EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR

Efectos del tamaño y conectividad de los fragmentos sobre la composición de pequeños roedores en Laguna de Términos, Campeche, México.

TESIS

presentada como requisito parcial para optar el grado de

Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Biól. Mónica Rodríguez Macedo

2016

DEDICATORIA

Dedicado a TI

que compartes conmigo el amor por la naturaleza, por el conocimiento de la vida, que te interesa y quieres saber del mundo, y que por ello tienes este documento.

Al sureste mexicano

por su naturaleza inigualable.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se llevó a cabo como parte de las actividades del proyecto "Inventario de aves y mamíferos en humedales de Laguna de Términos y Pantanos de Centla en Tabasco y Campeche" (número de referencia LH009) financiado por la CONABIO.

Mi más sincero agradecimiento a todas las personas, instituciones y profesores que aportaron su apoyo y conocimiento en mi proceso formativo de posgrado, como a los mencionados y no mencionados en esta página, pero que de esta forma u otra les expreso mi gratitud.

Al CONACYT que me otorgó una beca (registro 307796) para manutención durante mi estancia en el programa de maestría en ECOSUR.

Al ECOSUR, por la oportunidad para la realización de mis estudios de posgrado.

A la Dra. Griselda Escalona Segura, por abrirme las puertas en el sureste y confiar en mí, por aceptar ser mi directora de tesis y dirigir este trabajo, por sus sugerencias y revisiones durante del proyecto, por la logística en las salidas de campo, y por todo el apoyo brindado.

Al Dr. Jorge A. Vargas, Dr. Darío A. Navarrete y a la Dra. Anna I. Horváth por aceptar formar parte mi comité tutelar, por los consejos, recomendaciones y revisiones constantes al manuscrito que sin duda fortalecieron la investigación.

Al sínodo conformado por la Dra. Susana Ochoa, Dra. Claudia Monzón y al M. en C. José Cú, por sus comentarios puntuales, sugerencias e interés en revisar el documento. Gracias por todas sus aportaciones para el mejoramiento del escrito.

Al Dr. O. Retana por el apoyo y orientación en la determinación de los ejemplares y el uso de la colección mastozoológica del Centro de Desarrollo Sustentable (CEDESU) de la UAC; también el apoyo otorgado por la Dra. Consuelo Lorenzo para alojar parte de los especímenes en la colección mastozoológica de ECOSUR.

A la Lic. Yamile Castillo por todo su apoyo brindado en los procesos escolares antes y durante el posgrado, y sobretodo en los trámites referente a la tesis.

A los habitantes de las localidades visitadas por todo el apoyo al abrirnos las puertas de su casa y a los ejidatarios por permitirnos el acceso a sus terrenos. En especial agradezco a la familia de José Sánchez por el apoyo, atención, cordialidad y hospitalidad brindado a mis compañeros y a mí durante nuestra instancia en el trabajo de campo.

A los amigos y compañeros de generación que compartieron esta desafiante meta: Yuriko, Jorge, María, Fernando, Wilber, Juan, Tammy, Gisela, Chepe y Moi, gracias por todas las experiencias ganadas en el sureste y los múltiples festejos.

A Adriana Vallarino, por compartirme tu casa mientras cursaba el posgrado en el último año, en la que pase una agradable estancia en Campeche.

A todo el equipo "LH009", muy en especial a Pepé, William, Karla, José (Pali), Tammy y Edwin, por el valioso apoyo en el trabajo de campo y logística, por las experiencias y anécdotas ganadas que hicieron las salidas llenas de emoción, alegría y diversión…pura aventura! El manglar no hubiera sido lo mismo sin todos ustedes, así como el cansancio, los desvelos, los millones de moscos y el estrés valió la pena por todas las cosas vividas, muchas risas y crecimiento tanto personal como profesional…dyos bo'otik.

A mis amigos de siempre (Del Árbol) por estar siempre y echarme porras a lo largo de este camino a pesar de la distancia.

A ti Jon por hacer ameno mí paso por la maestría, por el cariño y por el apoyo a distancia.

Y muy en especial agradezco a mi familia, mamí, papá y hermanos, que desde lejos siempre me brindaron todo el apoyo, motivación, cariño y compresión en este vuelo, una vez más gracias, ¡los quiero tantísimo!

ÍNDICE

DEDICATORIA 1
AGRADECIMIENTOS 2
RESUMEN 4
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN 5
La fragmentación y sus efectos 5
Antecedentes 9
Roedores como indicadores 10
Problema de investigación 11
Justificación 11
Pregunta de investigación 12
Hipótesis 12
Objetivos 12
CAPÍTULO II.EFECTOS DEL TAMAÑO Y CONECTIVIDAD DE LOS FRAGMENTOS DEL HÁBITAT SOBRE LA COMPOSICIÓN DE PEQUEÑOS ROEDORES EN EL ÁREA DE LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE, MÉXICO. 13
Resumen 13
Abstract 14
Introducción 16
Materiales y métodos 19
Área de estudio 19
Sitios de muestreo 20
Clasificación semi-supervisada de uso de suelo y vegetación 22
Trabajo de campo 24
Análisis de datos 25
Resultados 27
Riqueza, abundancia y diversidad de especies 27
Métricas del paisaje 32
Análisis de datos 33
Discusión 42
Variables a nivel de fragmento que afectan el ensamble de pequeños roedores 43
Variables a nivel de clase que afectan el ensamble de pequeños roedores 45
Variables a nivel de paisaje que afectan el ensamble de pequeños roedores 45
Relación especie-ambiente 47
Agradecimientos 49
Literatura citada 49
CAPÍTULO III. RECOMENDACIONES DEL TRABAJO Y CONCLUSIONES 58
LITERATURA CITADA 60
APÉNDICES 64
Apéndice 1. Diseño para cuantificar el patrón espacial de los tres niveles: fragmento, clase y paisaje a tres escalas espaciales 64
Apéndice 2. Descripción, rango y fórmulas de las variables del paisaje 65
Apéndice 3. Valores de las métricas de paisaje 68
Apéndice 4. Coeficiente de correlación de Pearson y FIV 72

RESUMEN

La fragmentación del hábitat es un proceso cada vez más frecuente en ambientes tropicales, debido principalmente al reemplazo de los ecosistemas nativos por sistemas agropecuarios, asentamientos humanos, industrias y vías de acceso. Numerosos procesos ecológicos son afectados por la fragmentación del hábitat, lo que trae como consecuencia un cambio en la abundancia, riqueza y distribución local de las especies. En este estudio se evaluaron los efectos que tiene el tamaño y la conectividad de los fragmentos de vegetación a diferentes escalas espaciales sobre la abundancia, riqueza y diversidad de pequeños roedores en el Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Laguna de Términos (APFFLT), Campeche. En 2015 se muestrearon especies de roedores en 16 sitios del APFFLT. Para describir la configuración espacial del paisaje se hizo una clasificación semi-supervisada, donde se identificaron siete clases; en cada sitio se obtuvieron tres cortes de círculos concéntricos de 0.5, 1 y 2.5 km de radio y se procedió a la estimación de las variables a nivel del fragmento, clase y paisaje. Estas variables se relacionaron con los atributos de los ensambles de roedores (riqueza de especies, abundancia e índices de diversidad) mediante modelos lineales generalizados. Se obtuvieron 123 registros de nueve especies de roedores. *Sigmodon hispidus, Oryzomys couesi* y *Reithrodontomys gracilis* fueron las especies más abundantes. El mayor número de individuos, riqueza y diversidad se encontró en sitios con mayor grado de perturbación, lo cual es consistente con varios estudios. Las métricas del paisaje mostraron gran cantidad de fragmentos y alta conectividad estructural, esta conectividad podría favorecer el desplazamiento y la persistencia de ensambles. La relación significativa entre el ensamble de roedores y la estructura espacial del paisaje fue principalmente a escala de 0.5 y 1 km. La abundancia y diversidad fueron altamente relacionadas con los atributos del paisaje, en cambio, la riqueza de roedores se asoció débilmente con los patrones espaciales. Aunque las variables del fragmento no influyeron significativamente en la riqueza y diversidad de roedores, hubo una tendencia positiva con el tamaño del fragmento. La distancia entre fragmentos tuvo un efecto negativo en la abundancia, los roedores por su capacidad de desplazamiento relativamente corto, pueden tener una respuesta negativa. Estudios sobre la medición, análisis e interpretación de los patrones espaciales del paisaje sobre las especies son de gran utilidad para los planes de conservación de esta región.

