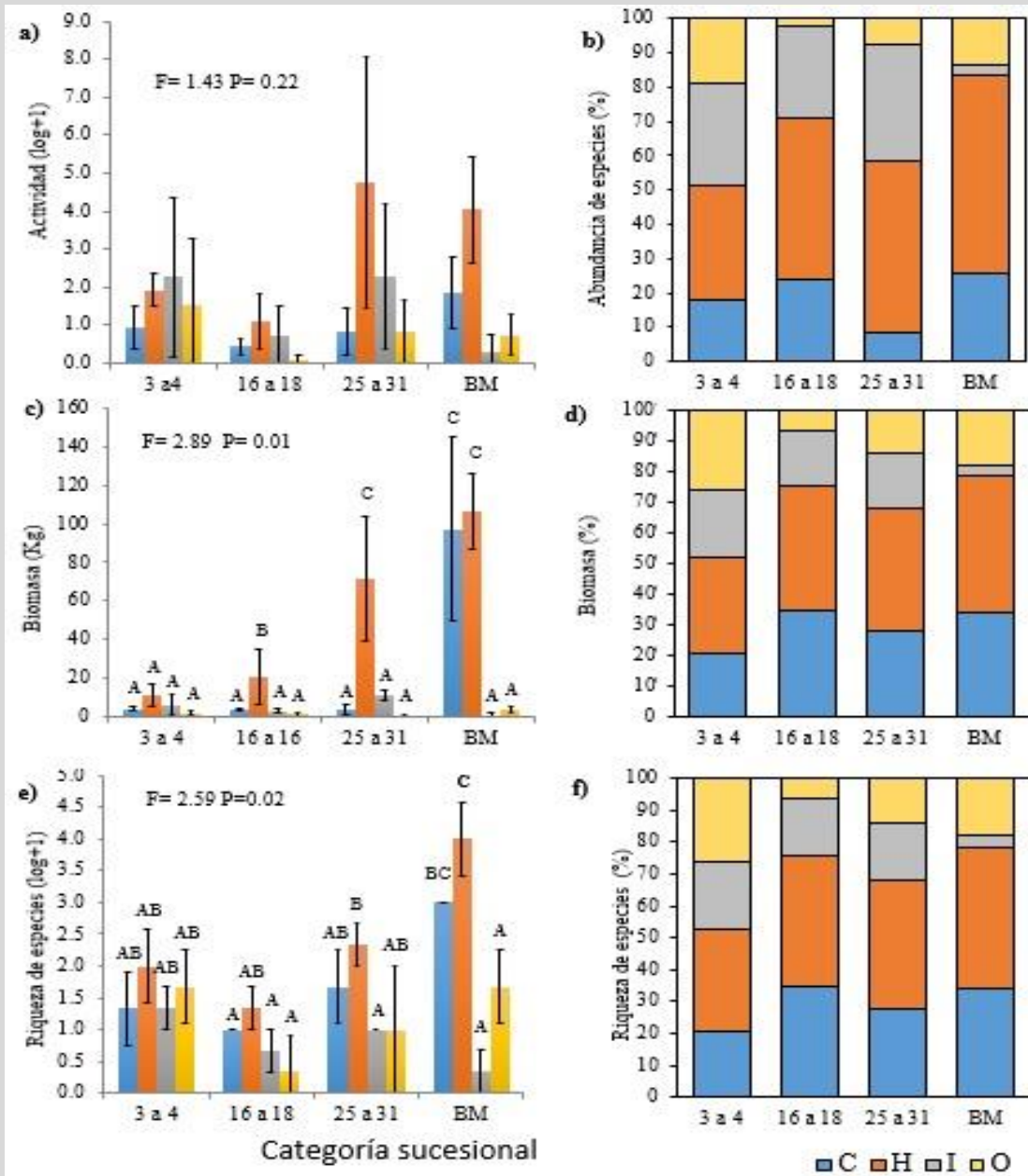
Los dos primeros componentes del PCA explicaron el 83% de la variación en los atributos de la vegetación leñosa y de la matriz de los sitios de estudio. El componente-1 (57.8%) se correlacionó de forma negativa con la riqueza de especies ( $r = 0.71, p < 0.05$ ), la diversidad de especies ( $r = 0.73, p < 0.05$ ) y el área basal ( $r = 0.80, p < 0.05$ ) de la comunidad de plantas leñosas. También se correlacionó positivamente con la distancia al camino ( $r = 0.79, p < 0.5$ ) y con la abundancia de tallos leñosos ( $r = 0.97, p < 0.05$ ). Sin embargo, los atributos de los mamíferos medianos-grandes no mostraron relación alguna con este componente. Por su parte, el componente-2 (24.9%) se correlacionó positivamente con la riqueza ( $r = 0.67, p <$

0.05) y la diversidad de especies de la comunidad de plantas leñosas ( $r = 0.66$ ,  $p < 0.05$ ). Aunque la biomasa de mamíferos medianos-grandes mostró una relación marginal negativa con este último componente ( $r = -0.62$ ,  $p < 0.10$ ), ésta relación no fue significativa.

En contraste, la abundancia y la biomasa de los ensamblajes de mamíferos pequeños mostraron una relación significativa y negativa ( $r = -0.87$ ,  $p = 0.002$  y  $r = -0.93$ ,  $p = 0.0004$ ) con el componente-1, éste último a su vez relacionado positivamente con el área basal, la abundancia, la riqueza de especies y la diversidad de especies de la comunidad de plantas leñosas y con la distancia a caminos pavimentados ( $r = 0.78$ ,  $r = 0.69$ ,  $r = 0.65$ ,  $r = 0.69$  y  $r = 0.85$ , respectivamente).

### **7.5. Estructura de gremios tróficos durante la sucesión**

La actividad de los distintos gremios tróficos no varió significativamente entre las categorías de edad de abandono ( $F_{3,11} = 1.43$ ,  $p = 0.22$ ; Figura 6a). Sin embargo, la biomasa (Figura 6b) y la riqueza de especies (Figura 6c) de los gremios sí varió entre las categorías sucesionales ( $F_{3,11} = 2.89$ ,  $p = 0.01$  y  $F_{3,11} = 2.59$ ,  $p = 0.02$ , respectivamente). Particularmente, los carnívoros mostraron una mayor biomasa y riqueza de especies en el bosque maduro, respecto al resto de las categorías sucesionales. Por su parte, los herbívoros mostraron un constante aumento en la biomasa a través de la sucesión y una riqueza de especies significativamente mayor en el bosque maduro. Los insectívoros mostraron la tendencia contraria, siendo la riqueza de especies de este gremio significativamente menor en el bosque maduro respecto a las categorías sucesionales de 3-4 y 25-31 años. Finalmente, la riqueza de especies omnívoras fue significativamente menor en la categoría de 16-18 años respecto a la categoría sucesional más joven y el bosque maduro. Además, en términos porcentuales (respecto a los totales de cada categoría sucesional), la actividad, la biomasa y la riqueza de los gremios de carnívoros y herbívoros mostraron una tendencia ascendente a través de la cronosecuencia mientras que el gremio de omnívoros e insectívoros mostraron una tendencia a disminuir (Figura 6, b, d, f).



