

Conservación

Análisis espacial y temporal de la estructura de la comunidad de mamíferos medianos y grandes de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, en el sureste mexicano

Spatial and temporal analysis of the structure of the community of medium and large body sized mammals in the Biosphere Reserve El Ocote, southern Mexico

Gilberto Pozo-Montuy ^a, Angela A. Camargo-Sanabria ^{b, *}, Isaías Cruz-Canuto ^a,
Karla Leal-Aguilar ^c y Eduardo Mendoza ^d

^a Dirección de Investigación y Vinculación Académica, Conservación de la Biodiversidad del Usumacinta, A.C., Gregorio Méndez 65, Col. Centro, 86930 Emiliano Zapata, Tabasco, México

^b Cátedra-Conacyt, Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Zootecnia y Ecología, Periférico Francisco R. Almada Km 1, 33820 Chihuahua, Chihuahua, México

^c Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Carretera Panamericana s/n Km 1049, Barrio Cruz Blanca, 29140 Ocozacoautla de Espinoza, Chiapas, México

^d Laboratorio de Análisis para la Conservación de la Biodiversidad, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Av. San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, 58337 Morelia, Michoacán, México

*Autor para correspondencia: angela.andrea.camargo@gmail.com (A.A. Camargo Sanabria)

Recibido: 13 junio 2018; aceptado: 1 febrero 2019

Resumen

Las áreas naturales protegidas (ANP) son muy importantes para frenar el impacto antrópico. Sin embargo, es difícil medir su efectividad debido a que se carece de información de referencia. Evaluamos la variación espacio-temporal en la estructura y composición de la comunidad de mamíferos medianos y grandes (> 500 g) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) y comparamos la riqueza de especies registradas entre 2013 y 2016 vs. las especies reportadas en 1996. Además, comparamos la riqueza y la composición de especies entre la zona núcleo, la de amortiguamiento y el área de influencia. En 2,835 días cámara-trampa se registraron 19 especies (79.2% de las previamente reportadas) pertenecientes a 13 familias y 7 órdenes. *Cuniculus paca* y *Dasyprocta mexicana* fueron las especies más frecuentes. *Leopardus pardalis* y *L. wiedii* fueron más frecuentes en la zona núcleo que en la zona de amortiguamiento o área de influencia, mientras que *Didelphis virginiana* y *Nasua narica*, fueron más frecuentes en la zona de amortiguamiento o en el área de influencia que en la zona núcleo. Los muestreos multianuales son fundamentales para tener una línea base que permita evaluar el efecto de las perturbaciones sobre la biodiversidad en las ANP.

Palabras clave: Áreas naturales protegidas; Conservación de la biodiversidad; Fototrampeo; Mamíferos tropicales; Reserva de la biosfera; Riqueza de especies; Selva Zoque

Abstract

Natural protected areas stand out as one of the most important strategies to reduce anthropogenic impact. However, the assessment of their effectiveness is difficult due to a lack of baseline long-term data. We assessed the temporal and spatial variation of the medium and large body-sized mammalian community (> 500 g) in the Biosphere Reserve Selva El Ocote (REBISO) and its area of influence. We compared the species richness recorded between 2013 and 2016 vs. the species reported up to 1996. Moreover, we compared the species richness and composition of the mammalian community among the core zone, buffer zone and the influence area of the reserve. During 2,835 camera-trap days we recorded 19 mammalian species (79.2% of which previously reported) in 13 families and 7 orders. The most commonly recorded species were: *Cuniculus paca* and *Dasyprocta mexicana*. Species such as *Leopardus pardalis* and *L. wiedii* had more records in the core zone than in the buffer and influence zone, whereas *Didelphis virginiana* and *Nasua narica*, were more recorded in the buffer and influence zones than in the core zone. Multiannual surveys are greatly needed to have a baseline to assess the impact of anthropogenic perturbation on the biodiversity.

Keywords: Natural protected areas; Biodiversity conservation; Camera-trapping; Tropical mammals; Biosphere reserve; Species richness; Selva Zoque

Introducción

Existe un proceso de pérdida de la biodiversidad a nivel global sin precedentes, causado por el impacto de las actividades humanas (Ceballos et al., 2015). Si bien se requiere de una amplia gama de iniciativas de conservación y manejo para la mitigación de este fenómeno, las áreas naturales protegidas (ANP) siguen siendo una de las estrategias más importantes para lograrlo. El fin último de las ANP es preservar la biodiversidad que albergan y los procesos ecológicos que la mantienen (Conanp, 2018). Sin embargo, alcanzar este objetivo resulta cada vez más complejo debido a los efectos acumulados y sinérgicos de factores como: la deforestación, la fragmentación del hábitat, los fuegos provocados, la minería, la cacería y el cambio climático (Ruiz-Montoya et al., 2017). Resulta entonces de primordial importancia evaluar continuamente en qué medida las ANP están cumpliendo su objetivo. Para hacer esto, se requiere contar con una línea base de información detallada que permita aplicar metodologías de monitoreo como los indicadores de Presión-Estado-Respuesta en donde se detectan los factores de presión que están poniendo en riesgo elementos biológicos específicos, se diseña una estrategia para monitorearlos y en el caso de que sea necesario, se establecen medidas de mitigación (Villaseñor y Botello, 2016). Lamentablemente, en la mayoría de los casos se carece de información detallada que permita evaluar la respuesta de poblaciones y comunidades biológicas al impacto antrópico (Ahumada et al., 2011). En el caso de la fauna de mamíferos silvestres la carencia de información detallada sobre atributos de sus poblaciones y comunidades se relaciona en gran

medida con la dificultad de registrar su presencia en sus hábitats naturales. Afortunadamente, el uso cada vez más generalizado de herramientas como las fototampas ha permitido subsanar paulatinamente esta carencia de información (Rowcliffe et al., 2008; Tobler et al., 2008). No obstante, aun cuando las fototampas han demostrado ser un método muy eficiente para detectar la presencia de una amplia variedad de animales, existe la posibilidad de que algunas especies no sean detectadas debido a variaciones naturales en su abundancia o patrones de actividad. Por ejemplo, especies como los pecaríes de labios blancos (*Tayassu pecari*) realizan migraciones frecuentes por lo que en una temporada pueden registrarse en un sitio de muestreo y a la siguiente no (Fragoso, 2004). Por esta razón es muy importante contar con monitoreos de la fauna silvestre que abarquen varias temporadas e incluso años de muestreo para tener una descripción más sólida de las características de sus poblaciones y comunidades.

El impacto antrópico sobre la biodiversidad se manifiesta de distintas maneras, una de ellas es la disminución de la abundancia de las poblaciones de mamíferos silvestres que puede llegar hasta su extirpación o al extremo, hasta la extinción de especies y de los procesos ecológicos que sustentan (defaunación *sensu* Dirzo, 2001). Si bien existe evidencia de que la defaunación está afectando un número creciente de especies con características diversas (Ceballos et al., 2015), existen especies que son particularmente sensibles debido a que combinan algunos de los siguientes atributos: requerimientos de hábitat muy específicos, áreas de acción extensas, tasas reproductivas bajas y gran atractivo para los cazadores (Ojasti, 2000). En el neotrópico, este grupo de especies incluye felinos

como el jaguar (*Panthera onca*) y herbívoros de gran talla corporal como el tapir centroamericano (*Tapirella bairdii*). Por otra parte, existen especies de mamíferos que pueden responder de manera positiva a la perturbación humana porque son beneficiadas por las condiciones que se generan en los ambientes alterados (p.ej., ausencia de competidores y depredadores o incremento de alimento; Galetti et al., 2015) y porque se caracterizan por tener altas tasas reproductivas. De esta manera, la perturbación antrópica puede causar cambios en la composición de las comunidades de mamíferos silvestres que, además de reducir su diversidad, puede provocar alteraciones en procesos ecológicos importantes para el funcionamiento de los hábitats naturales (Camargo-Sanabria et al., 2015).