Palabras claves: área natural protegida, ensamble, fragmentación, métricas del paisaje, Rodentia: Cricetidae y Heteromyidae.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

La fragmentación y sus efectos

La cobertura vegetal de un paisaje siempre ha estado en un proceso de transformación debido a distintos agentes causales que actúan a diferentes escalas de tiempo. Algunos fenómenos naturales tales como erupciones volcánicas, derrumbes, tormentas e inundaciones ocasionan cambios repentinos en la vegetación cuyo resultado es un paisaje heterogéneo (Franklin *et al.* 2002). En la actualidad el ser humano es el principal agente promotor de la transformación de los paisajes naturales. Ha reemplazado los ecosistemas nativos por sistemas agropecuarios, asentamientos humanos y vías de acceso, provocando un paisaje compuesto en fragmentos discontinuos de vegetación nativa (Noss *et al.* 2006). A este proceso se le conoce como fragmentación, que puede definirse como la transformación de un ecosistema continuo en secciones separadas y de menor tamaño llamados fragmentos.

Durante el proceso de fragmentación, la cobertura vegetal natural sufre un cambio en su estructura (composición, número y tamaño de los tipos de cobertura vegetal) y configuración (arreglo espacial de cada tipo de cobertura vegetal) dentro del paisaje (Forman 1995). En este proceso aparecen nuevos elementos que llegan a funcionar como conectores entre los fragmentos de la vegetación original, como son: corredores, bordes y árboles aislados. Todos estos elementos del paisaje, incluyendo los fragmentos de vegetación natural con diferentes tamaños, formas y conectividad, se encuentran embebidos en una matriz, que está representada por la cobertura dominante (> 60 % del paisaje; Forman 1995; Lindenmayer y Fischer 2013).

La fragmentación del ecosistema afecta las condiciones abióticas (temperatura, viento y humedad) a distintas escalas, así también produce un cambio en la disponibilidad de recursos en el paisaje. Esto se manifiesta en la disminución del tamaño y aumento del número de fragmentos de hábitat favorables, el aumento de las distancias entre fragmentos y el aumento en la relación perímetro/área, lo cual incrementa el efecto de borde (Fahrig 2003).

Numerosos procesos ecológicos y ecosistémicos, como las interacciones ecológicas, la dispersión y colonización de nuevos sitios, la dinámica poblacional de flora y fauna, así como los flujos de energía y de genes son afectados por estos cambios en el paisaje, lo que trae como consecuencia un cambio en la diversidad (composición y abundancia) y distribución local de las especies (Forman 1995; Nepstad *et al.* 1996).

Los efectos de la fragmentación sobre las especies son diferentes y dependen del grado de afectación sobre la disponibilidad y calidad de los recursos, y la capacidad de respuesta de cada especie que a su vez depende de sus propias características biológicas, requerimientos de hábitat, comportamiento, dispersión y adaptación (Fahrig 2003). La composición y arreglo espacial del paisaje fragmentado, es decir la forma, tamaño, integridad y grado de aislamiento de los fragmentos, así como el tamaño y calidad de la matriz, son algunas variables que reflejan el grado de afectación en la disponibilidad de los recursos y son relativamente fáciles de medir (Forman 1995). Sin embargo las características biológicas, etológicas y capacidad de adaptación a la fragmentación son variables específicas para cada especie y su obtención no es siempre viable. Los efectos negativos de la fragmentación, en general, incluyen la reducción del tamaño de las poblaciones afectadas y aislamiento genético entre poblaciones, lo cual afecta la dinámica metapoblacional y disminuye la probabilidad de su persistencia y puede llevarlas a la extinción local (Andrén 1994). Sin embargo, hay especies que pueden beneficiarse de la fragmentación (efecto positivo; Ethier y Fahrig, 2011). Por ejemplo, la rata algodonera, *Sigmodon hispidus,* es abundante en ambientes fragmentados y se ve favorecido por la perturbación (Utrera et al., 2000), en cambio otras especies de roedores como el ratón ocotero (*Peromyscus aztecus*) y el ratón cosechero (*Reithrodontomys mexicanus*) no presentan tendencias ni negativas ni positivas (Ruan-Tejeda 2006).

El aislamiento geográfico, los procesos de extinción y colonización han sido contemplados desde la perspectiva de la teoría de la biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967), la cual ha tenido una fuerte influencia en los paradigmas de conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados, ya que los cambios en el paisaje no afectan a todas las especies de la misma manera, puesto que algunos se verán favorecidos o desfavorecidos por las modificaciones (Fahrig 2003). La teoría explica la relación de dos factores, grado de aislamiento y tamaño de una isla (fragmento) en los patrones de riqueza y diversidad de especies. Se plantea que el número de especies depende de estos dos factores y que existe un equilibrio dinámico entre tasas opuestas de extinción y migración. Aquellas islas más grandes y más cercanas entre sí tendrán mayor número y diversidad de especies, dado por una mayor tasa de colonización y menor tasa de extinción.

De acuerdo con esta teoría, el tamaño del fragmento y grado de aislamiento afecta el número de especies. Sin embargo, estos efectos dependen del contexto espacial y la heterogeneidad estructural del paisaje, es decir, el porcentaje de cubierta vegetal, la permeabilidad de la matriz y

la conectividad en el paisaje (Taylor *et al.* 1993; Pardini *et al.* 2010; Fahrig *et al.* 2011). En este sentido, la distribución de las especies resulta de procesos que operan a nivel del fragmento y de paisaje. Por lo tanto, se requieren estudios a distintos niveles para evaluar con precisión los efectos de cambio de uso de suelo en la biodiversidad y el grado en que las especies son sensibles ante la fragmentación del hábitat (Smith *et al.* 2011). Para ello se ha proporcionado la cuantificación de la fragmentación del hábitat por medio de tres niveles, que corresponden a una organización jerárquica de la heterogeneidad espacial de los fragmentos, esto son: a) Nivel fragmento: medición que se aplica individualmente a cada unidad morfológica relativamente homogénea, que se puede diferenciar en el paisaje (fragmento focal). b) Nivel clase: número de fragmentos, superficie y distribución espacial de los fragmentos de un mismo tipo de fragmento o clase de cobertura. c) Nivel paisaje: cuantificación de la composición y configuración de todos los tipos de clases de cobertura (Buechner 1989; Botequilha *et al.* 2006; McGarigal *et al.* 2009; McGarigal 2014).

Diversos estudios han demostrado que la cuantificación de la fragmentación del hábitat mediante estos niveles no es independiente de la escala (Turner *et al.* 1989; O'Neil et al. 1996; Wu 2004). Por lo que, es necesario medir la estructura del paisaje dentro de múltiples radios fijos que rodean al fragmento focal (Brennan *et al*. 2002), ya que las especies pueden responder o no a los cambios espaciales del paisaje, dependiendo de la escala a la cual estos cambios se producen y del "rango de acción" (ámbito hogareño) en el que los organismos perciben los cambios derivados de la fragmentación (Holland et al. 2004; García 2008). En el presente estudio se consideraron los tres niveles de heterogeneidad espacial de los fragmentos a diferentes escalas espaciales, tomando en cuenta el tamaño del ámbito hogareño de especies de pequeños roedores.

La fragmentación ha sido evaluada especialmente en ambientes tropicales, debido a sus implicaciones en la conservación de la biodiversidad, ya que en ecosistemas tropicales se concentra la mayor biodiversidad (Morera *et al.* 2008). Sin embargo, estos ecosistemas han sufrido un cambio acelerado en su estructura de modo que son cada vez más reducidos en su extensión e intervenidos por el ser humano ante el crecimiento poblacional, cambio de uso de suelo y fragmentación (Dirzo 2004; Williams-Linera 2012). En el territorio mexicano la pérdida de cobertura vegetal ha aumentado drásticamente en las últimas décadas, donde se ha registrado una pérdida de 367,224 ha anuales (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez 2010). En particular, los bosques del sureste mexicano presentan altas tasas de deforestación, representa el 37 % de la deforestación total del país, Campeche y Quintana Roo son los estados donde se estima la perdida

más extensa de selva (30 mil y 11 mil ha por año respectivamente; Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez 2010).

El estado de Campeche alberga una de las últimas áreas forestales continuas y reúne la mayor extensión de humedales costeros del país (Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013). No obstante, los manglares sufren una acelerada transformación y el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (APFFLT) no es la excepción, donde se presentan tasas de deforestación de 0.68 % al año (Kolb y Galicia 2012). Entre las décadas de 1990-2010, el deterioro de selvas y manglares en esta área registró pérdidas de 6,945 ha de una superficie total de 419,208 ha, debido al aumento de la actividad agropecuaria (Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013). Aunado a sus características del paisaje únicas, la distribución de la vegetación se encuentra dividida por el drenaje hidrológico, el cual confiere al paisaje un estado de gran heterogeneidad ambiental. Se desconoce la respuesta de la biodiversidad ante la fragmentación presente en APFFLT, por lo que esta área representa un sitio para desarrollar investigaciones sobre los efectos de la fragmentación, ya que gran parte el área ha sido sustituida por sistemas agropecuarios, y poner a prueba hipótesis concernientes a la teoría de biogeografía de las islas (MacArthur y Wilson 1967) sobre el ensamble (grupo de especies limitado filogenéticamente que coexisten; Fauth *et al.* 1996) de pequeños roedores en Campeche. Por ello, evaluar estos cambios tiene importantes implicaciones para la conservación de sitios tropicales. Para entender estos procesos, se ha recurrido al análisis de la biodiversidad, considerada como un parámetro efectivo para evaluar las diferentes actividades humanas y considerar sus efectos como causales de cambios en el ecosistema (Fahrig 2003). Para evaluar cuáles son los cambios que la fragmentación puede tener sobre la diversidad biológica, se han utilizado grupos de organismos con ciertas características ecológicas (Folke *et al.* 1996).