**Figura 6.** Distribución de los valores en términos absolutos y porcentuales de la actividad (a y b) y biomasa (c y d) de gremios de mamíferos medianos-grandes y riqueza de especies de los diversos gremios (de los mamíferos de todas las tallas; e y f), a través de diferentes categorías sucesionales (años después del abandono) en la región de Marqués de Comillas en Selva Lacandona, Chiapas. Los barras representan el valor promedio ( $n = 3$ ) y las líneas verticales  $\pm$  un error estándar. Gremios tróficos: carnívoro (C), herbívoro (H), insectívoro (I) y omnívoro (O).

## **8. DISCUSIÓN**

Los resultados de este estudio indican que la actividad del ensamble de mamíferos medianos-grandes, como un todo, no varió a través de la cronosecuencia, mientras que el número de especies de este ensamblaje aumentó con la edad sucesional, alcanzando valores similares al del bosque maduro en bosques secundarios de más de 25 años de edad. Sin embargo, la biomasa fue aún menor en estos bosques secundarios que en el bosque maduro y la composición de especies en el bosque maduro fue diferente a la encontrada en el resto de las categorías sucesionales. Por su parte, la abundancia, biomasa y diversidad de especies de mamíferos pequeños (roedores) fueron mayores en los bosques secundarios más jóvenes que en el resto de categorías sucesionales. Al nivel de gremios, la riqueza de especies y la biomasa de mamíferos carnívoros y herbívoros aumentaron a través de la cronosecuencia mientras que aquella de omnívoros e insectívoros tendió a decrecer. Sólo, la abundancia y la biomasa de roedores se relacionaron con las características de la vegetación leñosa y con la matriz (distancia a caminos pavimentados). Todos estos resultados muestran: i) que el ensamblaje de mamíferos terrestres y escansoriales experimenta cambios importantes durante los primeras tres décadas de sucesión vegetal, ii) que los atributos estructurales de la vegetación leñosa y las características de la matriz analizadas no son determinantes de estos cambios y ii) que los bosques secundarios de 3-31 años de edad presentes en Marqués de Comillas no albergan a la totalidad de especies de mamíferos, principalmente a los carnívoros y herbívoros de mayor talla. A continuación se discuten estos resultados en detalle.

### **8.1. Mamíferos terrestres en la Selva Lacandona**

En la región se han registrado 37 especies de mamíferos terrestres y escansoriales (de todos los tamaños) (Medellín, 1994; Medellín y Equihua, 1998; Zarza, 2001; Cruz-Lara *et al.*, 2004; Azuara, 2005; Falconi, 2011; Garmendia, 2013; Towns, 2013; San-José, 2014; Muench y Martínez-Ramos, 2016), de las cuales, en el presente estudio se encontraron 24 de ellas (64.8% del total). Esta riqueza de especies es similar a la reportada en el único trabajo publicado sobre ensamblajes de mamíferos terrestres en bosques secundarios y maduros de la región de estudio (25 especies, Medellín y Equihua, 1998).

## 8.2. Cambios en la estructura y composición de los ensamblajes durante la sucesión

### 8.2.1. Mamíferos medianos a grandes

El hecho de que la actividad de los mamíferos medianos-grandes no varió con la edad de los bosques secundarios estudiados se debió, principalmente, a que en esos bosques la actividad del serete (*Dasyprocta punctata*), la ardilla (*Sciurus* sp.), el tepezcuintle y el armadillo de nueve bandas fue elevada. De entre estas especies destaca el armadillo, uno de los tres mamíferos que fueron más comunes en todos los bosques secundarios y cuya actividad fue notablemente menor en el bosque maduro. Este resultado también está relacionado con la falta de actividad de los grandes carnívoros en los bosques secundarios estudiados (*Panthera onca* y *Puma concolor*, ver Figura 4). Ejemplos en los que la ausencia de los depredadores tope causa el aumento en la abundancia de ciertos gremios, como el de mamíferos herbívoros de tamaño mediano, se encuentran en ecosistemas templados y boreales con el lobo gris y el oso pardo (Ripple *et al.*, 2014). Particularmente, se sabe que la disminución en la presión de depredación por la ausencia de los carnívoros grandes, junto con la gran fecundidad del armadillo de nueve bandas, ha propiciado la expansión del armadillo de nueve bandas al norte de América (Talmage y Buchannan, 1954). Además, los armadillos y los seretes tienden a proliferar en ambientes tropicales defaunados y fragmentados (Estrada y Coates-Estrada, 1994; Kosydar, *et al.*, 2014). El presente estudio muestra que estos animales se ven también favorecidos en bosques secundarios en ausencia de los grandes carnívoros.

La biomasa de la comunidad de mamíferos medianos-grandes fue significativamente mayor en el bosque maduro respecto a los bosques secundarios de todas las edades estudiadas. Este resultado es relevante ya que aunque algunas especies de talla grande como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*) aparecieron en algunos de los bosques secundarios estudiados, y aumentaron su número de visitas en los bosques secundarios de mayor edad (Figura 6), no se alcanzó una biomasa similar a aquella del bosque maduro (Figura 4). Esto se debió a la ausencia y baja actividad en los bosques secundarios de animales como el pecarí, el ocelote, el tigrillo, el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*) y el tapir (*Tapirus bairdii*), que si se registraron en el bosque maduro. Esta falta de recuperación paulatina en la biomasa no concuerda con lo reportado en otros bosques sucesionales sin actividad humana (Baker y Chesser, 2000). En este sentido, en bosques fragmentados, se ha encontrado que las especies

de talla grande ( $> 6$  kg) se vuelven menos abundantes (principalmente por la pérdida de hábitat y la cacería), mientras que las especies de talla mediana-pequeña y las especies generalistas se ven afectadas positivamente por la combinación de fragmentación y actividad humana. Las especies de talla mediana, pero fuertemente dependientes del bosque maduro, como *Leopardus wiedii* (tigrillo), representan una excepción a este patrón (Kosydar *et al.*, 2014). La falta de actividad de mamíferos de gran talla en los bosques secundarios estudiados sugiere el inicio de un proceso de defaunación en la región estudiada, tal como lo propusieron recientemente Towns y colaboradores (2015) para la parte al norte de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Ellos vincularon la baja actividad de mamíferos con la incidencia de cazadores comerciales al interior de ésta Reserva.

La riqueza de especies de los mamíferos medianos-grandes aumentó con la edad de abandono, alcanzando en la categoría sucesional más avanzada (25-31 años de abandono) valores similares a los del bosque maduro. El bosque maduro mostró la mayor riqueza de especies debido a la presencia de especies de mamíferos herbívoros (*e.g.* tapir) y carnívoros (jaguar y puma) de talla mayor. La aparición de estas especies representa un incremento en la complejidad de la red de interacciones tróficas conforme la sucesión del bosque avanza y los recursos que requieren (alimento, madrigueras, pareja, entre otros) aumentan. Por su parte, los bosques secundarios jóvenes estuvieron dominados por mamíferos medianos, primordialmente omnívoros e insectívoros. De este modo pudo notarse un recambio de especies y de gremios tróficos a través de la cronosecuencia de bosques secundarios y maduros estudiados.