La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) se localiza dentro del “hotspot” de biodiversidad de Mesoamérica y constituye uno de los pocos refugios existentes en el país para poblaciones de mamíferos silvestres de talla mediana y grande (Semarnat-Conanp, 2001). La REBISO juega un papel fundamental para mantener la conectividad del hábitat entre los bosques tropicales localizados en la península de Yucatán y los ubicados en Oaxaca (Mendoza et al., 2013). A pesar de esto, la región ha sido poco estudiada en términos de su diversidad de vertebrados. Se estima que, dadas sus características, la REBISO podría albergar cerca de 138 especies de mamíferos (23% del total para México; Semarnat-Conanp, 2001). El alcanzar un mejor conocimiento de la biodiversidad que alberga esta reserva es urgente debido al impacto que diversas actividades humanas tienen en la región. Por ejemplo, la REBISO ha sido fuertemente afectada por incendios forestales de distintas magnitudes, provocados en buena medida por el uso de prácticas agrícolas deficientes, siendo uno de los más importantes el ocurrido en 1998, que afectó 19,000 ha y que se asoció con una prolongada sequía debida al efecto del fenómeno de El Niño. De manera posterior a este incendio, la tasa de deforestación anual aumentó de 0.21% (periodo 1986-1995) a 2.54% (periodo 1995-2000) (Flamenco-Sandoval et al., 2007). Además, en la reserva existe cacería ilegal para subsistencia de especies como el tepezcuintle (*Cuniculus paca*), guaqueque (*Dasyprocta mexicana*) y el pecaí de collar (*Dicotyles crassus*). Esta serie de problemáticas se han agravado debido a la invasión por personas en porciones de la REBISO, como la zona núcleo II (Navarrete-Gutiérrez et al., 1996; Pozo-Montuy obs. pers.).

En este estudio nos centramos, como una primera aproximación, en los impactos que la actividad antropogénica tiene sobre la composición de la comunidad de mamíferos medianos y grandes (> 500 g) de la REBISO y su área de influencia. En particular los objetivos del estudio fueron:

a) realizar un muestreo multianual (2013-2016) de la fauna de mamíferos medianos y grandes presentes en la REBISO y su área de influencia mediante fototrampeo; b) comparar la riqueza y composición de la comunidad de mamíferos obtenida a partir del muestreo multianual vs. el conjunto de especies cuya presencia era reportada para la REBISO en 1996, con base en inventarios faunísticos, y c) analizar las diferencias en la composición y frecuencia de captura de las especies presentes en la zona núcleo, la zona de amortiguamiento y el área de influencia de la REBISO. Nuestra expectativa es que si la REBISO está cumpliendo con su función de preservar la biodiversidad local deberían de evidenciarse pocos cambios en la riqueza y composición de especies de mamíferos medianos y grandes registradas en el muestreo multianual vs. lo reportado hasta 1996 para la reserva. Por otra parte, se esperaría encontrar diferencias entre la riqueza y la composición de la fauna entre la zona núcleo y las zonas de amortiguamiento e influencia, con la zona núcleo mostrando una mayor presencia de especies sensibles a la perturbación (p.ej., jaguar, tapir y temazate) y las zonas de amortiguamiento e influencia mostrando una mayor presencia de especies generalistas (p.ej., coaties, zorrillos, etc.).

Materiales y métodos

La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote se localiza en el sureste de México, en la porción occidental de Chiapas, entre las coordenadas 16°45'42" y 17°09'00" N, -93°54'19" y -93°21'20" O). La REBISO tiene una superficie total de 101,288 ha distribuidas entre los municipios de Ocozacoautla de Espinosa, Cintalapa de Figueroa, Tecpatán de Mezcalapa y Jiquipilas (Semarnat-Conanp, 2001). Cuenta con 2 zonas núcleo y una zona de amortiguamiento. La zona núcleo I tiene una extensión de 30,648 ha, la zona núcleo II 9,783 ha y la zona de amortiguamiento 60,856 ha. Además, existe un área de influencia en donde se establece una estrecha interacción social, económica y ecológica entre la REBISO y las comunidades locales vecinas. El área de influencia tiene una superficie de 124,531.44 ha, formando un polígono alrededor de la REBISO, el cual se definió utilizando como límites las microcuencas de los ríos: El Tigre, Cacahuano, El Encajonado, Zona Kárstica, Nezahualcoyotl, Selva Zoque, Negro, Cárdenas, La Venta, Las Láminas, El Francés, Ocuilapa y La Lucha. Además de las microcuencas, se tomaron en cuenta los tipos de tenencia de la tierra para hacer la delimitación (fig. 1; Semarnat-Conanp, 2001; Promaanp, 2012). Estas 3 zonas (núcleo, amortiguamiento y área de influencia) difieren en la composición y estado de conservación de su vegetación y grado de colonización (tabla 1; Promaanp, 2012). Siendo la zona núcleo la más

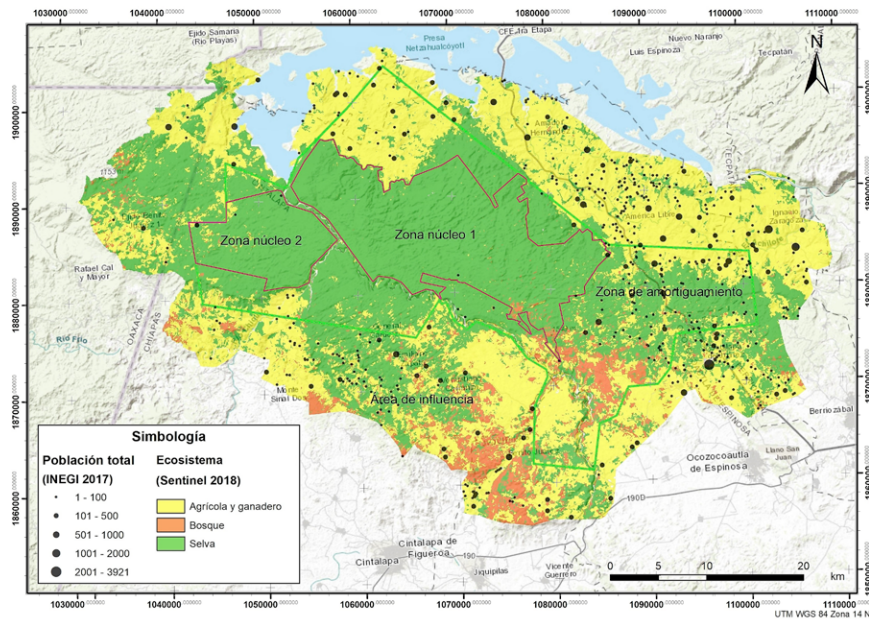


Figura 1. Mapa de ubicación y zonificación de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote en donde se muestra la extensión de diferentes usos de suelo como selvas, bosques y zonas agrícolas y ganaderas, así como la distribución de asentamientos humanos como indicadores del grado de conservación/perturbación. Elaborado por Irving Castañeda Guerrero y Oscar Godínez-Gómez.

conservada respecto a la zona de amortiguamiento, y el área de influencia la más perturbada con una mayor población humana y número de asentamientos.

La REBISO tiene una variación altitudinal que va de los 180 m hasta los 1,500 m, presentando mesetas kársticas y laderas con pendientes abruptas. El clima dominante de la reserva es cálido húmedo Am(f) con una temperatura media anual de 22 °C y una temperatura del mes más frío de 18 °C; se presentan abundantes lluvias en verano teniendo una precipitación anual que varía entre los 1,500 y 2,500 mm (García, 1988).

Para establecer la composición histórica de la fauna de mamíferos medianos y grandes (> 500 g) de la REBISO, se recopiló información de inventarios faunísticos entre 1991 y 1995. La información que conforma esta línea

base, publicada en 1996, fue generada por observaciones directas, recolecta de ejemplares y registros de huellas y restos (Navarrete-Gutiérrez et al., 1996). Del total del listado de especies, se consideraron solo aquellas que fueran factibles de ser detectadas mediante fototrampeo (i.e., terrestres o con actividad principalmente en el piso de la selva). A partir de esta revisión, se obtuvo un listado de 24 especies de mamíferos medianos y grandes reportadas para la REBISO, entre las que se incluyen 5 de las 6 especies de felinos existentes en el país y el tapir centroamericano (tabla 2). Este listado se utilizó para hacer la comparación contra los resultados del muestreo multianual. Los nombres científicos de las especies se actualizaron basándose en la taxonomía propuesta por Ramírez-Pulido et al. (2014).