Uno de estos grupos son los roedores (Mammalia: Rodentia), ya que estos organismos constituyen el orden más diverso de los mamíferos tanto por el número de especies como por su diversidad ecológica. Los roedores por su gran diversidad de especies contribuyen de manera primordial con los procesos ecológicos: tienen un papel importante en la dispersión de semillas y propágulos, sobretodo de plantas pioneras, también son depredadores de plántulas, insectos y otros invertebrados de tal forma que influyen en la estructura y función de comunidades vegetales y de artrópodos. Asimismo, por la biomasa que aportan como presas potenciales, los roedores constituyen la base de la sobrevivencia de muchas otras especies de reptiles, aves y otros mamíferos (Chandrasekar-Rao y Sunquist 1996; DeMattia *et al*. 2006). Por lo tanto, el estudio del impacto de

los fragmentos y atributos del paisaje en pequeños roedores representa importantes implicaciones ecológicas y de conservación.

Antecedentes

Distintos estudios han relacionado la respuesta de los organismos ante variables del fragmento (cobertura arbórea, tamaño y forma del fragmento) y de paisaje (cobertura vegetal, grado de fragmentación, distancia entre fragmentos, permeabilidad de la matriz y heterogeneidad del terreno), y mostraron que hay una relación entre estas variables y la abundancia, y riqueza de especies. Por ejemplo, los resultados de Barragán *et al.* (2010) sugieren que los roedores responden favorablemente en términos de riqueza y abundancia a paisajes más heterogéneos. El estudio realizado por Williams y Marsh (1998) muestra que el patrón espacial de la cobertura arbórea influye en la abundancia de pequeños mamíferos. En tanto que el estudio de Garmendia *et al.* (2013), revela que al aumentar el grado de fragmentación disminuye la riqueza de mamíferos.

Se ha demostrado que la fragmentación del hábitat y la configuración del paisaje tienen consecuencias ecológicas en comunidades de roedores. Por ejemplo los resultados de Püttker *et al.* (2008) resaltan la importancia de que los remantes de bosques grandes y conectados garantizan la persistencia de ciertas especies de roedores, ya que mostraron correlación positiva con el tamaño del fragmento y correlación negativa con la densidad de borde. Mientras que el trabajo de Passamani y Fernández (2011a), sugiere que varias especies de roedores son afectadas positivamente por los cambios en el hábitat producidos por el efecto de borde en fragmentos pequeños, siendo mayor la abundancia en estos fragmentos. Otro estudio realizado en un ambiente tropical, muestra que la abundancia de roedores está asociado con atributos del parche (tamaño y aislamiento) y del paisaje (cobertura vegetal y grado de fragmentación; San-José *et al.* 2014).

Los mamíferos pequeños son vulnerables ante la fragmentación, ya que tienen baja capacidad de dispersión a través de una matriz sin cobertura arbórea o arbustiva, pero también algunas especies utilizan elementos del paisaje, ya sea para permanecerse o para desplazarse (*e. g.* corredor), por lo que la presencia de ciertas especies de roedores se asocia a una mejor conectividad del paisaje (Passamani y Ribeiro 2009; Passamani y Fernández 2011b; Rocha *et al.* 2011).

Actualmente el APFFLT es un paisaje heterogéneo de manera natural pero fragmentado por las diversas actividades humanas. En este paisaje, es posible observar patrones de diversidad de especies que son afectados por la combinación de la fragmentación y heterogeneidad ambiental, donde se puede estudiar la relación de los atributos del paisaje con la diversidad de mamíferos

pequeños. La heterogeneidad de hábitats presentes en la región, está representado por una gran diversidad de asociaciones vegetales terrestres y acuáticas (selva tropical húmeda, duna costera, manglar, vegetación de pantano, matorral espinoso, vegetación acuática y subacuática, así como de vegetación secundaria y pastizal inducido; Gómez-Pompa 1993).

Roedores como indicadores

Hager (1998) sugiere que algunas especies son consideradas como indicadores de biodiversidad y son adecuados para evaluar los cambios en el ecosistema ocasionados por los procesos de la fragmentación. De acuerdo con Favila y Halffter (1997), para que algún grupo taxonómico pueda ser usado como indicador de la biodiversidad debe cumplir con cuatro requisitos básicos: 1) constituir un gremio numeroso y bien definido dentro de la comunidad, 2) que se tenga suficiente información sobre su historia natural y taxonomía, 3) que sean organismos relativamente fáciles de registrar, y 4) debe proporcionar información cualitativa (bienestar o perturbación) del ecosistema. Los roedores cumplen con estos requisitos, la mayoría de las especies son abundantes, son el grupo mejor representado de los mamíferos en general y en particular de la mastofauna mexicana, por lo que poseen gran diversidad taxonómica y de hábitos. En Campeche pertenecen al segundo orden (Rodentia) mejor representado (Vargas-Contreras *et al.* 2014). Además, se proponen como un buen indicador de los cambios ambientales en sitos tropicales, sobre todo para evaluar los efectos de la fragmentación; asimismo es un grupo adecuado para evaluar la heterogeneidad ambiental, ya que la mayoría de las especies están fuertemente asociadas a un tipo de hábitat particular (Ceballos y Oliva 2005; Wilson y Reeder 2005; Stevens y Tello 2015).

No se tiene conocimiento exacto de la presencia de pequeños roedores en el APFFLT. Sin embargo, a partir de los mapas de distribución potencial de Ceballos y Oliva (2005) es posible reconocer nueve especies de la familia Cricetidae (*Peromyscus leucopus, Peromyscus yucatanicus, Reithrodontomys gracilis, Oligoryzomys fulvescens, Oryzomys couesi, Handleyomys rostratus, Sigmodon hispidus* (=*S. toltecus*)*, Otonyctomys hatti* y *Ototylomys phyllotis*) y dos especies de la familia Heteromyidae (*Heteromys desmarestianus* y *Heteromys gaumeri*).

Estas especies presentan distintos hábitos (semiarborícolas, arborícolas y terrestres) con alta plasticidad ecológica, algunas especies están mejor adaptadas a sitios abiertos y se encuentran con más frecuencia en cultivos agrícolas (*R. gracilis, O. couesi, O. fulvescens, H. rostratus H. gaumeri* y *H. desmarestianus*). Algunas más prefieren sitios de pastizales inducidos (*O. fulvescens* y *S. hispidus*), pero las especies menos tolerantes a la perturbación prefieren sitios boscosos (*P.*

leucopus, P. yucatanicus, O. hatti y *O. phyllotis*; Ceballos y Oliva 2005). Lo anterior resalta la importancia de emplear este grupo en un paisaje tropical que se encuentra fragmentado, con diferentes tamaños de fragmentos de vegetación madura, secundaria y modificada (cultivos y potreros), en el que el movimiento de los roedores puede ser restringido.

Problema de investigación

A pesar de que el área se encuentra en un régimen de protección, se realizan varias actividades productivas en esta Área Natural Protegida (ANP; Ramos-Miranda y Villalobos-Zapata 2015). La degradación del ambiente causado por la urbanización, industrialización, sistemas agropecuarios, alteración del régimen hidrológico, extracción y contaminación de hidrocarburos, y particularmente la fragmentación del paisaje y su consecuente pérdida del hábitat en el APFFLT, son factores que influyen en la salud de los ecosistemas, que pueden limitar la productividad biológica y, por lo tanto, afectar las comunidades biológicas de mamíferos pequeños. En particular, se desconoce el efecto que puede tener el proceso de fragmentación del ANP sobre pequeños roedores, teniendo presente que este proceso afecta de manera distinta a las especies, es clave evaluar qué atributos del paisaje y a qué escala espacial son vulnerables los organismos en dicho proceso.