El aumento de la riqueza de especies con la edad sucesional del bosque concuerda con lo encontrado por Dunn (2004) para diferentes ensamblajes faunísticos a lo largo de la regeneración del bosque; este autor propone que la fauna se recupera en un periodo de entre 20 y 40 años después del disturbio, cuando los bosques secundarios se encuentran cercanos a la fuente de especies y la tala de árboles es de escala pequeña y de baja intensidad. En el mismo sentido, Medellín y Equihua (1998) no observaron cambios en la riqueza de especies de mamíferos terrestres entre bosques secundarios de 6 años edad y el bosque maduro en la misma región del presente estudio. Es posible que la discrepancia entre los resultados de esta tesis y aquellos de Medellín y Equihua (1998) se deba a que nuestros sitios de bosque secundario joven ( $< 17$  años de edad), a diferencia de los de Medellín y Equihua, no se

encontraron cerca de remanentes grandes de bosque maduro. También es posible que en los 18 años transcurridos desde ese estudio la deforestación y la defaunación en la región haya diezmado las poblaciones de algunas especies, sobre todo aquellas de mamíferos de talla grande.

La diversidad de especies de mamíferos medianos-grandes no mostró diferencias significativas a lo largo de la sucesión a pesar del aumento en riqueza de especies, probablemente debido a que la equitatividad del ensamblaje tiende a disminuir conforme la edad de abandono aumenta. La menor equitatividad en el bosque maduro puede deberse a que los ensamblajes de mamíferos en estos sitios presentan un gran número de especies raras y una alta actividad de las más comunes, principalmente herbívoros generalistas de talla mediana-grande como el tepezcuintle y el temazate. Por ello, es probable que la riqueza de especies sea un mejor indicador del estado de conservación de este grupo faunístico que la diversidad (que además incluye la abundancia relativa de las especies). Sin embargo, al comparar la diversidad de especies de los bosques secundarios en conjunto contra el bosque maduro, se encontró que éste último fue más diverso, lo que coincide con el marcado aumento en riqueza de especies a medida que aumenta la edad sucesional.

Una causa posible de los cambios en la dominancia del tepezcuintle y del venado temazate es que estas especies han estado más fuertemente afectadas por la cacería en los bosques secundarios expuestos a las actividades humanas, mientras que en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules estos animales están legalmente protegidas. Al respecto, es sabido que estas dos especies son las más apreciadas para el consumo de su carne, y de las que también se obtiene la biomasa de cacería total mayor en toda la región de la selva Lacandona (Naranjo *et al.*, 2004). Por su parte, aunque el oso hormiguero fue reportado exclusivamente en los bosques secundarios de edad más temprana, no se consideró como un resultado que refleje una predilección por las condiciones prevalentes en esa etapa sucesional, ya que es una especie reportada como poco común en la región (Azulara, 2005, Towns, 2013).

Las diferencias en la composición de especies de mamíferos medianos-grandes entre los bosques secundarios y el bosque maduro se debió, sobre todo, a la ausencia de algunas especies que son exclusivas del bosque maduro. Estas especies poseen características que las hacen sensibles a la fragmentación, incluyendo una baja abundancia de forma natural, amplios requerimientos de dieta individuales, bajo potencial reproductivo o requerimientos



de hábitat específicos (Henle *et al.*, 2004). En la región de estudio, las especies que presentan estas características son el tigrillo (De Oliveira, 1998; Towns, 2013; Muench y Martínez-Ramos, 2016), el jaguar, el puma y el tapir centroamericano (Eisenberg, 1989). Es importante mencionar que si bien este último accede a bosques secundarios, dichos bosques se han encontrado conectados a una matriz de bosque maduro (Muench, 2001), y alejados a más de dos kilómetros de asentamientos humanos (Flesher y Ley, 1996), situaciones que no se presentaron en los sitios del presente estudio.

### **8.2.2. Mamíferos pequeños**

En general, el número de especies de roedores registrado fue bajo, en relación a las siete especies terrestres/escansoriales de mamíferos silvestres pequeños reportados en la región (Medellín, 1994; Cruz-Lara *et al.*, 2004). Sin embargo, la riqueza de especies encontrada en este estudio puede estar subestimada ya que, por ejemplo, en el género *Oryzomys* no se identificaron a los individuos registrados hasta nivel especie.

La abundancia y la biomasa elevadas de mamíferos pequeños en la categoría sucesional más joven se debió principalmente a la gran abundancia de la rata algodonera (*Sigmodon hispidus*). Esta especie fue recientemente reclasificada y la información biológica conocida de ésta especie en Centroamérica no ha sido separada de la especie a la cual estaba relacionada. Sin embargo, se sabe que *S. hispidus* prefiere pastizales, claros en el bosque y sitios con vegetación arbustiva (Reid, 1997), características que se asemejan a las de los bosques secundarios jóvenes estudiados en este trabajo. Además, la prevalencia de pastos en la categoría sucesional más temprana es una característica que favorece a otras especies de roedores del mismo gremio trófico (herbívoros) en otros sistemas (Suchomel, 2013). También se sabe que *S. hispidus* es muy agresiva contra otros roedores, a los cuales desplaza durante la temporada reproductiva (Spencer y Cameron, 1983). En otros ecosistemas, se ha encontrado que la abundancia de especies de roedores oportunistas, en las etapas sucesionales tempranas, responde principalmente a los cambios en la vegetación más que a la edad de abandono *per se* (Fox, 1996; Kelly *et al.*, 2011).

Se ha propuesto que, en general, los roedores muestran una abundancia baja en los bosques Neotropicales maduros, donde la fauna de mamíferos carnívoros medianos-grandes se encuentra en buenas condiciones de conservación (Medellín, 1992). Sin embargo, en

nuestro estudio, exceptuando a los bosques secundarios jóvenes de 3-4 años de edad, los roedores también mostraron una abundancia muy baja en los bosques secundarios. Nuestro resultado concuerda con lo encontrado en otros estudios, realizados en fragmentos de bosque maduro, en los que las tasas de captura promedio son inferiores al 2.5% (Zarza, 2001; San-José *et al.*, 2014). Es posible que la presencia de las especies de mesodepredadores (e.g. el yaguarundí, *Puma yagouaroundi*), presente en los bosques secundarios de más de 4 años de edad, pudo determinar la rápida disminución de los roedores a lo largo de la cronosecuencia (Wright *et al.*, 1994).