Tabla 1

Indicadores del estado de conservación de las zonas núcleo, de amortiguamiento y de influencia de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Elaboración a partir de datos cartográficos de Promaanp (2012).

Indicador	Zona núcleo	Zona de amortiguamiento	Área de influencia
Porcentaje de superficie cubierta por selvas medianas y altas	97.5	55.9	29.8
Porcentaje de superficie cubierta por zonas agrícolas y ganaderas	1.7	37.4	61.9
Porcentaje de superficie cubierta por bosques	0.7	5.7	6.7
Población humana (número de habitantes)	396	7,621	33,558
Número de asentamientos humanos	5	133	391

Tabla 2

Especies de mamíferos medianos y grandes reportadas para la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote por Navarrete-Gutiérrez et al. (1996) y especies registradas durante este estudio. Se incluye información de los gremios alimentarios y el rango de peso de individuos adultos de cada especie de acuerdo a la Conabio (2018). Taxonomía basada en Ramírez-Pulido et al. (2014).

Familia/Especie	Clave	Gremio alimentario	Reportada originalmente	Este estudio	Rangos de peso (kg)
Procyonidae					
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	Basu	Omnívoro	1	0	0.6-1.6
<i>Nasua narica</i>	Nana	Omnívoro	1	1	4.1-5.4
<i>Procyon lotor</i>	Prolo	Omnívoro	1	0	5.5 -15
Mephitidae					
<i>Conepatus leuconotus*</i>	Cole	Insectívoro	1	0	1.5-2.7
<i>Conepatus semistriatus</i>	Cose	Insectívoro	0	1	1.4-3.5
Cuniculidae					
<i>Cuniculus paca</i>	Cupa	Frugívoro	1	1	7-10
Agoutidae					
<i>Dasyprocta mexicana</i>	Dame	Frugívoro	1	1	1.3-2.5
Dasypodidae					
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Dano	Insectívoro	1	1	4-8
Didelphidae					
<i>Didelphis marsupialis</i>	Dima	Omnívoro	1	1	2.0-4
<i>Didelphis virginiana</i>	Divi	Omnívoro	1	1	1.9- 2.1
<i>Philander opossum</i>	Phop	Omnívoro	1	0	0.7-1.4
Mustelidae					
<i>Eira barbara</i>	Eiba	Carnívoro	1	1	2.7- 7
<i>Galictis vittata**</i>	Gavi	Carnívoro	1	1	1.5-3.2
Felidae					
<i>Leopardus pardalis</i>	Lepa	Carnívoro	1	1	7.8-14
<i>Leopardus wiedii</i>	Lewi	Carnívoro	1	1	2.6-5
<i>Panthera onca</i>	Paon	Carnívoro	1	1	45.0- 114
<i>Puma concolor</i>	Puco	Carnívoro	1	1	34-80
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	Heya	Carnívoro	1	0	3.5-6.5
Cervidae					
<i>Mazama temama</i>	Mate	Herbívoro	1	1	12-32
<i>Odocoileus virginianus</i>	Odvi	Herbívoro	1	1	60-160
Tayassuidae					
<i>Dicotyles crassus</i>	Dicra	Herbívoro	1	1	17.0-21.6
Leporidae					
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Syflo	Herbívoro	1	0	1- 1.2
Mirmecophagidae					
<i>Tamandua mexicana</i>	Tame	Insectívoro	1	1	3.8- 8.5
Tapiridae					
<i>Tapirella bairdii</i>	Taba	Herbívoro	1	1	180- 300
Canidae					
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Urci	Omnívoro	1	1	1.8- 3.5
Total			24	19	

*Navarrete et al. (1996) lo reportan como *C. mesoleucus*, **sinonimia de *G. allamandi*

Los muestreos se llevaron a cabo en los siguientes periodos: septiembre de 2013 a marzo de 2014, septiembre de 2014 a marzo de 2015, julio de 2015 a febrero de 2016 y septiembre de 2016 a enero de 2017. En el primer periodo se establecieron 9 fototampas en la zona núcleo y una en la zona de amortiguamiento. En 2014- 2015 se colocó una fototampa en el área de influencia y 2 en la zona de amortiguamiento. En el tercer periodo (2015-2016) se aumentó el número de estaciones de fototrampeo a 14, que fueron repartidas así: una en el área de influencia, una en la zona de amortiguamiento y 8 en la zona núcleo. Finalmente, en el periodo 2016-2017 se instalaron 10 fototampas: una en el área de influencia, una en la zona de amortiguamiento y 8 en la zona núcleo (tabla 3). En algunas ocasiones, las fototampas fueron colocadas en los mismos sitios que el periodo previo.

Las fototampas se colocaron en sitios de paso y senderos de la fauna, siempre manteniendo una separación mínima entre ellas de 1 km. Se utilizaron cámaras Bushnell Trophy Camp HD y Cuddeback Black Flash E3 de 20 mega pixeles de resolución. Estos equipos se programaron para tomar una serie de 3 fotografías seguida por un video de 10 s. Su sensor se ajustó a nivel medio y se establecieron 3 minutos de inactividad entre detecciones. Estas cámaras operaron de manera continua las 24 h y se colocaron a una altura que varió de 60 a 80 cm, dependiendo de la pendiente del terreno. Las cámaras fueron revisadas mensualmente para verificar la carga de baterías y descargar la información de las memorias. Cada una de las imágenes registradas se asoció con los datos de la hora, fecha, temperatura y fase lunar correspondientes.

Se organizaron las imágenes en una base de datos con los siguientes campos: nombre científico de la especie registrada, número de estación de muestreo, fecha y hora de recolecta, tipo de vegetación y zona donde fue registrada (núcleo, amortiguamiento y de influencia). Para evitar contar cada imagen de una misma especie como un registro independiente, se agruparon las imágenes que fueron obtenidas en la misma estación y que fueron de la

misma especie dentro de intervalos de 24 h (de aquí en adelante evento). Se calculó la frecuencia de captura (FC) para cada especie usando la siguiente fórmula: número de eventos/esfuerzo de muestreo \times 100.

Para comparar la riqueza de especies registrada en los distintos periodos de muestreo, se construyeron curvas de rarefacción basadas en muestras con intervalos de confianza de 95%, usando el paquete iNEXT (Hsieh et al., 2014). Estas curvas de rarefacción se construyeron con base en el índice de diversidad verdadera de orden $q = 0$ (0D), que es equivalente a la riqueza de especies (Chao et al., 2014). Las comparaciones se hicieron con base en el esfuerzo de muestreo más pequeño pero también extrapolando al esfuerzo de muestreo más grande. Se aplicó este mismo enfoque de análisis para comparar la diversidad de la comunidad de mamíferos entre la zona núcleo de la REBISO, su zona de amortiguamiento y el área de influencia en el periodo 2015-2016, que fue el que tuvo un esfuerzo de muestreo más equitativo entre zonas (200 días-cámara en el área de influencia, 405 días-cámara en la zona de amortiguamiento y 454 días-cámara en la zona núcleo). Asimismo, se comparó la composición de la comunidad de mamíferos entre estas 3 zonas mediante curvas de rango-abundancia realizadas con base en la frecuencia de captura de cada especie y mediante un escalamiento multidimensional no-métrico y un análisis de similitud (Anosim), este último usando la función metaMSD del paquete Vegan (Oksanen et al., 2013). El escalamiento calcula un valor de estrés, escalado entre 0 y 1, que mide qué tan lejanas son las distancias en el espacio multidimensional a las distancias originales en la matriz de asociación (Borcard et al., 2011).