Justificación

La región Laguna de Términos, Campeche, presenta un paisaje fragmentado debido principalmente a la deforestación y el cambio uso del suelo ocasionado por las diversas actividades antropogénicas. En este sentido se evaluó cómo influye la fragmentación del hábitat en la abundancia, riqueza y diversidad de roedores en un sistema con alta heterogeneidad ambiental bajo un enfoque basado en los principios de la teoría de biogeografía de islas.

Si bien, se ha abordado este tópico en diferentes taxa y sitios, no se han realizado hasta la fecha estudios que consideren este tipo de análisis en el área de estudio y proponiendo a los roedores como especies sensibles a la fragmentación de los ecosistemas. El motivo de realizar esta investigación con roedores, es porque se trata de un grupo que puede ser usado como indicador ecológico que permita evaluar de manera indirecta la degradación del ambiente al evaluar los cambios en la composición de especies en sitios con diferente grado de fragmentación.

Pregunta de investigación

¿Cómo influyen el tamaño y la conectividad de los fragmentos de vegetación (selva, manglar, vegetación secundaria y pastizal) en la composición de la comunidad pequeños roedores en el área de Laguna de Términos, Campeche, México?

Hipótesis

- Con base en la teoría de biogeografía de islas se esperaría que a mayor tamaño del fragmento se encontrará mayor abundancia, riqueza y diversidad de especies de roedores.

  -Los fragmentos con mayor extensión de vegetación modificada favorecen la abundancia de *O. fulvescens, R. gracilis, O. couesi, H. rostratus*, *S. toltecus, H. desmarestianus* y *H. gaumeri*.

  -Los fragmentos de selva y manglar con mayor extensión favorecen la abundancia de *P. leucopus, P. yucatanicus, O. hatti* y *O. phyllotis.*
- De acuerdo con la teoría de biogeografía de islas se espera que a menor distancia entre los fragmentos se registrará mayor abundancia, riqueza y diversidad de roedores que entre fragmentos que tengan una distancia mayor.
- Se espera que a mayor conectividad entre fragmentos del paisaje, se tendrá una mayor abundancia, riqueza y diversidad de roedores.
- La relación de los atributos espaciales del tamaño y conectividad de los fragmentos sobre la riqueza, abundancia y diversidad de roedores será dependiente de la escala espacial de análisis.

Objetivos

General

Evaluar los efectos del tamaño del fragmento y la conectividad entre los mismos, sobre la composición de la comunidad de pequeños roedores (Cricetidae y Heteromyidae) en el área de Laguna de Términos, Campeche, México.

Particulares

- Examinar los cambios espaciales en la abundancia, riqueza y diversidad de roedores en los fragmentos del paisaje.
- Comparar la abundancia, riqueza y diversidad de roedores entre fragmentos con diferentes mecanismos de modificación (antrópica y natural).
- Analizar la relación de la abundancia, riqueza y diversidad de roedores evaluando diversos factores de conectividad entre fragmentos en diferentes escalas espaciales.

CAPÍTULO II.

EFECTOS DEL TAMAÑO Y CONECTIVIDAD DE LOS FRAGMENTOS DEL HÁBITAT SOBRE LA COMPOSICIÓN DE PEQUEÑOS ROEDORES EN EL ÁREA DE LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE, MÉXICO♠

Mónica **Rodríguez-Macedo**[1*], Griselda **Escalona-Segura**[1], Jorge A. **Vargas-Contreras**[2], Anna **Horváth**[3] y Darío A. **Navarrete-Gutiérrez**[4]

[1]Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche. Av. Rancho Polígono 2-A, Lerma, Campeche, 24500, México. E-mail: morodriguez@ecosur.edu.mx (MRM), gescalon@ecosur.mx (GES).
[2]Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Campeche. Av. Agustín Melgar s/n entre Juan de la Barrera y Calle 20, Campeche, 24039, México. E-mail: javargas@uacam.mx (JAVC).
[3]Instituto Montebello, Centro Interdisciplinario para el Fomento del Desarrollo Integral de la Frontera Sur de México, A.C. 3ª Calle Norte Oriente 26, Col. Centro, Comitán de Domínguez. Chiapas, México. E-mail: lobogar@hotmail.com (AH).
[4]Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n Barrio María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 29290, México. E-mail: dnavarrete@ecosur.mx (DANG).
*Corresponding author
♠Articulo sometido para su publicación a la revista THERYA

Resumen. *Introducción:* La fragmentación del hábitat es un proceso cada vez más frecuente en ambientes tropicales, debido principalmente al reemplazo de los ecosistemas nativos por sistemas agropecuarios, asentamientos humanos, industrias y vías de acceso y, por ende, los hábitats naturales de diversas especies animales van disminuyendo en su superficie. Numerosos procesos ecológicos son afectados por la fragmentación, lo que trae como consecuencia un cambio en la abundancia, riqueza y distribución local de las especies. Entender los mecanismos que determinan la diversidad de pequeños mamíferos en paisajes fragmentados es crucial para la conservación de estas especies. En este estudio se evaluó los efectos del tamaño y conectividad de los fragmentos de vegetación (selva, manglar, vegetación secundaria y pastizal) a diferentes escalas espaciales sobre la abundancia, riqueza y diversidad de pequeños roedores en el Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Laguna de Términos (APFFLT), Campeche.

Métodos: En 2015 se muestrearon especies de pequeños roedores en 16 sitios del APFFLT. Para describir la configuración espacial del paisaje se hizo una clasificación semi-supervisada, donde se identificaron siete clases de cobertura vegetal; en cada sitio se obtuvieron tres cortes de círculos concéntricos de 0.5, 1 y 2.5 km de radio y se procedió a la estimación de las variables a nivel del fragmento, clase y paisaje. Estas variables se relacionaron con los atributos de los

ensambles de roedores (riqueza de especies, abundancia e índices de diversidad) mediante modelos lineales generalizados y análisis de correspondencia canónica.

Resultados: Se obtuvieron 123 registros de nueve especies de roedores. *Sigmodon hispidus, Oryzomys couesi* y *Reithrodontomys gracilis* fueron las especies más abundantes. El mayor número de individuos, riqueza y diversidad se encontró en sitios con mayor grado de perturbación. Las métricas del paisaje mostraron gran cantidad de fragmentos altamente conectados. La relación significativa entre el ensamble de roedores y la estructura espacial del paisaje fue principalmente a escala de 0.5 y 1 km. La abundancia y diversidad fueron altamente relacionadas con los atributos del paisaje, en cambio, la riqueza de roedores se asoció débilmente con los patrones espaciales.

Discusión y conclusiones: El ensamble de roedores en el área puede estar influenciada por procesos dados a nivel de fragmento y de paisaje, así también se muestra que algunas variables fueron importantes en una escala pero no en la otra. La mayor diversidad de roedores se presentó en sitios más perturbados. Aunque las variables del fragmento no influyeron significativamente en la riqueza y diversidad de roedores, hubo una tendencia positiva con el tamaño del fragmento. La distancia entre fragmentos tuvo un efecto negativo en la abundancia, los roedores por su capacidad de desplazamiento relativamente corto, pueden tener una respuesta negativa. La alta correlación con las variables a nivel de clase de cobertura vegetal podría indicar una relación con la disponibilidad de recursos (refugio y alimento) para los ratones. Los índices del paisaje mostraron alta conectividad, lo cual favorece el desplazamiento y la persistencia de ensambles de roedores en un paisaje fragmentado, lo que se ve reflejado con la relación con estos índices. Estudios sobre la medición, análisis e interpretación de los patrones espaciales del paisaje sobre las especies son de gran utilidad para los planes de conservación de esta región.

Palabras claves: área natural protegida, ensamble, fragmentación, métricas del paisaje, Rodentia: Cricetidae y Heteromyidae.

Abstract. *Introduction*: Habitat fragmentation is an increasingly frequent process in tropical environments, mainly due to the replacement of native ecosystems by farming systems, human settlements, industries and access roads and, therefore, the natural habitats of various animal species are decreasing in their surface. Numerous ecological processes are affected by fragmentation, which causes changes of abundance, richness and local distribution of species. Understanding the mechanisms that influence the diversity of small mammals in fragmented landscapes is crucial for the conservation of these species. In this study we evaluated the effects

of size and connectivity of the fragments of vegetation (forest, mangrove, secondary vegetation and pasture) at different spatial scale on the abundance, richness and diversity of small rodents in the Lagoon of Terminos Flora and Fauna Protection Area (APFFLT).

Methods: In 2015 we sampled small mammals in 16 sites at APFFLT. A semi-supervised classification of satellite images was performed in order to describe the spatial configuration of landscape and seven classes of vegetation cover were identified. At each site three concentric circular cuts were obtained having 0.5, 1 and 2.5 km radius, in this circles we estimated the variables of the fragments at the levels of the vegetation cover class and the landscape. These variables were associated with the attributes of rodent assemblages (species richness, abundance and diversity index) using generalized linear models and canonical correspondence analysis.