Los resultados respecto a la abundancia, biomasa y composición de especies de mamíferos pequeños encontrados en el presente estudio, coinciden con lo sugerido para otros bosques sucesionales, donde se propone que la abundancia de algunas especies depende de sus interacciones interespecíficas, sus habilidades de forrajeo, capacidad de migración, ámbito hogareño y nicho de condiciones abióticas (Spencer y Cameron, 1983; Fox y Fox, 2000; Suchomel, 2013). Alternativamente, se ha discutido que la abundancia reducida de roedores en bosques antropizados puede deberse al método de captura utilizado (San-José, *et al.*, 2014). Sin embargo, al realizar una prueba piloto durante el presente estudio mediante trampas de caída, que es el mejor método de muestreo sugerido para mamíferos pequeños (Pardini *et al.*, 2006), no se obtuvo registro alguno, lo que no apoya esta explicación. Además, una falla del método de muestreo no puede explicar por qué se encontraron fuertes diferencias en la abundancia de los roedores entre los bosques secundarios jóvenes y el resto de los sitios incluidos en la cronosecuencia. También es posible que un muestreo insuficiente, derivado del tamaño pequeño de las parcelas estudiadas, haya resultado en una tasa de captura muy reducida, principalmente en el bosque maduro. En estudios previos realizados en la región de estudio se han requerido esfuerzos de captura muy grandes para registrar un número considerable de especies e individuos de roedores (e. g. Zarza, 2001; 4200 noches-trampa solo en bosque maduro). Por lo tanto, la baja abundancia de mamíferos pequeños registrada en los bosques secundarios avanzados y en el bosque maduro puede deberse a que en esos hábitats los recursos que favorecen a estos animales son escasos y/o que existen enemigos naturales que mantienen a las poblaciones de roedores en bajas densidades (Fox, 1996; Kelly *et al.*, 2011).

### **8.3. Efecto de la vegetación leñosa y otros atributos del sitio sobre los ensamblajes de mamíferos**

La biomasa de mamíferos medianos-grandes se relacionó marginalmente de forma negativa con la riqueza y diversidad de especies de plantas de los bosques estudiados. Es muy probable que la riqueza y la diversidad de especies plantas no sean factores causales de la biomasa de mamíferos sino al revés, es decir, son parcialmente el resultado de la actividad de estos animales sobre la vegetación. Puede pensarse que al aumentar la biomasa de mamíferos los niveles de herbivoría aumentan, provocando una disminución en el número y la diversidad de especies de plantas, sobre todo si los mamíferos herbívoros consumen preferentemente ciertas especies de plantas. Es sabido que el efecto de la herbivoría sobre la riqueza de plantas depende en parte de la talla de los consumidores (Ritchie y Olff, 1999), lo que explica que la existencia de una relación de la diversidad de especies de plantas con la biomasa de mamíferos pero no con la abundancia de estos animales. Este resultado puede estar indicando un efecto en cascada de la defaunación, ya que la ausencia de depredadores tope (carnívoros) permite abundancias mayores de sus presas (herbívoros), quienes a su vez afectan negativamente el reclutamiento y la supervivencia de plantas (Côté *et al.*, 2004; Ripple *et al.*, 2014).

La relación negativa entre la abundancia y la biomasa de roedores con la riqueza, diversidad, abundancia y el área basal de la vegetación leñosa, es atribuible a la baja tolerancia de la rata algodonera por ambientes sombríos del sotobosque de bosques secundarios avanzados y maduros. Al avanzar la sucesión vegetal, la sustitución de especies herbáceas por leñosas modifica los atributos microclimáticos del sitio y disminuyen los recursos alimenticios usados por estos roedores (Huntly e Inouye, 1987; Fox, 1996). Finalmente, se ha sugerido que la relación positiva entre la abundancia y la biomasa de mamíferos pequeños con la distancia a caminos (relación que es frecuentemente reportada en la literatura) se deriva de una combinación entre el efecto negativo de los caminos sobre los abundancia de los depredadores de estas especies (muerte por atropellamiento) y su alta capacidad reproductiva (Fahrig y Rytwinski, 2009).

#### **8.4. Edad de abandono y su efecto en la estructura de gremios tróficos de mamíferos**

Aunque la actividad de los distintos gremios no cambió significativamente a lo largo de la cronosecuencia, sí se observó un aumento absoluto y relativo en la biomasa y la riqueza de especies, así como un aumento relativo de la actividad, de los mamíferos carnívoros y herbívoros a lo largo de la cronosecuencia (Figura 6). El aumento de los herbívoros con la sucesión vegetal fue más rápido que el de los carnívoros. Este resultado, puede ser indicativo del proceso de defaunación anteriormente discutido, y contrasta con lo observado en el Serengueti con otras especies grandes de carnívoros tope (e.g. leones y hienas; Hanby y Bygott, 1979), que de forma natural, al aumentar el número de presas herbívoras aumentan sus abundancias.

La ausencia de grandes carnívoros (jaguar y puma) en los bosques secundarios puede deberse a (por lo menos) dos razones. Primero, estos animales tienen un ámbito hogareño grande y densidades poblacionales bajas, por lo que es posible que el esfuerzo de muestreo realizado en este estudio fue reducido, espacial y temporalmente, no permitiendo su registro. Por ello, estudios futuros deberían dirigir el monitoreo de estas especies mediante métodos específicos, por ejemplo, usando cebos atrayentes en el caso de los carnívoros grandes), o aumentando sustancialmente el esfuerzo de captura. Segundo, su baja actividad puede deberse a los efectos de la caza ilegal que sufren estos animales por el conflicto que representan con el ganado (Consuelo *et al.*, 2007; Arellano, 2009, Roldán, 2012). Este hecho fue corroborado mediante entrevistas no sistematizadas que realicé a los pobladores de la comunidad, quienes indicaron que las autoridades tardan en atender sus solicitudes cuando estos conflictos se generan y que por ello matan a estos animales para proteger al ganado. Este tema es un gran problema, ya que la ganadería de vacunos representa el principal uso del terreno (86%) de los paisajes agroforestales de la región (Zermeño-Hernández, 2008).

La tendencia ascendente en la ganadería ha tenido como consecuencia el ingreso reciente del coyote, especie depredadora de ganado (Peña-Mondragón *et al.*, 2014). Se ha sugerido, que la presencia de este mesocarnívoro incrementará la percepción negativa de las comunidades hacia los carnívoros de gran talla (Peña-Mondragón *et al.*, 2014.). Debido a los atributos de la historia de vida de los grandes carnívoros antes mencionada, el riesgo de extinción local de estas especies fuera del área protegida puede aumentar si no se les protege

(Muench y Martínez-Ramos 2016). Finalmente, la baja actividad de carnívoros medianos y la ausencia de los carnívoros tope en los bosques sucesionales jóvenes pudiera ser la causa del elevado número de armadillos de nueve bandas (insectívoro-omnívoro) en esos bosques. Este armadillo es presa potencial de ocelotes y pumas, y es presa predilecta del jaguar (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Estrada, 2006).