Finalmente, para tener una visión general de la variación en su frecuencia de captura, las especies registradas se ubicaron en una gráfica que tuvo como ejes: (i) la proporción de periodos de muestreo en los que la especie fue registrada (p.ej., 1 de 4 = 0.25 a 4 de 4 = 1) y (ii) la proporción promedio de estaciones en las que la especie fue registrada durante el estudio. Todos los análisis se hicieron con el programa R (R Core Team, 2018).

Tabla 3

Esfuerzo de muestreo (días cámara-trampa) y número de cámaras (indicado entre paréntesis) colocadas en cada periodo de muestreo y zona de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Zona	Área de influencia	Zona de amortiguamiento	Zona núcleo	Esfuerzo de muestreo
2013-2014	0	48 (1)	745 (9)	793 (10)
2014-2015	197 (1)	254 (2)	0	451 (3)
2015-2016	200 (3)	405 (4)	454 (7)	1,059 (14)
2016-2017	30 (1)	80 (1)	422 (8)	532 (10)
Total	427 (5)	787 (8)	1,621 (24)	2,835

Resultados

Con un esfuerzo de muestreo acumulado de 2,835 días-cámara, se obtuvieron 1,111 eventos de fototrampeo que incluyeron 19 especies de mamíferos terrestres pertenecientes a 13 familias y 7 órdenes. Las familias con mayor número de especies fueron Felidae (4 especies) seguida de Procyonidae y Didelphidae, con 3 especies cada una (tabla 2). Por otra parte, se obtuvo el registro de una especie que no había sido previamente reportada (*Conepatus semistriatus*) para la reserva. De manera adicional, se obtuvieron registros de 2 especies de primates (*Alouatta palliata* y *Ateles geoffroyi*). Se registraron entre 11 y 18 especies por periodo de muestreo. La riqueza registrada en este estudio corresponde a 79% de las especies de mamíferos terrestres medianos y grandes que

se esperaba encontrar con el fototrampeo en la REBISO de acuerdo con los datos reportados en 1996. El gremio alimentario con mayor número de especies fue el de los carnívoros con 6 especies, seguido de los herbívoros y los insectívoros, cada uno con 3 especies.

En general, se encontró un patrón similar de las estimaciones de riqueza de especies obtenidas en los distintos periodos tanto al hacer la comparación con el esfuerzo mínimo de muestreo, como al extrapolar al esfuerzo máximo (fig. 2a). Solo la riqueza de especies registrada durante el primer periodo de muestreo (2013-2014) fue significativamente menor que el resto (no hay traslape en los intervalos de confianza de 95%). Las especies más frecuentes en los muestreos fueron consistentemente *C. paca* y *D. mexicana*, seguidas de *Urocyon cinereoargenteus*, solo en el primer periodo (fig. 2b).

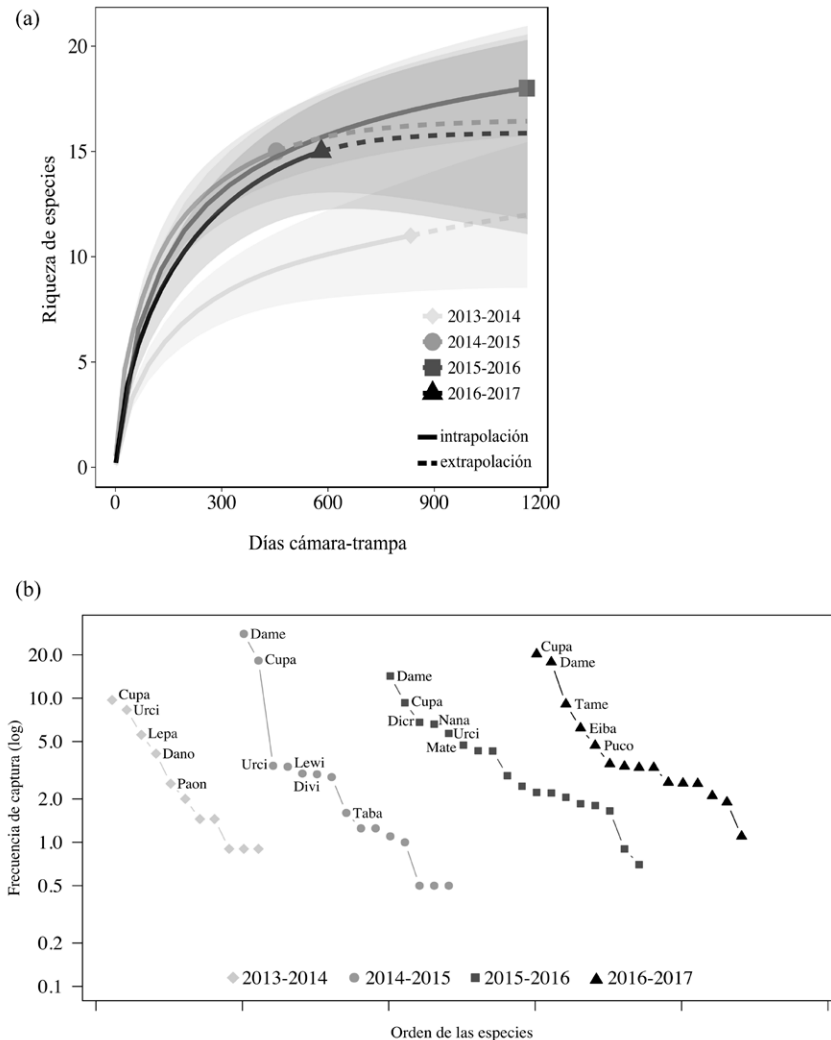
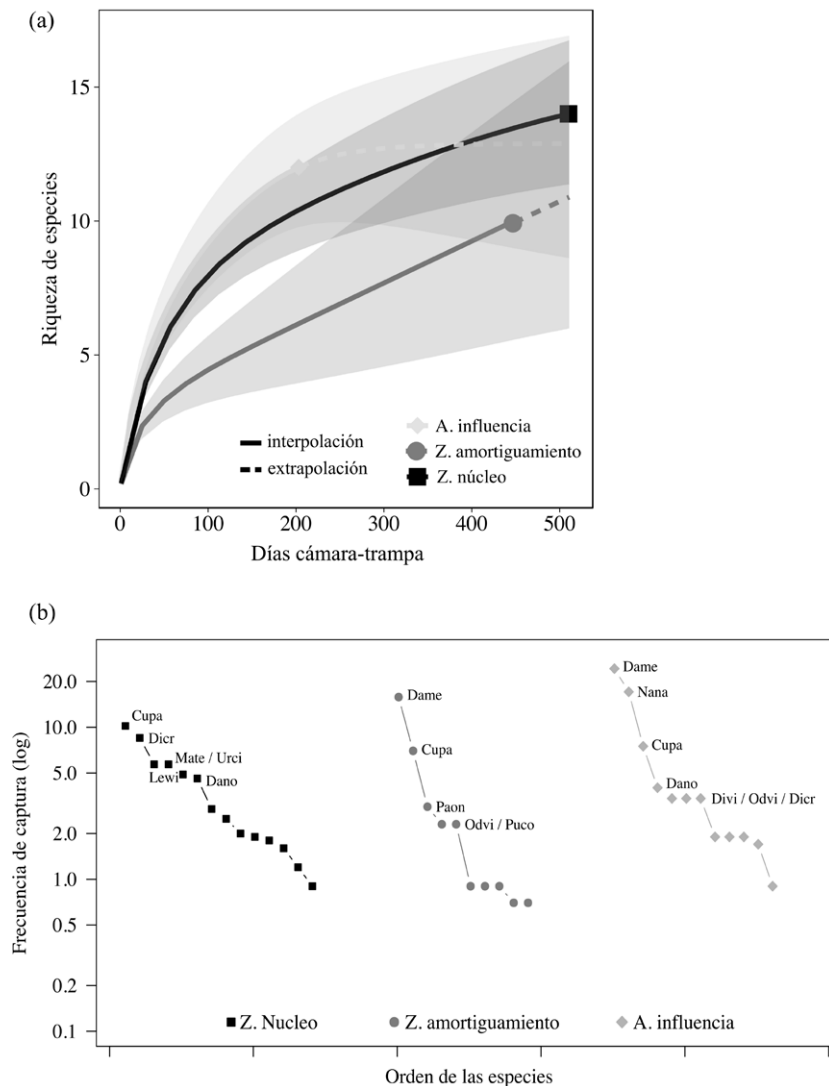


Figura 2. Comparación de la riqueza de especies de mamíferos (a) y su frecuencia de captura (b) en 4 periodos (2013-2016) de muestreo realizado en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas.