Results: 123 records of nine rodent species were obtained. Three species, *Sigmodon hispidus*, *Oryzomys couesi* and *Reithrodontomys gracilis,* showed more abundances. The largest number of individuals, highest species richness and diversity were observed in more disturbed sites. Landscape metrics showed a high number of highly connected fragments. Significant associations between the rodent assembly and the spatial structure of the landscape were mainly found at the 0.5 km and 1 km scales. The abundance and diversity were highly related to spatial attributes at the landscape level, while richness of small rodents was weakly associated with spatial patterns.

Discussion and conclusions: The assembly of rodents in the area may be influenced by processes occurred at the fragment and landscape scale, showing that some variables were significant at one scale but not at the other. The greatest diversity of rodents appeared in more disturbed sites, which is consistent with several studies. Although the variables of fragments did not significantly influence the richness and diversity of rodents, a positive trend could be observed with the fragment size. The distance between fragments had a negative effect on the abundance since rodents may have a negative response due to their limited displacement ability. The high correlation with class-level variables may indicate a relationship with the availability of resources (refuge and food) for mice. Landscape indexes showed high connectivity, which favors the movement and persistence of rodent assemblages in a fragmented landscape. Studies on the measurement, analysis and interpretation of spatial patterns of landscape and their effects on the different species, are useful for conservation planning for this region.

Key words: assemble, fragmentation, landscape, metrics, protected natural area, Rodentia: Cricetidae and Heteromyidae.

Introducción

La fragmentación es un proceso generado por el cambio en la estructura de la cobertura vegetal (composición, número y tamaño de los tipos de cobertura vegetal) y configuración (arreglo espacial de cada tipo de cobertura vegetal) de los hábitats dentro del paisaje (Forman 1995). Conlleva la transformación de un ecosistema continuo en unidades más pequeñas llamados fragmentos, que se encuentran embebidos en una matriz, la cual está representada por la cobertura dominante (> 60% del paisaje; Forman 1995; Lindenmayer y Fischer 2013). Esta transformación puede ser derivado por distintos agentes causales que actúan a diferentes escalas de tiempo (*e. g.* erupciones volcánicas, derrumbes, tormentas e inundaciones; Franklin *et al.* 2002). En la actualidad el ser humano es el principal agente promotor de la transformación de los paisajes. Ha reemplazado los ecosistemas nativos por sistemas agropecuarios, asentamientos humanos y vías de acceso, y por ende, los hábitats de especies animales van disminuyendo en su superficie (Noss *et al.* 2006).

Los efectos de la fragmentación sobre las especies son diferentes y dependen del grado de afectación sobre la disponibilidad y calidad de los recursos, y la capacidad de respuesta de cada especie que a su vez depende de sus propias características biológicas, requerimientos de hábitat, comportamiento, dispersión y adaptación (Fahrig 2003). La composición y arreglo espacial del paisaje fragmentado, es decir la forma, tamaño, cantidad, integridad y grado de aislamiento de los fragmentos, así como el tamaño y calidad de la matriz, son algunas variables que reflejan el grado de afectación en la disponibilidad de los recursos y son relativamente fáciles de medir (Forman 1995). Sin embargo las características biológicas, etológicas y capacidad de adaptación a la fragmentación son variables específicas para cada especie y su obtención no es siempre viable. Los efectos negativos de la fragmentación en general incluyen la reducción del tamaño de las poblaciones afectadas y aislamiento genético entre poblaciones, lo cual afecta la dinámica metapoblacional y disminuye la probabilidad de su persistencia y puede llevarlas a la extinción local (Andrén 1994). Sin embargo, hay especies que pueden beneficiarse de la fragmentación (efecto positivo; Ethier y Fahrig 2011). Por ejemplo, la rata algodonera (*Sigmodon hispidus*) es abundante en ambientes fragmentados y se ve favorecido por la perturbación (Utrera *et al.* 2000).

El aislamiento geográfico, procesos de extinción y colonización han sido contemplados desde la perspectiva de la teoría de la biogeografía de islas (McArthur y Wilson 1967), la cual ha tenido una fuerte influencia en los paradigmas de conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados. La teoría explica que la riqueza y diversidad de especies dependen del grado de

aislamiento y el tamaño de la isla (fragmento), y que existe un equilibrio dinámico entre tasas opuestas de extinción y migración. Aquellas islas más grandes y más cercanas entre sí tendrán mayor número y diversidad de especies.

De acuerdo con esta teoría, el tamaño del fragmento y grado de aislamiento afecta el número de especies. Sin embargo, estos efectos dependen del contexto espacial y la heterogeneidad estructural del paisaje, es decir, el porcentaje de cubierta vegetal, la permeabilidad de la matriz y la conectividad en el paisaje (Taylor *et al.* 1993; Pardini *et al.* 2010; Fahrig *et al.* 2011). En este sentido, la distribución de las especies resulta de procesos que operan a nivel del fragmento y de paisaje. Por lo tanto, se requieren estudios a distintos niveles para evaluar con precisión los efectos de la fragmentación del hábitat en la biodiversidad y el grado en que las especies son sensibles (Smith *et al.* 2011). Para ello se ha proporcionado la cuantificación de la fragmentación del hábitat por medio de tres niveles, que corresponden a una organización jerárquica de la heterogeneidad espacial de los fragmentos, esto son: a) Nivel fragmento: medición que se aplica individualmente a cada unidad morfológica relativamente homogénea que se puede diferenciar en el territorio (fragmento focal). b) Nivel clase: número de fragmentos, superficie y distribución espacial de los fragmentos de un mismo tipo de fragmentos o clase de cobertura. c) Nivel paisaje: cuantificación de la composición y configuración de todos los tipos de clases de cobertura (Buechner 1989; Botequilha *et al.* 2006; McGarigal *et al.* 2009; McGarigal 2014).

Diversos estudios han demostrado que la cuantificación de la fragmentación del hábitat mediante estos niveles no es independiente de la escala (Turner *et al.* 1989; O'Neil et al. 1996; Wu 2004). Por lo que, es necesario medir la estructura del paisaje dentro de múltiples radios fijos que rodean al fragmento focal (Brennan *et al*. 2002), ya que las especies pueden responder o no a los cambios espaciales del paisaje, dependiendo de la escala a la cual estos cambios se producen y del "rango de acción" (ámbito hogareño) en el que los organismos perciben los cambios derivados de la fragmentación (Holland et al. 2004; García 2008).

La fragmentación ha sido evaluada especialmente en ambientes tropicales, debido a sus implicaciones en la conservación de la biodiversidad, ya que en ecosistemas tropicales se concentra la mayor biodiversidad (Morera *et al.* 2008). Sin embargo, estos ecosistemas han sufrido un cambio acelerado en su estructura, de modo que son cada vez más reducidos en su extensión e intervenidos por el ser humano (Williams-Linera 2012). En el estado de Campeche se alberga una de las últimas áreas forestales continuas y reúne la mayor extensión de humedales costeros del país (Rodríguez-

Zúñiga *et al.* 2013). No obstante, los manglares sufren una acelerada transformación, y el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (APFFLT) no es la excepción, donde se presentan tasas de deforestación de 0.68 % al año (Kolb y Galicia 2012). Por ello, evaluar estos cambios tiene importantes implicaciones para la conservación de sitios tropicales. Para evaluar cuáles son los cambios que la fragmentación puede tener sobre la diversidad biológica, se han utilizado grupos de organismos con ciertas características ecológicas (Folke *et al.* 1996).

Uno de estos grupos son los roedores (Mammalia: Rodentia), ya que estos éstos constituyen el orden más diverso de los mamíferos tanto por el número de especies como por su diversidad ecológica. En Campeche pertenecen al segundo orden (Rodentia) mejor representado (Vargas-Contreras *et al.* 2014). Los roedores por su gran diversidad de especies contribuyen de manera primordial con los procesos ecológicos: tienen un papel importante en la dispersión de semillas y propágulos, sobretodo de plantas pioneras, también son depredadores de plántulas, insectos y otros invertebrados de tal forma que influyen en la estructura y función de comunidades vegetales y de artrópodos. Asimismo, por la biomasa que aportan como presas potenciales, los roedores constituyen la base de la sobrevivencia de muchas otras especies de reptiles, aves y otros mamíferos (Chandrasekar-Rao y Sunquist 1996; DeMattia et al. 2006). Por lo tanto, el estudio del impacto de los fragmentos y atributos del paisaje en el ensamble (grupo de especies limitado filogenéticamente que coexisten; Fauth *et al.* 1996) de pequeños roedores representa importantes implicaciones ecológicas y de conservación.