#### **8.4. Implicaciones para la conservación**

Los cambios observados en los atributos de los ensamblajes de mamíferos medianos-grandes a lo largo de la cronosecuencia sugieren que en la región de estudio comienza a observarse un proceso de defaunación. Aunque la riqueza de mamíferos en los bosques secundarios parece recuperarse en relativamente poco tiempo (25-31 años después del abandono de los campos agrícolas), es notable el bajo nivel de biomasa de herbívoros y carnívoros y la ausencia de actividad de mastofauna mayor en los bosques secundarios. En este sentido, es urgente evitar los dramáticos efectos de la defaunación observados por Estrada y Coates-Estrada (1994) en la región de los Tuxtlas, la cual ha llevado a la extinción local de especies de mamíferos (claves en el ecosistema de bosque tropical perennifolio) en los paisajes antropizados de esa región (e.g. tapir, jaguar y puma; Coates-Estrada y Estrada, 1986).

Particularmente, ya que al interior de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules se tiene una de las poblaciones silvestres de jaguar más importantes a nivel nacional (De la Torre y Medellín, 2009), es muy preocupante la ausencia de este carnívoro, y de otros de gran talla, en los bosques secundarios del presente estudio. Al respecto, es recomendable implementar estrategias de manejo que reduzcan el conflicto de las actividades ganaderas con estos carnívoros (por ejemplo, desincentivando la ganadería en la región). También es importante desarrollar conciencia en los pobladores sobre el valor de los carnívoros en el ecosistema. Resulta importante que estas iniciativas consideren el desarrollo económico y sustentable de las comunidades y a su vez concuerden con los objetivos de la conservación. Este tema es de vital importancia. En diversos sistemas alrededor del mundo se ha observado que la disminución en las poblaciones de un gran número de carnívoros grandes, ha generado diversos efectos negativos en cascada en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas a los pertenecen (Ripple *et al.*, 2014).

Por todo lo anterior, se deben implementar estrategias diversas que mitiguen los efectos negativos hacia las especies con atributos particulares (preferencia por el bosque maduro conservado y carnívoros y herbívoros de gran masa corporal). Para ello, la creación de áreas de protección comunitarias adicionales a las existentes en la región, que coincidan con los objetivos de las Reservas de la Biosfera, pueden ser una alternativa que ayude a la protección de esta fauna sensible a las actividades humanas (Halfpter, 2011). Estudios recientes han mostrado la capacidad de reservas comunitarias para mantener especies de alta sensibilidad a la fragmentación (e.g. mamíferos de gran talla), e incluso a especies que no habían sido reportadas hace varios años al exterior de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (Muench y Martínez-Ramos, 2016).

### **8.5. Recomendaciones para futuros estudios del tema**

A fin de reforzar los hallazgos de esta investigación, se sugiere extender el muestreo a una mayor escala temporal (estudios a largo plazo de los ensamblajes) y geográfica (mayor número de sitios y tamaños de parches de la misma edad). Temporadas de muestreo más extendidas producirían datos más robustos, en particular sobre los patrones de abundancia y actividad de las especies de baja detectabilidad. De manera similar, un mayor número de réplicas espacialmente independientes, con un mayor número de estaciones de muestreo por réplica, permitirían una mayor generalidad y confiabilidad de las conclusiones obtenidas en nuestro estudio.

En futuros estudios, será importante cuantificar ciertas variables del contexto espacial de los sitios de muestreo, que no fueron consideradas en el presente estudio (e.g. conectividad, cobertura de bosques en el entorno de los sitios de muestreo, distancia a fuente principal a fuentes de las especies, entre otras; Fahrig, 2013) que pueden afectar a la estructura y composición de los ensambles de mamíferos en los bosques secundarios. En nuestro estudio no evaluamos el efecto de la cobertura forestal en la vecindad de los sitios de estudio debido a que existió un solapamiento espacial de esta cobertura entre algunos sitios de bosque secundario.

Tomar en cuenta todas estas recomendaciones podrá permitir el desarrollo de modelos predictivos sobre los cambios de los ensamblajes de mamíferos terrestres del bosque tropical perennifolio durante la sucesión vegetal en campos agropecuarios abandonados.

## **9. CONCLUSIONES**

- Los resultados del presente estudio apoyan parcialmente la idea de que existe un cambio en la estructura y composición de los ensamblajes de mamíferos terrestres y escansoriales a través de la sucesión vegetal que se da en campos agrícolas abandonados.
- La riqueza de mamíferos medianos-grandes aumenta con la edad sucesional de los sitios, alcanzando valores similares al bosque maduro en bosques secundarios de más de 25 años de edad. Así, en términos de número de especies exclusivamente, los bosques secundarios tienen un mayor valor para la conservación conforme aumenta su edad sucesional, de modo que bosques de más de 25 años serían de alta prioridad para la conservación.
- La composición de especies de mamíferos medianos-grandes difirió entre los bosques secundarios y el bosque maduro. A su vez, la biomasa de mamíferos y herbívoros fue mayor en el bosque maduro respecto a los bosques secundarios. Estos resultados son atribuibles a la escasa actividad de especies de gran tamaño corporal y a la preponderancia de especies generalistas de talla mediana en los bosques secundarios. Estos cambios determinan que la estructura de gremios tróficos de mamíferos terrestres y escansoriales se modifique durante la sucesión vegetal.
- La tasa de captura y la diversidad de especies de mamíferos medianos-grandes fue similar en los bosques secundarios y el bosque maduro. El reemplazo de especies generalistas por especialistas de bosque conforme avanza la sucesión vegetal explica esta similitud.
- Los valores de abundancia y biomasa de roedores en la región son relativamente bajos y decrecen rápidamente con la edad de abandono, alcanzando valores similares a los del bosque maduro en los bosques secundarios de más de 16 años de edad. La alta abundancia de una especie, que es favorecida por la perturbación en los bosques jóvenes, explica este patrón.

## **10. LITERATURA CITADA**

Aranda S. J., 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. CONABIO, México, D.F.

- Arroyo-Rodríguez V. y Díaz, P. A. D., 2009. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology* 71:1-16.
- Arroyo-Rodríguez V., Melo F. P. L., Martínez-Ramos M., Bongers F., Chazdon R. L., Meave J. A., Norden N., Santos B. A., Leal I. R. y Tabarelli M., 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*. DOI: 10.1111/brv.12231.
- Ávila-Cabadilla L. D., Stoner K. E., Nassar J. M., Espírito-Santo M. M., Álvarez-Añorve M. Y., Aranguren C. I., Henry M., González-Carcacia J. A., Dolabela Falcão L. A. y Sanchez-Azofeifa G. A., 2014. Phyllostomid bat occurrence in successional stages of Neotropical dry forests. *PLoS ONE* 9:e84572. DOI:10.1371/journal.pone.0084572
- Azuara D., 2005. Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en un área de la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, Distrito Federal, México.
- Baker R. J. y Chesser R. K. 2000. The Chernobyl Nuclear Disaster and Subsequent Creation of a Wildlife Preserve. *Environmental Toxicology and Chemistry* 19:1231-1232.
- Bawa K. S. y Dayanandan S., 1997. Socioeconomic factors and tropical deforestation. *Nature* 386: 562-563.
- Briani D., Palma A., Vieira E. y Heriques R., 2004. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 1023-1037.
- Cajal J. L. y Bonaventura S. M., 1998. Densidad, biomasa y diversidad de mamíferos en la Puna y Cordillera Frontal. En: Cajal J. L., García F. J. y Tecchi R. (Eds.). *Bases para la conservación y manejo de la Puna y Cordillera Frontal de Argentina, el rol de las Reservas de la Biósfera UNESCO, Uruguay*. 197-222.
- Castillo-Santiago M. A., Ricker, M. y de Jong, B. H., 2010. Estimation of tropical forest structure from SPOT-5 satellite images. *International Journal of Remote Sensing*, 31: 2767-2782.
- Castro-Luna. A., 2007. Cambios en los ensambles de murciélagos en un paisaje modificado por actividades humanas en el trópico húmedo de México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología A.C., México.