Se registraron 18 especies en la zona núcleo de la reserva, 16 en el área de influencia y 14 en la zona de amortiguamiento, en el periodo 2015-2016. La comparación de la riqueza de especies entre zonas, usando el esfuerzo de muestreo mínimo común en las curvas de rarefacción de especies, mostró que la riqueza que se alcanza en la zona núcleo y el área de influencia es muy similar (intervalos de confianza de 95% se traslapan completamente). En contraste, la riqueza de especies en la zona de amortiguamiento es claramente menor (no hay traslape en los intervalos de confianza de 95%). Este contraste disminuye cuando se usan los valores de riqueza correspondientes al esfuerzo de muestreo extrapolado. Aun así, la curva de rarefacción de especies para la zona de amortiguamiento se mantiene por debajo de las otras

2 curvas (fig. 3a). Las especies más frecuentes en la zona núcleo fueron *C. paca* y *D. crassus*; en la zona de amortiguamiento *D. mexicana* y *C. paca* y en el área de influencia, *D. mexicana*, *N. narica* y *C. paca* (fig. 3b).

La composición de especies de mamíferos difirió entre zonas de la REBISO para el periodo 2015-2016 (Anosim $R = 0.64$, $p < 0.05$; fig. 4). Solo 5 especies estuvieron presentes en las 3 zonas (*C. paca*, *D. mexicana*, *N. narica*, *Odocoileus virginianus* y *Puma concolor*). Las diferencias entre zonas parecen explicarse con base en la presencia única de ciertas especies (por ejemplo, *C. semistriatus* y *Tamandua mexicana* solo se registraron en la zona de amortiguamiento y *Eira barbara* y *Galictis vittata* solo estuvieron presentes en la zona núcleo), pero también con base en la magnitud de las diferencias en las frecuencias



Figuras 3. Comparación de la riqueza de especies de mamíferos (a) y su frecuencia relativa (b) entre las zonas núcleo, de amortiguamiento y área de influencia de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, para el periodo 2015-2016.

de captura entre zonas. Por ejemplo, la frecuencia de captura de los felinos *Leopardus pardalis* y *L. wiedii* fue entre 2 y 4 veces mayor en la zona núcleo que en la de amortiguamiento y área de influencia, respectivamente (tabla 4). Por su parte, *C. paca* y *P. concolor* tuvieron frecuencias similares entre las 3 zonas. Algunas especies generalistas sólo se registraron o tuvieron una frecuencia más alta en el área de influencia. Por ejemplo, *N. narica* tuvo una frecuencia de 17.1 eventos en el área de influencia y de solo 0.9 y 1.8 en la zona de amortiguamiento y zona núcleo, respectivamente (tabla 4).

Al combinar los datos sobre la proporción de las estaciones de fototrampeo en las que las especies fueron registradas a lo largo del estudio y la proporción de periodos en los que se observaron, fue posible distinguir algunos patrones. En primera instancia, destaca que *C. paca* fue la especie más común, ya que apareció en todos los muestreos y en más de 80% de las cámaras, en promedio (fig. 5, cuadrante I). Por otra parte, destaca un contingente de especies encabezado por *N. narica* con una alta proporción de apariciones en los muestreos (>

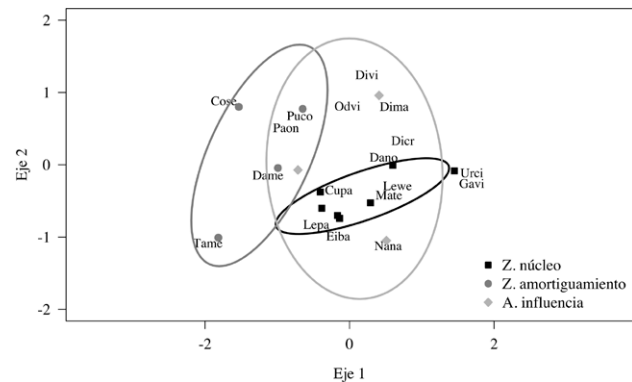


Figura 4. Ordenación de las estaciones de fototrampeo ubicadas en la zona núcleo, de amortiguamiento y área de influencia de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, con base en las frecuencias de captura obtenidas en el periodo 2015-2016. Estrés = 0.11. Para la clave de las especies, ver tabla 2. Prueba Anosim, $R = 0.64$, $p = 0.001$.

Tabla 4

Frecuencia de captura de las especies de mamíferos terrestres registradas en el periodo 2015-2016 en las 3 zonas de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Especie / zona	Área de influencia	Zona de amortiguamiento	Zona núcleo
<i>Conepatus semistriatus</i>	--	0.7	--
<i>Cuniculus paca</i>	7.5	7.0	10.2
<i>Dasyprocta mexicana</i>	24.4	15.8	1.9
<i>Dasyplus novemcinctus</i>	4.0	--	4.6
<i>Dicotyles crassus</i>	3.4	--	8.5
<i>Didelphis marsupialis</i>	1.7	--	2.0
<i>Didelphis virginiana</i>	3.4	0.7	--
<i>Eira barbara</i>	--	--	1.7
<i>Galictis vittata</i>	--	--	2.9
<i>Leopardus pardalis</i>	--	0.9	2.6
<i>Leopardus wiedii</i>	1.9	--	4.9
<i>Mazama temama</i>	1.9	--	5.7
<i>Nasua narica</i>	17.1	0.9	1.8
<i>Odocoileus virginianus</i>	3.4	2.3	0.9
<i>Panthera onca</i>	0.9	3.0	--
<i>Puma concolor</i>	1.9	2.3	1.2
<i>Tamandua mexicana</i>	--	0.9	--
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	--	--	5.7
Total de especies	12	10	14
Esfuerzo de muestreo (días cámara-trampa)	200	443	502

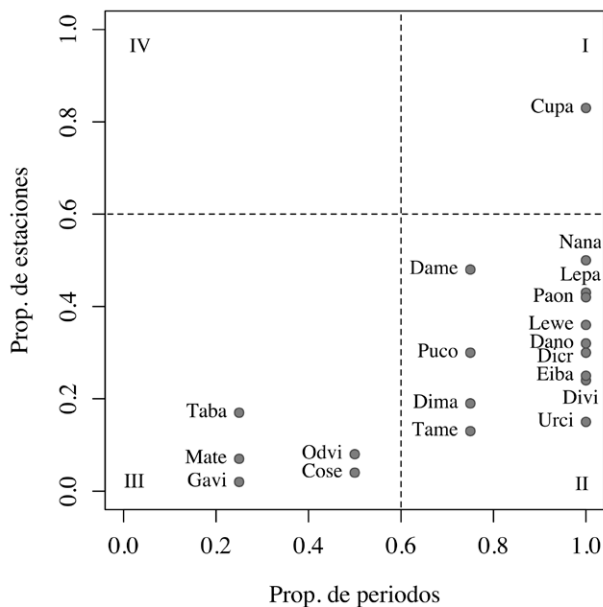


Figura 5. Frecuencia de las especies de mamíferos registradas en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, de acuerdo con la proporción promedio de estaciones de fototrampeo y la proporción de los periodos de muestreo en los que fueron registrados.