Distintos estudios han relacionado la respuesta de los mamíferos ante variables a nivel de fragmento (cobertura arbórea, tamaño y forma del fragmento) y de paisaje (cobertura vegetal, grado de fragmentación, distancia entre fragmentos, permeabilidad de la matriz y heterogeneidad del terreno), donde muestran que hay una relación entre estas variables y la abundancia y riqueza de especies. Por ejemplo, los resultados de Barragán *et al.* (2010) sugieren que los roedores responden favorablemente en términos de riqueza y abundancia a paisajes más heterogéneos. El estudio realizado por Williams y Marsh (1998), muestra que el patrón espacial de la cobertura arbórea influye en la abundancia de pequeños mamíferos. En tanto que el estudio de Garmendia *et al.* (2013), revela que al aumentar el grado de fragmentación disminuye la riqueza de mamíferos.

Asimismo, se ha demostrado que la fragmentación del hábitat y la configuración del paisaje tienen consecuencias ecológicas en los roedores. Por ejemplo, los resultados de Püttker *et al.* (2008) resaltan la importancia de que los fragmentos de bosques grandes y conectados garantizan la

persistencia de ciertas especies de roedores, ya que mostraron correlación positiva con el tamaño del fragmento y correlación negativa con la densidad de borde. Mientras que el trabajo de Passamani y Fernández (2011a), sugiere que varias especies de roedores son afectadas positivamente por los cambios en el hábitat producidos por el efecto de borde en fragmentos pequeños, siendo mayor la abundancia en estos fragmentos. Otro estudio realizado en un ambiente tropical, muestra que la abundancia de roedores está asociado con atributos del parche (tamaño y asilamiento) y del paisaje (cobertura vegetal y grado de fragmentación; San-José *et al.* 2014).

Los mamíferos pequeños son vulnerables ante la fragmentación, ya que tienen baja capacidad de dispersión a través de la matriz sin cobertura arbórea o arbustiva, pero también algunas especies utilizan elementos del paisaje (*e. g.* corredor), ya sea para permanecerse o para desplazarse, por lo que la presencia de ciertas especies de roedores se asocia a una mejor conectividad del paisaje (Passamani y Ribeiro 2009; Passamani y Fernandez 2011b; Rocha *et al.* 2011).

En este sentido, el objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos del tamaño y conectividad de los fragmentos de vegetación (selva, manglar, vegetación secundaria y pastizal) en el APFFLT a diferentes escalas espaciales sobre la abundancia, riqueza y diversidad de especies de pequeños roedores. Se plantearon cuatro hipótesis: 1) Se espera que a mayor tamaño del fragmento se encontrará mayor abundancia, riqueza y diversidad de roedores, 2) se espera que a menor distancia entre los fragmentos se registrará mayor abundancia, riqueza y diversidad de roedores que entre fragmentos que tengan una distancia mayor, 3) se espera que a mayor conectividad entre fragmentos del paisaje, se tendrá una mayor abundancia, riqueza y diversidad de roedores, y 4) la relación del tamaño y conectividad de los fragmentos sobre la riqueza, abundancia y diversidad de roedores será dependiente de la escala espacial de análisis.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de Laguna de Términos se ubica en el sureste del Golfo de México en el estado de Campeche. A partir de 1994 la región fue declarada área natural protegida de carácter federal con la categoría de Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (APFFLT), con una superficie de 705,016 ha en total, de la cual 419,208 ha corresponde la parte terrestre (Yañez-Arancibia *et al.* 1999; Figura 1). Se caracteriza por presentar una altitud máxima de 25 msnm y por la interrupción de ríos, arroyos y lagunas, así como zonas de inundación (SEMARNAP-INE

1997). Se presentan tres tipos de clima, tropical húmedo con lluvias todo el año (Af), tropical húmedo con una estación seca corta (Am) y tropical subhúmedo con una estación seca de 4 a 6 meses (Aw; García 2004). La temperatura promedio anual es de 27.2 °C, con promedio anual máximo de 35.8 °C y mínimo de 18.6 °C. La precipitación media anual es de 1,844 mm (INEGI 2000). Se han determinado tres estaciones, éstas son: estación de lluvias (junio a octubre), estación de nortes (noviembre a febrero) y estación de secas (marzo a mayo; SEMARNAP-INE 1997).

En APFFLT confluyen los ríos Grijalva, Usumacinta, Tonalá, Chumpán, Candelaria y Champotón. La zona corresponde a la región hidrológica No. 30 llamada cuenca del río "Grijalva-Usumacinta" (CONAGUA 2012).

Se presentan distintas asociaciones vegetales que, de acuerdo con Gómez-Pompa (1993) corresponden a manglar, pastizal, bosque tropical perennifolio, bosque espinoso, palmar natural, vegetación acuática y subacuática. La zona está caracterizada por presentar un sistema pantanoso o humedal, que junto con los de Tabasco (Reserva de la biosfera Pantanos de Centla) conforma el sistema lagunar estuarino de mayor extensión en México (Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013).

Sitios de muestreo

Para el muestreo se seleccionaron aleatoriamente fragmentos de selva, manglar, vegetación secundaria y pastizal de diferentes tamaños. La selección de los sitios se hizo utilizando información satelital, por medio de ocho imágenes multiespectrales SPOT-5 con una resolución de 10 x 10 m (año 2013) provistas por el Laboratorio de Análisis de Información Geográfica y Estadística-ECOSUR (LAIGE) que a su vez fueron obtenidas por la Estación de Recepción de México de la Constelación SPOT (ERMEXS), y con la carta de uso de suelo y vegetación Serie V (INEGI 2011); que fueron visualizadas con ayuda del programa ArcGIS v. 10 ESRI®.

Se visitaron 16 sitios de muestreo correspondientes a las siguientes localidades: Rancho El Compa, Rancho Nohan, Rancho San Francisco, Camino viejo a Palizada, El Aguacatal, Tres Brazos, La Toza, Las Bodegas, Plan del Carmen, Palo Alto, Rancho R1, Tixchel, Los Corralitos, Rancho San Román, La Leona y UMA Nicte-Ha (Figura 1). Éstas se seleccionaron por cuestiones de accesibilidad al lugar, asegurando que se presentaran fragmentos de los diferentes tipos de vegetación de interés (natural y modificada), previamente visualizadas en las imágenes satélites.

Siguiendo a Fahrig (2013), se usó un enfoque de "fragmento-paisaje", en el cual el muestreo de las especies se enfocó en un fragmento focal, donde se evaluó el efecto de los atributos espaciales del fragmento focal, y los efectos de los atributos espaciales a nivel de clase y paisaje.

Estos atributos fueron medidos dentro de áreas con radio fijo determinado alrededor de cada sitio visitado (Apéndice 1).