- Ceballos G. y Oliva, G., 2005. Los mamíferos silvestres de México. FCE, CONABIO, México.
- Challenger A., y Soberón J., 2008. Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México.
- Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K., y Ellison A. M., 2013. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a unified framework for sampling and estimation in biodiversity studies, *Ecological Monographs* 85: 45-67.
- Chao A., y Jost L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533-2547.
- Charles-Dominique P., 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneers plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guiana. En: Estrada A, Fleming T. H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht: Dr. W. Junk. 119–136.
- Chazdon R. L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 51-71.
- Chazdon R. L., 2014. *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press 472.
- Coates-Estrada R. y Estrada A., 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la estación de biología "Los Tuxtlas". UNAM, México.
- Colwell R. y Coddington J., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*. 345: 101-118.
- Corlett R. y Primack R. B., 2010. *Tropical Rainforest: An Ecological and Biogeographical Comparison*, Second Edition. Wiley-Blackwell Publishing, Malden, M. A. Rain Forest on each continent have distinctive assemblages of animal and plant species.
- Côté S. D., Rooney T. P., Tremblay J. P., Dussault C. y Waller D. M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 113–147.
- Crawley M. J., 2002. *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus*. New York. Wiley.
- Cruz-Lara L. E. Lorenzo C., Soto L., Naranjo E. y Ramírez-Marcial N., 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 63-81.

- Cubiña A. y Aide T. M., 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 260- 267.
- Dasgupta S., 2005. Roy's Maximum Root Criteria. *Encyclopedia of Biostatistics*. 7.
- De Jong B. H. J., Ochoa-Gaona S. Castillo-Santiago M. A., Ramírez-Marcial N. y Cairns M. A., 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, México. *Ambio* 29:504-511.
- De la Peña E. I., 2010. Estructura de la comunidad de murciélagos en parcelas de diferentes edades de sucesión en el bosque tropical húmedo de México: Implicaciones para la regeneración. Tesis de Maestría, CIEco, UNAM, México.
- De Oliveira T. G., 1998. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species* 579: 1-6.
- Dent D. H. y Wright S. J., 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. *Biological Conservation*. 142: 2833-2843.
- Dirzo R. y García M.C., 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dunn R. R., 2004. Recovery of faunal communities during forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302-309.
- Estrada C. G., 2006. Dieta, Uso de Hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la Selva Maya. Tesis de Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Estrada A., Coates-Estrada R., Meritt Jr. D., 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, México. *Ecography* 17: 229-241.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics, Vol. 1 The Northern Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Fahrig. L., 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Fahrig L. y Rytwinski T., 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14: 21.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 1993. *The Challenge of Sustainable Forest Management What Future for the World's Forests* FAO, Roma, 128 pp.

- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2010. Global Forest Resources Assessment. FAO Forestry paper 163.
- Flesher K. M. y Ley E., 1996. A frontier model for landscape ecology: The tapir in Honduras. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 119-125.
- Fox B.J. 1982. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. *Ecology* 63:1332–1341.
- Fox B. J., 1996. Long-term studies of small mammal communities in disturbed habitats of eastern Australia. En: Cody M. L. y Smallwood J. A. (Eds.). Long-term studies of vertebrate communities. Academic Press. Orlando, Florida. 467-501.
- Fox B. J. y Fox, M. D., 2000. Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 19–37. DOI: 10.1046/j.1365-2699.2000.00184.x.
- Garmendia A., Arroyo-Rodríguez V., Estrada A., Naranjo E. y Stoner, K., 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:331–344.
- Gliessman S., 1997. Agroecology. Ecological processes in sustainable agriculture. Ann Arbor Press. USA.
- Halfpeter G., 2011. Reservas de la Biosfera: Problemas y Oportunidades en México. *Acta zoológica mexicana*, 27: 177-189.
- Hanby J. P. y Bygott J. D., 1979. Population changes in lions and other predators. En: Sinclair A. R. E. y Norton-Griffiths M. (Eds.). *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. The University of Chicago Press, Chicago 249–262.
- Henle K., Davies K., Kleyer M. y Settele J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207-251.
- Hernández-Ordóñez O., Urbina-Cardona N. y Martínez-Ramos M., 2015. Recovery of Amphibian and Reptile Assemblages during Old-Field Succession of Tropical Rain Forests. *Biotrópica* 47: 377-388.
- Hidalgo-Minhart M. G., Cantú-Salazar L., González-Romero A. y López-González C. A., 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans* in Mexico and Central America. *L. Biogeography* 31: 2025-2038.

- Hirth H. F., 1959. Small Mammals in Old Field Succession. *Ecology* 40: 417-425.
- Hsieh T. C., K. H. Ma, y Chao A., 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.
- Huntly N. y Richard S., 1987. Small mammal populations of an old-field chronosequence patterns and associations with vegetation. *Journal of Mammalogy* 68: 739-745.
- Ibarra-Manríquez G. y Martínez-Ramos M., 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 161:91-112.
- IUCN, 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. <<http://www.iucnredlist.org>>. Descargada el 1 Enero 2016.
- Jones K. E., Bielby J., Cardillo M., Fritz S. A., O'Dell J., C., Orme D. L., Safi K., Sechrest W., Boakes E. H., Carbone C., Connolly C., Cutts M. J., Foster J. K., Grenyer R., Habib M., Plaster C. A., Price S. A., Rigby E. A., Rist J., Teacher A., Bininda-Emonds O. R. P., Gittleman J. L., Mace G. M., y Purvis A., 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90:2648.
- Kalka M. B., Smith A. R. y Kalko E. K. V., 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320: 71.
- Kosydar A. J., Rumiz D. I., Conquest L. L. y Tewksbury J. J., 2014. Effects of hunting and fragmentation on terrestrial mammals in the Chiquitano forests of Bolivia. *Tropical Conservation Science* 7:288-307.
- Krebs, C. J., 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman, Menlo Park, CA.
- Laurance, W. F., 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology and Evolution* 22: 65-70.
- Letnic M., Dickman C. R., Tischler M. K., Tamayo B., y Beh C. L., 2004. The responses of small mammals and lizards to post-fire succession and rainfall in arid Australia. *Journal of Arid Environments* 59:85-114.
- Lohbeck M., Poorter L., Paz H., Pla L., van Breugel M, Martínez-Ramos M. y Bongers F., 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 14: 89-96.