60%) pero con registros en una proporción relativamente baja (< 50%) de las cámaras de cada muestreo. Dentro de este contingente, se incluyeron los depredadores tope *P. onca* y *P. concolor*, junto con mesodepredadores como: *L. pardalis*, *L. wiedii*, *E. barbara* y *U. cinereoargenteus*. También se incluyeron *Didelphis virginiana* y *D. marsupialis*, *Dasyurus novemcinctus*, *D. crassus* así como *D. mexicana* y *T. mexicana* (cuadrante II). Finalmente, fue posible distinguir un grupo de especies raras que incluye al carnívoro *G. vitatta*, el insectívoro *C. semistriatus* y 3 herbívoros de gran tamaño: *T. bairdii*, *Mazama temama* y *O. virginianus* que fueron registradas en menos de 20% de los periodos y de las estaciones de fototrampeo (cuadrante III). No hubo especies que se ubicaran en el cuadrante IV, es decir, que fueran registradas en un solo periodo pero en una alta proporción de las estaciones de muestreo (i.e., > 0.5; fig. 4).

Discusión

De las 24 especies de mamíferos medianos y grandes que se esperaba encontrar por fototrampeo en la REBISO, se lograron registrar 19 (79.2%). Entre las especies registradas se incluyó el zorrillo *C. semistriatus*, que no aparece en el listado de mamíferos de la REBISO

realizado en 1996. Además, se obtuvo el primer registro videográfico del tapir centroamericano (<https://youtu.be/PXNM7CYV0J0>), una especie para la que no se contaba con evidencia formal de presencia en la REBISO desde 1977 (Álvarez-del Toro, 1977). Asimismo, es de destacar las altas frecuencias de captura de felinos como *L. pardalis*, *P. onca*, *L. wiedii* y *P. concolor*. Por el contrario, existen otras especies que no fueron registradas pero que están enlistadas en el plan de manejo de la REBISO, incluyendo *Bassariscus sumichrasti*, *Conepatus leuconotus*, *Herpailurus yagouaroundi* y *Sylvilagus floridanus*. Esto pudo deberse a que en el muestreo no se incluyeron hábitats como pastizales inducidos o vegetación altamente fragmentada en donde suelen registrarse algunas de estas especies. Es posible también, que estas especies tengan ya abundancias muy bajas en el área de estudio y que para detectarlas sea necesario un esfuerzo de muestreo mucho mayor o que por sus hábitos (p.ej., especies que también se mueven en la copa de los árboles) se requiera de métodos complementarios como cámaras trampa en el dosel, estaciones olfativas, búsqueda de huellas y rastros, y entrevistas a pobladores locales.

La riqueza de mamíferos terrestres medianos y grandes (> 500 g, n = 19) registrada en este estudio, es comparable a la encontrada en otros muestreos realizados en áreas protegidas en bosques tropicales del sur de México, en donde se han utilizado metodologías de muestreo similares a la empleada para este trabajo. Por ejemplo, en la zona núcleo I de la Reserva de la Biosfera el Triunfo, se han reportado 16 especies (Cornejo-Solchaga, 2015) y en los Petenes en Campeche, 13 especies (Hernández-Pérez et al., 2015). Asimismo, en la Reserva Montes Azules, en la región de la Lacandona en Chiapas, en los Chimalapas y en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca, que son regiones identificadas como de alta diversidad mastofaunística, se ha registrado una riqueza de especies similar a la registrada en la REBISO (20, 19 y 20 especies, respectivamente; Azuara, 2005; Cortés-Maciél y Briones-Salas, 2014; Lira-Torres y Briones-Salas, 2012).

La riqueza de mamíferos medianos y grandes registradas en la REBISO es a su vez comparable, e incluso mayor, a la registrada en estudios realizados en otros bosques tropicales de Centro y Sudamérica (basados también en el uso de fototrampeo y con duraciones de por lo menos 1 año de muestreo). Por ejemplo, en la Reserva de la Biosfera Río Plátano en Honduras, Gunthier y Castañeda (2013) registraron 14 especies de mamíferos medianos y grandes; en los bosques de San Lorenzo y Pagaibamba en el norte de Perú, Jiménez et al. (2010) registraron 8 especies y De Souza-Martins et al. (2006) registraron 16 en el Bosque Nacional Caxiuana en Brasil. Solo las selvas de tierras bajas, al oeste del Ecuador, superan la riqueza registrada

en la REBISO con 23 especies de mamíferos grandes y medianos (Blake y Loiselle, 2018). Por otra parte, los muestreos estandarizados de fototrampeo, que el grupo TEAM (Tropical Ecology Assessment and Monitoring Network) ha realizado en comunidades de mamíferos tropicales en Uganda, Tanzania, Indonesia, Laos, Surinam, Brasil y Costa Rica, han registrado una riqueza de entre 13 y 28 especies, con un promedio de 21 (Ahumada et al., 2011). Tomando estos datos como referencia, se confirma que la REBISO puede ser considerada como un sitio de alta importancia para la conservación de la diversidad de mamíferos medianos y grandes a nivel mundial.

En este estudio, se encontró que las especies más comunes fueron: *C. paca*, *D. mexicana* y *N. narica*. Este resultado concuerda con lo hallado en otras regiones tropicales de México y del neotrópico (Blake y Loiselle, 2018; Cornejo-Solchaga, 2015; Lira-Torres y Briones-Salas, 2012). *C. paca* y *D. mexicana* son especies que pueden ser abundantes a pesar de que son altamente cazadas (Gallina et al., 2012; Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2013). Por ejemplo, se han calculado densidades entre 0.2 a 1 ind./ha y tasas de extracción de 488 ind./año en el Parque Estatal de la Sierra en Tabasco (Pozo-Montuy et al., 2018). Por su parte, *N. narica* es una especie gregaria que forma grupos numerosos (Valenzuela, 2005), lo que en combinación con sus hábitos de alimentación omnívora, el tamaño grande de sus camadas y su alta capacidad reproductiva, le puede conferir la capacidad de tolerar el impacto antrópico (Yupanqui-Castañeda, 2005). Por el contrario, en la REBISO hay especies raras como *T. bairdii*, la cual se registró en un solo periodo y posee una frecuencia de captura muy baja. Esto contrasta con el hecho de que en otros bosques tropicales de la región (p. ej., la Reserva de la Biosfera Montes Azules, los Chimalapas y la Reserva de la Biosfera El Triunfo), el tapir es una especie con una frecuencia de captura relativamente alta (Azuara, 2005; Carbajal-Borges et al., 2014; Cornejo-Solchaga, 2015; Pérez-Irineo y Santos Moreno, 2016). Esta baja frecuencia podría deberse a los incendios de 1998, que afectaron más de 19,000 ha en la reserva y a los eventos de cacería que se registran en el corredor existente entre la región de los Chimalapas en Oaxaca y la REBISO.

Por otra parte, encontramos que la frecuencia de captura de especies sensibles a los cambios de uso de suelo como *M. temama*, *L. pardalis* y *L. wiedii* fue menor en la zona de amortiguamiento y área de influencia que en la zona núcleo, mientras que especies generalistas como *D. virginiana* y *N. narica*, fueron más frecuentes en las zonas de amortiguamiento y de influencia. De manera similar, Ahumada et al. (2011) observaron una disminución de la riqueza, diversidad y ocupación de especies de mamíferos

en paisajes con mayor grado de fragmentación del bosque tropical.