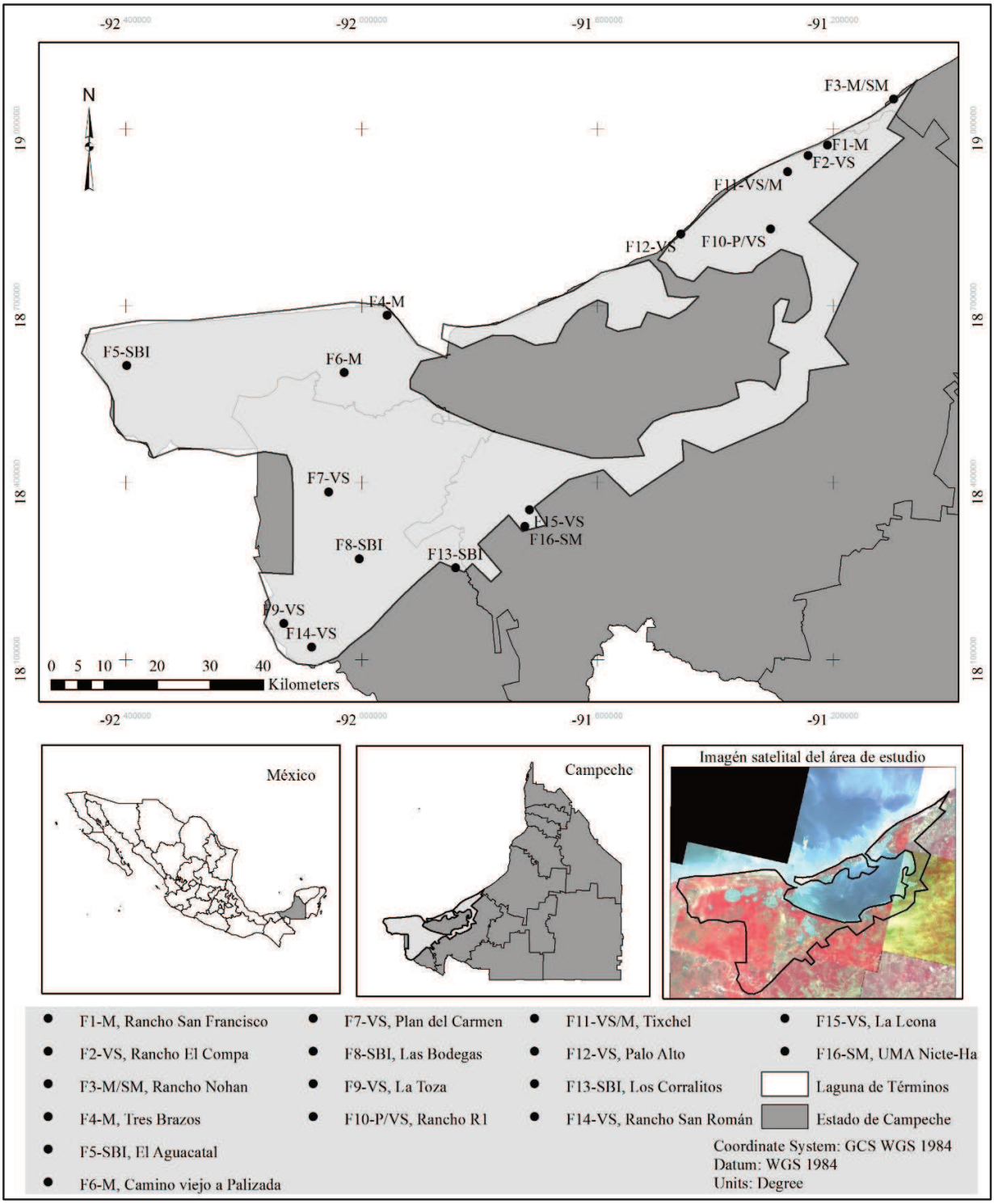


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio (Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, Campeche, México) y los 16 sitios de muestreo con sus respectivas localidades.

Clasificación semi-supervisada de uso de suelo y vegetación

La distribución espacial se llevó a cabo mediante el análisis de la cartografía por medio un Sistema de Información Geográfica (SIG). Para describir la configuración espacial del área de estudio se usaron las imágenes de satélites SPOT-5 y se identificaron siete clases: cuerpos de agua, tular, asentamientos humanos, selvas, manglar, vegetación secundaria y pastizal, de las cuáles las últimas cuatro son de interés para este estudio. La clasificación de estos elementos se basó en el reconocimiento de la cobertura vegetal y uso de suelo sugeridas por la serie V de INEGI (2011).

Para la asignación de las clases se realizó una clasificación semi-supervisada aplicando el algoritmo de máxima verosimilitud con el programa MultiSpec© v.3.1 (Landgrebe y Biehl 2001). Para ello se utilizó un compuesto en los canales del rojo y del infrarrojo medio y cercano del espectro electromagnético. Con este compuesto se integraron 231 sitios de entrenamiento discerniendo entre el suelo expuesto y la infraestructura humana, y la vegetación, dependiendo del tipo de la misma de acuerdo a la serie V de INEGI (2011; Lillesand *et al.* 2004). Los sitios de entrenamiento permitieron la asignación de firmas espectrales con base en los correspondientes niveles digitales de los pixeles, y por lo tanto a los diferentes tipos de vegetación y usos de suelo. Con esto se obtuvo un mapa con las clases definidas. La precisión de la clasificación fue adecuada (*kappa* = 0.81), lo que nos indica en términos generales que la clasificación supervisada omite el 81 % de los errores que se podrían obtener en una clasificación realizada al azar.

Una vez obtenido el mapa de vegetación y uso de suelo con las clases consideradas, en cada sitio se obtuvieron tres cortes de círculos concéntricos de 0.5, 1 y 2.5 km de radio (Figura 2) y se procedió a la estimación de las variables del paisaje (tamaño y forma del fragmento, distancia entre fragmentos, conectividad, composición y configuración del paisaje) con el programa Fragstats v.4.2 (McGarigal 2014); lo cual permitió evaluar alguna asociación que fuera dependiente de la escala, es decir si las especies son más sensibles a cambios espaciales a nivel de fragmento o paisaje a cierta escala espacial (0.5, 1 y 2.5 km de radio; McGarigal y Cushman 2002). De acuerdo con Jackson y Fahrig (2012), el radio del paisaje que mejor explique la respuesta de las poblaciones debe ser mayor al ámbito hogareño de la especie. Los cortes circulares empleados en este estudio incluyen el ámbito hogareño de varias especies de pequeños roedores, que suelen ser menores a 2 km^2 (Ceballos y Oliva 2005). Este tamaño de ámbito hogareño abarca el 100, 50 y 20 % de la superficie de los círculos con radio de 0.5, 1 y 2.5 km respectivamente.

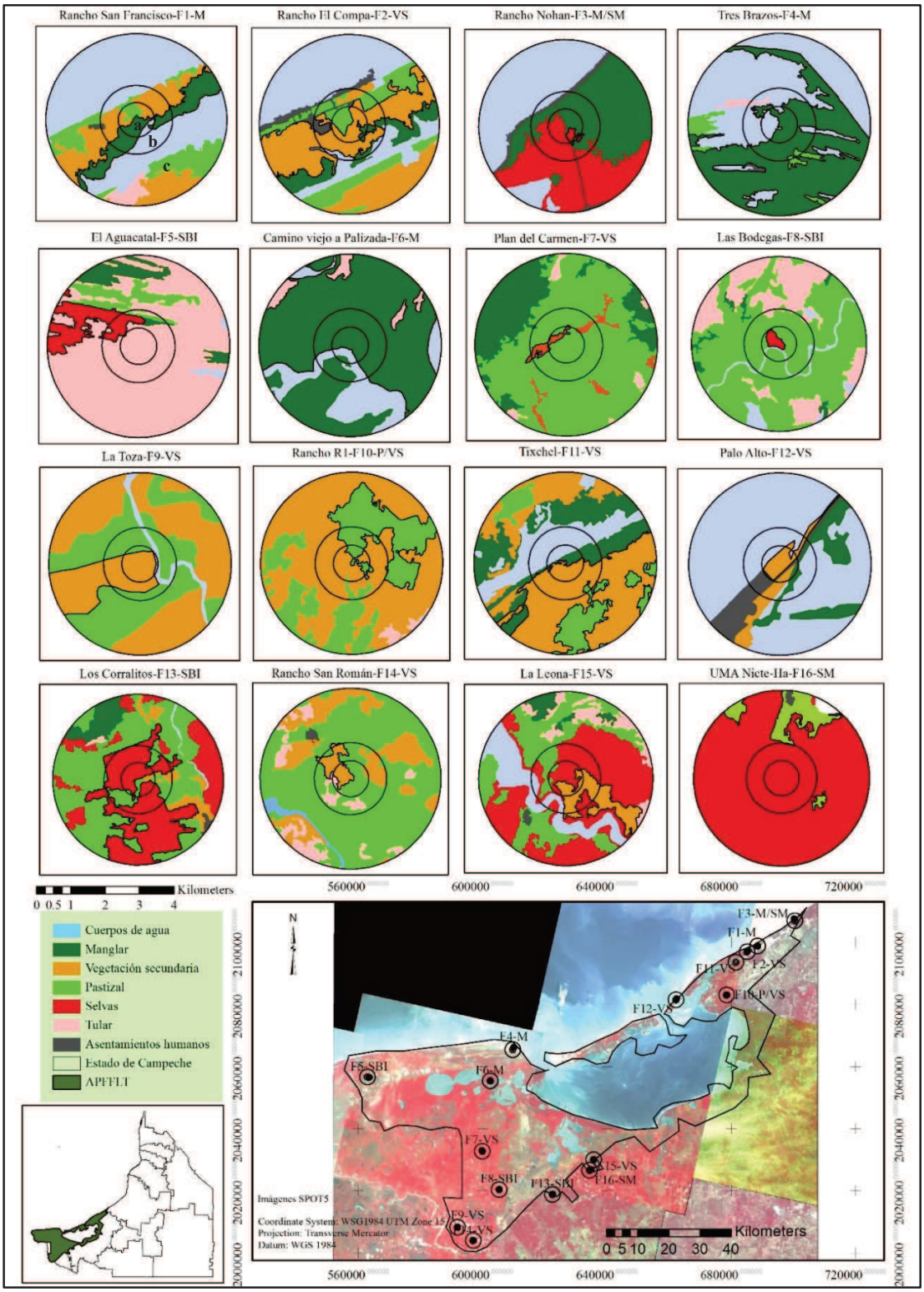


Figura 2. Ubicación geográfica de los 16 sitios de muestreo en el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (APFFLT). Los círculos muestran el patrón espacial de las clases a tres escalas espaciales: círculos con radio de 0.5 (a), 1 (b) y 2.5 (c) km. Los círculos más grandes de la imagen satelital corresponden a 2.5 km de radio. El fragmento focal (borde negro) es donde se realizó la colecta de pequeños roedores.