- Machovina B., Feeley K. J. y Ripple W. J., 2015. Biodiversity conservation: The key is reducing meat consumption. *Science of the Total Environment* 536: 419-431.
- Magurran E., 2004. *Measuring biological diversity*. Black well Publishing Company E. U.
- Medellín R., 1992. *Community ecology and Conservation of mammals in Maya tropical rainforest and abandoned agricultural fields*. Tesis de doctorado. Universidad de Florida, Gainesville, E.U.A.
- Medellín R. y Equihua M., 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, México. *Journal of Applied Ecology*. 35: 13-23.
- Melo F.P.L., Arroyo-Rodríguez V., Fahrig L., Martínez-Ramos M. y Tabarelli M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462-468.
- Mesquita A. O. y Passamani M., 2012. Composition and abundance of small mammal communities in forest fragments and vegetation corridors in Southern Minas Gerais, Brazil, *Revista de Biología Tropical* 60: 1335-1343.
- Monamy V. y Fox B.J., 2000. Small mammal succession is determined by vegetation density rather than time elapsed since disturbance. *Australian Ecology* 25: 580–587.
- Mora J. E., 2000. *Los mamíferos silvestres de Costa Rica*. EUNED, ISBN: 996831126X, 9789968311267.
- Morales J. y Sarmiento L., 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el Páramo Venezolano. *Ecotrópicos* 15:99-110.
- Muench C. y Martínez-Ramos M., 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico, *Tropical Conservation Science* 9: 178-202.
- Muscarella R. y Fleming T. H., 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*. 82: 573-90.
- Naranjo E. J., Guerra M. M., Bodmer R. E. y Bolaños J. E., 2004. Subsistence Hunting by Three Ethnic Groups of the Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Ethnobiology* 24:233-253.

- Njoroje P., Yego R., Muchane M. y Githiru M., 2009. A survey of the large and medium sized mammals of Arawale National Reserve, Kenya. *Journal of East African Natural History* 98: 119-128.
- Norden N., Angarita H. A., Bongers F., Martínez-Ramos M., Granzow-de la Cerda I., van Breugel M., Lebrija-Trejos E., Meave J., Vandermeer J., Williamson G. B., Finegan B., Mesquita R. y Chazdon R. L., 2015. Successional dynamics in Neotropical forest are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112: 26.
- O'Brien T., Kinnaird M. y Wibisono H., 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical landscape. *Animal Conservation* 6: 131-139.
- Panti-May J. A. y Macswiney M. C., Hernández-Betancourt S. F. y Valdés-Rodríguez O. A., 2014. Reproduction and postnatal development in the Yucatan vesper mouse. *Mammalia* DOI: 10.1515/mammalia-2013-0130
- Pardini R., Umetsu F. y Naxara L., 2006. Evaluating the efficiency of Pitfall traps for sampling small mammals in the Neotropics. *American Society of Mammalogists*, 87:757-765.
- Peña-Mondragón J. L., Castillo Álvarez A. y Benítez-Malvido J., 2014. First record of coyote (*Canis latrans*) in the region of the Lacandon area, Chiapas, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 30: 696-700.
- Peres C. A., Barlow J. y Laurance W. F., 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 227-229.
- Quesada M., Sanchez-Azofeifa G. A., Alvarez-Añorve M., Stoner K. E., Avila-Cabadilla L., Calvo-Alvarado J., Castillo A., Espírito-Santo M. M., Fagundes M., Fernandes G. W., Gamon J., Lopezaraiza-Mikel M., Lawrence D., Cerdeira M. L.P., Powers J. S., Neves F de S., Rosas-Guerrero V., Sayago R. y Sánchez-Montoya G., 2009. Succession and management of tropical dry forest in the Americas: Review and perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- Rabinowitz, A. R. y Nottingham B. G., 1986. Ecology and Behavior of the Jaguar *Panthera onca* in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210: 149-159.
- Radosevich S. y Holt, J., 1984. Weed ecology. Implications for vegetation management. John Wiley and Sons. New York. USA.

- Reid, F. A., 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast México. Oxford University. Nueva York. USA.
- Retana O. y Lorenzo C., 2002. Lista de los Mamíferos Terrestres de Chiapas: Endemismo y Estado de Conservación. Acta Zoológica Mexicana. 85: 25- 49.
- Ripple W. J., Estes J. A., Beschta R. L., Wilmers C. C., Ritchie E. G., Hebblewhite M., Berger J., Elmhagen B., Letnic M., Nelson M. P., Schmitz O. J., D. W. Smith, Wallach A. D. y Wirsing A. J., 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. Science 343.DOI: 10.1126/science. 1241484.
- Ritchie M. E. y Olff, H., 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory vs. additive effects. 175-204. En: Olff, H., Brown, V.K., y Drent, R. (Eds.). Herbivores: Between Plants and Predators. Blackwell, Oxford, UK.
- Robinson J. G. y Redford K. H., 1986. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. American Naturalist 128: 665-680.
- Rzedowski, J., 2006. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Salazar-Schettino, P., Bucio M., Cabrera M. y Bautista J., 1997. First case of natural infection in pigs. Review of Trypanosoma cruzi reservoirs in Mexico Mem. Inst. Oswaldo Cruz 92: 499-502.
- San-José M., Arroyo-Rodríguez V. y Sánchez-Cordero V., 2014. Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. Tropical Conservation Science 7:403-422.
- Santos J. A., 2008. Ecología de comunidades y poblaciones de pequeños mamíferos terrestres en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma Metropolitana D. F., México.
- Sarmiento R., 2004. Métodos de estimación poblacional del jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis de Maestría. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre ara Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- Scrivner J. H. y Smith D. H., 1984. Relative Abundance of Small Mammals in Four Successional Stages of Spruce-Fir Forest in Idaho. Northwest Science 58:171- 176.

- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales), 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, México (30 de Diciembre de 2010).
- Siebe C., Martínez-Ramos M., Segura-Warnholtz G., Sánchez-Beltrán S. y Rodríguez-Velázquez J., 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast México. 40-58. En: Sigmarangkir, D. (Ed.). Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3<sup>rd</sup> Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG). Maluwarman, University Press. Indonesia.
- Silvy N. J., Lopez R. R. y Peterson M. J., 2005. Wildlife marking techniques. En: Braun, C. E. (Ed). Research and management techniques for wildlife and habitats. The Wildlife Society, Inc., Bethesda, MD, U.S.A, 339-376.
- Simon N. P. P., Scwab F. E., Baggs E. M. y Cowan G. I. McT., 1998. Distribution of small mammals among successional and mature forest types in western Labrador. Canadian Field-Naturalist 112: 441-445.
- Spencer S. R. y Cameron G. N., 1983. Behavioral dominance and its relationship to habitat patch utilization by the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 13: 27-36.
- Stritar M. L., Schweitzer J. A., Hart S. C. y Bailey J. K., 2009. Introduced ungulate herbivore alters soil processes after fire. Biological Invasions 12: 313-324.
- Suchomel J., Puchart L., Čepelka L. y Heroldova M., 2014. Structure and diversity of small mammal communities of mountain forest in Western Carpathians. European Journal of Forest Research 133:481-490.
- Talmage R. V. y Buchannan G. D., 1954. The armadillo (*Dasypus novemcinctus*): a review of its natural history, ecology, anatomy and reproductive physiology. The Rice Institute Monograph in Biology XLI (2), Houston, 41: 1-135.
- Thornton D. H., Branch L. C., Sunquist M. E. 2011. The relative influence of habitat loss and fragmentation: do tropical mammals meet the temperate paradigm? Ecological Applications 21:2324–2333.