Estudios multianuales, como el presentado aquí, son importantes para contar con una línea base a partir de la cual entender las tendencias de cambio de las comunidades de vertebrados en bosques tropicales (Pitman et al., 2011). Aunque hay ciertos avances en la evaluación de poblaciones de aves (Blake y Loiselle, 2015; Blake et al., 2017), los estudios multianuales con mamíferos son raros (Blake y Loiselle, 2018). Sin embargo, debido al constante impacto de las perturbaciones antrópicas (e.g., caza, actividades extractivas, desarrollo de carreteras y cambio en el uso del suelo), surge la necesidad de contar con estudios que evalúen indicadores de la biodiversidad en escalas temporales y espaciales amplias y usando métodos estandarizados (Brodie et al., 2015). Este trabajo es el primer estudio multianual para mamíferos medianos y grandes de la REBISO, aplicando la metodología de fototrampeo. En este sentido, es un esfuerzo que sienta las bases para contar con indicadores de la efectividad de la REBISO a largo plazo. El monitoreo a largo plazo podría ampliarse para evaluar otros elementos de la diversidad, por ejemplo, incluir la colocación de fototampas en el dosel para el registro de mamíferos arborícolas (Méndez-Carvajal, 2014). Asimismo, se podría documentar la tasa de remoción de frutos por mamíferos frugívoros tanto en el piso de la selva como en el dosel (Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016) para tener un indicador del rol funcional del gremio de los frugívoros y con esto, dar seguimiento a procesos ecológicos característicos de los bosques tropicales. Por ejemplo, algunos estudios realizados en la cercana región de la selva Lacandona en el estado de Chiapas, muestran que especies como *T. bairdii* y *T. pecari* (registradas con muy baja frecuencia en este estudio o totalmente ausentes) están entre los consumidores más importantes de los frutos que se acumulan en el piso del bosque en el caso de especies como la palma *Attalea butyraceae* y el árbol *Pouteria sapota* (Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016; Martínez-Delgado, 2017). De esta manera, existe la posibilidad que aún en las porciones de bosque en la REBISO que presentan un dosel en buen estado de conservación, se presenten procesos de cambio en su potencial de regeneración de la vegetación, asociado a la extinción ecológica de algunas especies animales como el tapir. Esta es una línea de investigación que requiere atención y estudios específicos en la REBISO como se ha hecho en otros sitios (Camargo-Sanabria et al., 2015).

Las diferencias observadas en la composición de la comunidad de mamíferos en las distintas zonas dentro de la REBISO y en su área de influencia, pueden tener implicaciones profundas para la conservación de la biodiversidad. Es por ello, que es muy importante

establecer y manejar el área de influencia con el fin de reducir o mitigar los impactos humanos hacia dentro de las reservas tomando en cuenta la heterogeneidad del paisaje que les rodea (Seiferling et al., 2011), las funciones y procesos ecológicos, así como la gestión del uso humano a nivel regional y su efecto de borde (Alexandre et al., 2010; Hansen y Defries, 2007). Nuestros resultados apuntan a que hay una relación entre el grado de actividad humana y la composición de especies de mamíferos. La presencia de las especies más frecuentes no mostró mayor variación entre periodos de muestreo, pero sí las especies exclusivas de las zonas núcleo. Esto indica que si las zonas núcleo son afectadas, se podría perder un componente muy importante de la comunidad de mamíferos.

Respecto a implicaciones de manejo, la presencia en la REBISO de especies de mamíferos que han sido extirpadas en otras áreas del país justifica la aplicación de estrategias de conservación como el de las Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMAS). Esta estrategia es posible emplearla con especies relativamente abundantes como *C. paca*, *D. mexicana* y *D. crassus* con fines de aprovechamiento sustentable y para especies bandera como *P. onca* con fines de conservación, lo que ayudaría a proteger su hábitat y a impedir su desaparición y la de otras especies (Pozo-Montuy et al., 2017). Es urgente de igual manera, contar con un mayor apoyo por parte de las autoridades locales y federales para frenar los eventos de invasión por comunidades humanas a las zonas núcleo de la reserva y, en la medida de lo posible, revertirlas.

Finalmente, los análisis más recientes sobre escenarios de cambio climático para la región donde se encuentra la REBISO predicen que en el año 2039 será más cálida y seca de lo que es actualmente, con un aumento mínimo de 0.19 a 0.87 °C en la temperatura máxima promedio anual, de 0.41 a 1.03 °C en la temperatura media promedio anual y de 0.58 a 1.16 °C para la temperatura mínima promedio anual. De manera asociada, Manzanilla-Quñones y Aguirre-Calderón (2017) estiman que en 31% de la superficie de la REBISO podría incrementarse la incidencia de incendios. Estas condiciones seguramente aumentarán la presión existente sobre las poblaciones de mamíferos silvestres, haciendo aún más importante contar con datos sólidos sobre los cambios en la riqueza y composición de sus comunidades.

Agradecimientos

GPM agradece a los colaboradores de COBIUS A.C. por el apoyo técnico en el muestreo de fototrampas, principalmente a Irving Castañeda Guerrero, Braulio Pinacho Guendulain, María Inés Trejo Bellido, Laura Acebes Sainz, Saúl A. de la Cruz Córdova, Luis A. Domínguez,

Luis F. Martínez, Pablo L. Guzmán y de manera especial, a los Grupos de Monitoreo Comunitario de la REBISO. Oscar Godínez Gómez colaboró con la caracterización espacial de las zonas de la REBISO. Durante la realización de este artículo, los autores contaron con el apoyo del Sistema Nacional de Investigadores del Conacyt. Este proyecto fue financiado por el Programa de Monitoreo Biológico 2013-2014 y Programas de Conservación de Especies en Riesgo 2015-2016 de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas de México. Se reconoce el apoyo de la Dirección de la REBISO por medio de Roberto Escalante López.

Referencias

- Ahumada, J. A., Silva, C. E., Gajapersad, K., Hallam, C., Hurtado, J., Martin, E. et al. (2011). Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2703–2711. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0115>
- Alexandre, B., Crouzeilles, R. y Viveros-Greille, C. E. (2010). How can we estimate buffer zones of protected areas? A proposal used biological data. *Naturaleza y Conservación*, 8, 165–170. <https://doi.org/10.4322/natcon.00802010>
- Álvarez-del Toro, M. (1977). *Mamíferos de Chiapas. Serie Científica*. Tuxtla Gutiérrez: Instituto Chiapaneco de Cultura, Gobierno del Estado de Chiapas.
- Azuara, S. D. (2005). *Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en un área de la Selva Lacandona, Chiapas (Tesis)*. Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- Blake, J. G. y Loiselle, B. A. (2015). Enigmatic declines in bird numbers in lowland forest of eastern Ecuador may be a consequence of climate change. *PeerJ*, 3, e1177. <https://doi.org/10.7717/peerj.1177>
- Blake, J. G. y Loiselle, B. A. (2018). Annual and spatial variation in composition and activity of terrestrial mammals on two replicate plots in lowland forest of eastern Ecuador. *PeerJ*, 6, e4241. <https://doi.org/10.7717/peerj.4241>
- Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K. y Romo, D. (2017). Long-term variation in abundance of terrestrial mammals and birds in eastern Ecuador as measured by photographic rates and occupancy estimates. *Journal of Mammalogy*, 98, 1168–1178. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx046>
- Brodie, J. F., Giordano, A. J., Zipkin, E. F., Bernard, H., Modh-Azlan, J. y Ambu, L. (2015). Correlation and persistence of hunting and logging impacts on tropical rainforest mammals. *Conservation Biology*, 29, 110–121. <https://doi.org/10.1111/cobi.12389>
- Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. New York: Springer.
- Camargo-Sanabria, A. A., Mendoza, E., Guevara, R., Martínez-Ramos, M. y Dirzo, R. (2015). Experimental defaunation of

- terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understory diversity. *Proceedings of Royal Society B*, 282, 20142580. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2580>
- Camargo-Sanabria, A. A. y Mendoza, E. (2016). Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*, 73, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.02.005>
- Carbajal-Borges, J. P., Godínez- Gómez, O. y Mendoza, E. (2014). Density, abundance and activity patterns of the endangered *Tapirus bairdii* in one of its last strongholds in southern Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7, 100–114. <https://doi.org/10.1177/194008291400700102>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. y Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. et al. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2018). *100 años de conservación en México: Áreas Naturales Protegidas de México*. Ciudad de México: Semarnat/ Conanp.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2018). *Naturalista*. Consultado en Febrero 2018 en: <https://www.naturalista.mx/taxa>
- Cornejo-Solchaga, A. (2015). *Un análisis de la diversidad y abundancia de mamíferos terrestres en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas (Tesis)*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- Cortés-Maciél, M. y Briones-Salas, M. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62, 1433-1448. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.13285>
- De Souza-Martins, S., Sanderson, J. G., de Sousa, J. y Silva, J. (2006). Monitoring mammals in the Caxiuana National Forest, Brazil - First results from the Tropical Ecology, Assessment and Monitoring (TEAM) program. *Biodiversity and Conservation*, 16, 857–870. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9094-x>
- Dirzo, R. (2001). Plant-mammal interactions: lessons for our understanding of nature and implications for biodiversity conservation. En M. C. Press, N. J. Huntly y S. Levin (Eds.), *Ecology: achievement and challenge: the 41st Symposium of the British Ecological Society* (pp. 319–335). Oxford, RU: Blackwell Science.
- Flamenco-Sandoval, A., Martínez- Ramos, M. y Masera, O. R. (2007). Assessing implications of land-use and land-cover change dynamics for conservation of a highly diverse tropical rainforest. *Biological Conservation*, 138, 131–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.022>
- Fragoso, J. M. (2004). A long-term study of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) population fluctuation in northern Amazonia. En K. Silvius, R. E. Bodmer y J. M. V. Fragoso (Eds.), *People in nature, wildlife conservation in South and Central America* (pp. 286–296). New York: Columbia University Press.
- Galetti, M., Guevara, R., Neves, C. L., Rodarte, R. R., Bovendorp, R. S., Moreira, M. et al. (2015). Defaunation affects the populations and diets of rodents in Neotropical rainforests. *Biological Conservation*, 190, 2–7. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.032>
- Gallina, S., Pérez-Torres, J. y Guzmán-Aguirre, C. C. (2012). Use of the paca, *Cuniculus paca* (Rodentia: Agoutidae) in the sierra de Tabasco State Park, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1345–1355. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.1812>
- García, E. (1988). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)* México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gunthier, D. J. y Castañeda, F. E. (2013). Large- and medium-sized mammal survey using camera traps in the Sikre River in the Río Plátano Biosphere Reserve, Honduras. *Tropical Conservation Science*, 6, 584–591. <https://doi.org/10.1177/194008291300600409>
- Hansen, A. J. y Defries, R. (2007). Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological applications*, 17, 974–988. <https://doi.org/10.1890/05-1098>
- Hernández-Pérez, E. L., Reyna-Hurtado, R., Castillo-Vela, G. E., Sanvicente-López, M. y Moreira-Ramírez, J. F. (2015). Fototrampeo de mamíferos terrestres de talla mediana y grande asociados a petenes del noroeste de la península de Yucatán, México. *Therya*, 6, 559–574. <https://doi.org/10.12933/therya-15-290>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. (2014). iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.14 URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>
- Jiménez, C. F., Quintana, H., Pacheco, V., Melton, D., Torrealva, J. y Tello, G. (2010). Camera trap survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru. *Revista Peruana de Biología*, 17, 191–196. <https://doi.org/10.15381/rpb.v17i2.27>
- Lira-Torres, I. y Briones-Salas, M. (2012). Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28, 566–585. <https://doi.org/10.21829/azm.2012.283859>
- Manzanilla-Quiñones, U. y Aguirre-Calderón O. A. (2017). Zonificación climática actual y escenarios de cambio climático para la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote en Chiapas, México. En L. Ruiz-Montoya, G. Álvarez Gordillo, N. Ramírez-Marcial y B. Cruz-Salazar (Eds.), *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote* (pp. 25–66). San Cristóbal de las Casas, Chiapas: Colegio de la Frontera Sur.
- Martínez-Delgado, C. M. (2017). *Efectos de la perturbación antropogénica sobre las interacciones entre mamíferos*

- frugívoros y palmas en la selva Lacandona, Chiapas, México (Tesis)*. Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- Méndez-Carvajal, P. G. (2014). The orion camera system, a new method for deploying camera traps in tree canopy to study arboreal primates and others mammals: a case study in Panama. *Mesoamericana*, 18, 9–24.
- Mendoza, E., Fuller, T. L., Thomassen, H. A., Buermann, W., Ramírez-Mejía, D. y Smith, T. B. (2013). A preliminary assessment of the effectiveness of the Mesoamerican Biological Corridor for protecting potential Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) habitat in southern Mexico. *Integrative Zoology*, 8, 35–47. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12005>
- Navarrete-Gutiérrez, D. A., Alba, M. P., March, I. J. y Espinoza-Medinilla, E. (1996). Mamíferos de la selva El Ocote. En M. A. Vásquez- Sánchez e I. March Mifsut (Eds.), *Conservación y desarrollo sustentable en la selva El Ocote, Chiapas* (pp. 179–208). San Cristóbal de las Casas: El Colegio de la Frontera Sur/ Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C./ Conabio.
- Ojasti, J. y Dallmeier, F. (Ed.). (2000). *Manejo de fauna silvestre neotropical*. SIMAB Series Núm. 5. Washington, DC: Smithsonian Institution/ MAB Program.
- Oksanen, J., Guillaume-Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, R., O'Hara, R. B. et al. (2013). *Vegan: community ecology package. R Package Version 2.0-9*. <http://cran.r-project.org/package=vegan>
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. (2013). Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del Sureste de México. *Therya*, 4, 551–564. <https://doi.org/10.12933/therya-13-157>
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. (2016). Abundance, herd size, activity pattern and occupancy of ungulates in Southeastern Mexico. *Animal Biology*, 66, 97–109. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002490>
- Pitman, N. C. A., Norris, D., Martínez-González, J., Torres, E., Pinto, F., Collado, F. et al. (2011). Four years of vertebrate monitoring on an upper Amazonian river. *Biodiversity and Conservation*, 20, 827–849. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9982-y>
- Pozo-Montuy, G., Álvarez-Flores, J. L., Cedillo-Álvarez, C. V. y Bonilla-Sánchez, Y. M. (2017). Unidades de manejo para la conservación de la vida silvestre: oportunidades de conservación de primates y otras especies. En P. Quintana-Morales, A. González-Christen, F. García-Orduña y D. Canales-Espinosa (Eds.), *La sierra de Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz: aprovechamiento, diversidad de mamíferos y conservación de primates* (pp. 233–252). Xalapa: Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana.
- Pozo-Montuy, G., De la Cruz-Félix, K. H., Guzmán-Aguirre, C. C. y Bello-Gutiérrez, J. (2018). Estudio de caso: aprovechamiento de mamíferos silvestres por las comunidades dentro del Parque Estatal de la Sierra. En L. C. Lagunes-Espinosa (Ed.), *La biodiversidad en Tabasco. Estudio de estado, Vol. I* (pp. 312–317). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Promaanp (Programa para la Integración o Modificación de los Programas de Manejo de las Áreas Naturales Protegidas competencia de la Federación). (2012). Ejercicio fiscal 2012: propuesta de modificación de la subzonificación de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Ocozocoautla de Espinosa: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas/ Dirección de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.
- R Core Team. (2018). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., Gardner, A. L. y Arroyo-Cabrales, J. (2014). List of recent land mammals from Mexico. *Special Publications Museum of Texas Tech University*, 63, 1–69. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.142891>
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T. y Carbone, C. (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x>
- Ruiz-Montoya, L., Álvarez-Gordillo, G., Ramírez-Marcial, N. y Cruz-Salazar, B. (2017). *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. San Cristóbal de las Casas, Chiapas: Colegio de la Frontera Sur.
- Seifering, I. S., Proulx, R., Peres-Neto, P. R., Fahrig, L. y Messier, C. (2001). Measuring protected-area isolation and correlations of isolation with land-use intensity and Protection Status. *Conservation Biology*, 26, 610–618. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01674.x>
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales)-Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2001). *Plan de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. Ciudad de México: Semarnat/ Conanp.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., Leite-Pitman, R., Mares, R. y Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large and medium sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11, 169–178. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x>
- Valenzuela, D. (2005). Tejón, coati. *Nasua narica* (Linnaeus, 1766). En G. Ceballos y G. Oliva (Eds.), *Mamíferos silvestres de México* (pp. 411–413). Ciudad de México: Fondo de Cultura Económica/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Villaseñor, E. y Botello, F. (2016). *Guía de monitoreo para áreas naturales protegidas utilizando indicadores presión-estado-respuesta*. Ciudad de México: Conservación Biológica y Desarrollo Social, A.C.
- Yupanqui-Castañeda, C. M. (2005). *Perfil bioquímico sanguíneo hepático en coatis (Nasua nasua) criados en cautiverio en El Departamento de Lima, Perú (Tesis)*. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.