- Towns V., 2013. Aportaciones al listado de los mamíferos carnívoros del sur de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas. *Therya* 4: 627-640.
- Towns V., León-Perez R., de la Maza J. y Morató S., 2015. Mamíferos de la subcuenca del Lacantún. En: Carabias J., De la Maza J. y Cadena R., (Coords.). *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias.* Natura y Ecosistemas Mexicanos, México.
- Turner I. M. y Corlett R. T., 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- van Breugel M., Martínez-Ramos M. y Bongers F., 2006. Community dynamics during early succession in Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 663-674.
- Wilson D. E. y Reeder D. A. (Eds.), 2009. *Mammal Species of the World: a geographic and taxonomic reference*, The John Hopkins University Press, Baltimore, USA 894-1531.
- Wright, S.J., Gompper M.E. y Deleon B., 1994. Are large predators' keystone species in neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71: 279-294.
- Wright, S. J., y Muller-Landau, H. C., 2006. The future of tropical forest species1. *Biotropica*, 38: 287-301.
- Zermeño-Hernández I. E., 2008. Evaluación del disturbio ecológico provocado por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM, Michoacán, México.

## ANEXOS

### ANEXO I. Especies registradas en las distintas categorías sucesionales.

Se muestra la categorización del estado de conservación de las especies registradas en las diferentes categorías sucesionales de acuerdo a la NOM-059 de la SEMARNAT (2010) y de la IUCN (2015), además de la tendencia poblacional (TP) de las mismas: Dis= Disminuyendo, Des= Desconocida, Est= Estable e Inc= Incrementando. TC =Tasa de captura fotográfica promedio y ARSh= abundancia relativa promedio mediante el uso de trampas Sherman. Los números en las etiquetas de las columnas representan el rango de edad de abandono de los sitios de cada categoría. El símbolo X representa especies registradas cuyos valores de TC o ARSh no se reportan debido a que el método de muestreo no es considerado adecuado para estimarlos.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	Código NOM	TP	3a4		16a18		25a31		REBMA				
					O59	IUCN (IUCN)	TC	ARSh	TC	ARSh	TC	ARSh	TC	ARSh	
Artiodactyla	Cervidae	<i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792)	<i>Mate</i>	-	DD	Dis	0.40	--	--	--	--	1.13	--		
		<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)	<i>Odvi</i>	-	LC	Est	--	--	0.17	--	0.36	--	0.09	--	
Carnívora	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Peta</i>	-	LC	Est	--	--	--	0.27	--	0.36	--		
	Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	<i>Urci</i>	-	LC	Est	--	--	--	0.18	--	--	--		
		<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Lepa</i>	P	LC	Dis	--	--	0.08	--	0.18	--	0.09	--	
	Felidae	<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821)	<i>Lewi</i>	P	NT	Dis	--	--	--	--	--	--	0.20	--	
		<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Paon</i>	P	NT	Dis	--	--	--	--	--	--	1.00	--	
		<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	<i>Puco</i>	-	LC	Dis	--	--	--	--	--	--	0.18	--	
		<i>Puma yagouaroundi</i> (Lacépède, 1809)	<i>Puya</i>	A	LC	Dis	0.37	--	--	--	0.09	--	--	--	
	Mephitinae	<i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1785)	<i>Cose</i>	Pr	LC	Des	0.12	--	0.08	--	--	--	--		
	Mustelidae	<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Eiba</i>	P	LC	Dis	0.27	--	0.42	--	0.06	--	0.38	--	
		<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)	<i>Gavi</i>	-	LC	Est	0.27	--	0.29	--	--	--	--	--	
Procyonidae	<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1776)	<i>Nana</i>	-	LC	Dis	0.13	--	0.29	--	--	--	0.55	--		
	<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Prlo</i>	-	LC	Inc	0.13	--	--	0.09	--	0.18	--	--		
Cingulata	Dasypodidae	<i>Dasybus novemcinctus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Dano</i>	-	LC	Est	1.53	--	0.82	--	2.82	--	0.27	--	
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Phop</i>	-	LC	Est	1.05	1.50	--	0.33	0.54	0.33	--	--	
		<i>Marmosa mexicana</i> (Merriam, 1897)	<i>Mame</i>	-	LC	Est	--	--	--	--	--	--	X	--	
Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i> (Gill, 1865)	<i>Taba</i>	P	En	Dis	--	--	--	--	--	0.20	--		
Pilosa	Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i> (Saussure, 1860)	<i>Tame</i>	P	LC	Des	0.12	--	--	--	--	--	--		
Rodentia	Sciuridae	<i>Sciurus</i> sp.	<i>Scsp</i>	-	LC	Est	0.55	--	2.12	--	0.33	--	0.27	--	
		<i>Heteromys desmarestianus</i> (Gray, 1868)	<i>Hede</i>	-	LC	Est	--	--	--	1	--	--	--	0.33	
	Cricetidae	<i>Otodylomys phyllotis</i> (Merriam, 1901)	<i>Oph</i>	-	LC	Est	--	--	--	--	--	--	--	X	
		<i>Oryzomys</i> sp.	<i>Orsp</i>	-	--	--	--	--	1.50	--	0.33	--	1.33	--	--
			<i>Sigmodon hirsutus</i> (Burmeister, 1854)	<i>Sihi</i>	-	LC	Inc	--	12.5	--	--	--	1.00	--	--
		Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i> (Gray, 1842)	<i>Dapu</i>	-	LC	Est	--	--	--	--	1.54	--	--	--
	Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1776)	<i>Cupa</i>	-	LC	Est	0.58	--	0.90	--	0.57	--	1.98	--	

**ANEXO II. Catálogo fotográfico**



Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*)



Temazate rojo (*Mazama temama*)



Tepezcuintle (*Cuniculus paca*)



Serete (*Dasyprocta punctata*)



Puma (*Puma concolor*)



Jaguar (*Panthera onca*)



Tapir (*Tapirus bairdii*)



Pecari de collar (*Pecari tajacu*)



Cabeza de viejo (*Eira barbara*)



Zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*)



Tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*)



Coatí (*Nasua narica*)



Oso hormiguero (*Tamandua mexicana*)



Armadillo (*Dasypus novemcinctus*)



*Sciurus* sp.



Ratón de abazones (*Heteromys desmarestianus*)



Rata arrocera (*Sigmodon hirsutus*)



Extracción de madera y cacería de fauna por pobladores de la región.