Trabajo de campo

El muestreo de roedores se llevó a cabo de enero a agosto de 2015. Primero se efectuó una salida de prospección al área de estudio para obtener contactos, permisos a los sitios a muestrear, así como también puntos de acceso al área de estudio. Posteriormente, se realizaron seis salidas de campo, donde se visitaron cada uno de los fragmentos seleccionados, muestreando tres noches consecutivas, para un total de 48 noches de muestreo (Tabla 1).

Tabla 1. Periodo de muestreo de cada salida de campo comprendido de enero a agosto de 2015, sitios de muestreo (acrónimos del número de fragmento con el tipo de cobertura vegetal), localidades y tipo de cobertura vegetal. M = manglar, P = pastizal, SBI = selva baja inundable, SM = selva mediana y VS = vegetación secundaria.

N° salida	Período de muestreo	Localidades	Vegetación	Fragmento
Prospección	21 al 22 de enero	-	-	-
1	23 de febrero al 4 de marzo	Rancho San Francisco	M	F1-M
		Rancho El Compa	VS	F2-VS
		Rancho Nohan	M/SM	F3-M/SM
2	18 al 25 de marzo	Tres Brazos	M	F4-M
		El Aguacatal	SBI	F5-SBI
		Camino viejo a	M	F6-M
3	20 al 30 de abril	Plan del Carmen	VS	F7-VS
		Las Bodegas	SBI	F8-SBI
		La Toza	VS	F9-VS
4	18 al 29 de mayo	Rancho R1	P/VS	F10-P/VS
		Tixchel	VS/M	F11-VS
		Palo Alto	VS	F12-VS
5	1 al 10 de julio	Los Corralitos	SBI	F13-SBI
		Rancho San Román	VS	F14-VS
6	7 al 17 de agosto	La Leona	VS	F15-VS
		UMA Nicte-Ha	SM	F16-SM

Los registros de los roedores se obtuvieron mediante colectas de campo con 100 trampas tipo Sherman (7 x 8 x 23.5 cm). Éstas se ubicaron en una cuadricula de 10 x 10, separadas entre sí por 10 m o bien en 2 cuadriculas de 5 x 10 trampas en cada sitio; la colocación de las trampas fue a nivel de piso y dependía de la accesibilidad del área a trabajar. Fueron cebadas con una mezcla de avena-esencia de vainilla-semillas de girasol (Romero-Almaraz *et al.* 2007). Este diseño nos permitió evaluar cuáles especies y en qué abundancia estuvieron presentes en cada sitio durante el tiempo que duró el estudio.

La revisión y cebado de las trampas se hizo a partir de las 07:00 h de cada día durante el muestreo. De cada uno de los individuos capturados se registraron los siguientes datos: especie, sexo, edad y medidas somáticas convencionales (Reid 1997). También se registró la posición geográfica de cada trampa con individuo capturado. La georreferenciación se llevó a cabo por

medio de un receptor geográfico (GPS marca Garmin, modelo Etrex 10) utilizando el sistema de coordenadas métrico (Universal Transversal de Mecator) y el datum *World Geodesic System de 1984* (WGS84). Cada individuo capturado se marcó con un corte distintivo en las orejas antes de ser liberados en el mismo sitio de captura para diferenciarlo de los ya capturados.

Se sacrificaron en promedio 10 ejemplares por especie. La preparación en piel y cráneo de los ejemplares y su posterior determinación taxonómica se realizó utilizando técnicas estandarizadas y con base en las claves de Hall (1981), en tanto que el arreglo sistemático de las especies se basó en Wilson y Reeder (2005). Éstos fueron depositados en la colección mastozoológica de ECOSUR-San Cristóbal de las Casas (ECO-SC-M) y CEDESU-UAC (CM-UAC). La colecta de roedores se realizó dentro del marco del permiso de colecta científica (SGPA/DGVS/06821/14) expedido por SEMARNAT, así también todos los procedimientos de captura y manipulación de los organismos se siguieron bajo las normas de la Sociedad Americana de Mastozoología (Sikes *et al.* 2011).

Análisis de datos

Variables del paisaje

Los atributos espaciales para el análisis de la fragmentación están asociados con la composición, configuración, número y tamaño de los fragmentos, así como la forma y el grado de agregación de los mismos, los cuales sirven de parámetro para estimar el grado de conectividad. Para ello, se obtuvieron métricas a nivel de fragmento, a nivel de clase que está representada por los diferentes tipos de cobertura vegetal (manglar, selvas, vegetación secundaria y pastizal) y a nivel del paisaje (todos los elementos en cada sitio) en cada uno de los cortes circulares (0.5, 1 y 2.5 km de radio; Apéndice 1).

A nivel de fragmento se obtuvieron los siguientes atributos: el tamaño expresado en hectáreas (AREA), índice de forma del fragmento (IF) y la distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano (ENN). Tanto a nivel de clase como de paisaje se calcularon ocho variables, éstas fueron: número de fragmentos (NP), proporción de adyacencias (PLANDJ), índice de interposición y yuxtaposición (IJI), índice de división (DIV), índice de agregación (IA), área total de la clase (CA), porcentaje del tipo de clase (PLAND) e índice de agrupamiento (CLUMPLY; las últimas tres solo a nivel de clase), así también índice de contagio (CONTAG) y riqueza de fragmentos (PR; estos dos últimos solo a nivel de paisaje; Apéndice 2). Los índices representaron la fragmentación del paisaje describiendo cada fragmento y en su conjunto, y se calcularon en cada corte circular por

medio del programa Fragstats v.4.2 (McGarigal 2014). A partir de estos atributos se obtuvieron patrones de composición, conexión y estructura espacial del paisaje.

Variables del ensamble de pequeños roedores

Se obtuvo como componente central y ampliamente utilizada como una medida de la diversidad biológica, la riqueza específica (S) considerada como el número de especies registradas en cada fragmento y en toda el área. La riqueza total se evaluó por medio de curvas de acumulación de especies y estimadores de riqueza para evaluar la calidad del inventario (Moreno, 2001; Magurran, 2013). Para ello, se usó el modelo de Clench (Clench, 1979) y modelos no paramétricos basados en abundancias (Chao 1, ACE y Cole Rarefaction), ya que son los estimadores con menor sesgo y mayor exactitud (Chiarucci *et al.* 2003; López-Gímez y Williams-Linera 2006), usando los programas Statistica v.8 y EstimateS v. 9 para cada modelo respectivamente (Colwell *et al.* 2012).

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H´) y se realizaron comparaciones entre los valores de diversidad empleando una prueba de *t* de Student modificada por Hutcheson (1970; Zar, 1999) para evaluar si existen diferencias entre sitios. Se estimaron Índices de Abundancia Relativa (IAR) por especie para cada fragmento, el cual se obtuvo al dividir el número total de individuos (n) capturados entre el esfuerzo total de capturas (noches/trampa), multiplicado por 100 (IAR= n/esfuerzo de muestreo*100; Nichols y Conroy, 1996). Asimismo, se consideraron dos índices más de diversidad: N1 (exponencial de Shannon-Wiener) y N2 (reciproco del índice de Simpson) de la serie de Hill, los cuales reflejan el número efectivo de especies abundantes (número de especies comunes) y muy abundantes (número de especies dominantes) respectivamente, en cada sitio (Hill 1973).

Relación entre ensambles de pequeños roedores y la estructura del paisaje

La presencia de una relación entre las variables que caracterizaron la estructura del paisaje (métricas del paisaje o variables predictores) con la riqueza, abundancia y diversidad de especies (variables de respuesta) fue analizada con análisis de regresión múltiple con modelos lineales generalizados (MLG; Crawley 2012) para identificar los atributos del fragmento, clase y del paisaje que tienen un efecto mayor sobre las variables de respuesta. Para la variable riqueza y abundancia de especies se construyó el modelo con un error con distribución Poisson y una función logarítmica como se recomienda para conteos o variables dependientes discretas (*e. g.* número de especies) y los resultados fueron corregidos por la sobre-dispersión como se recomienda en estos análisis

(Crawley, 1993). Mientras que para las variables de diversidad (N1 y N2) se comprobó su distribución normal con una prueba de Shapiro-Wilk y al mostrar esa distribución se construyeron los modelos. Para seleccionar el modelo más parsimonioso (combinación de variables que mejor explican la riqueza, abundancia y diversidad de especies) se utilizó el Criterio de Información de Akaike (CIA), aquellos modelos con valor de CIA similar al CIA del modelo más parsimonioso fueron tomados como igualmente parsimoniosos (ΔCIA<2; Motulsky y Christopoulos 2003).

Por otra parte, para evitar colinealidad entre las variables predictoras, se revisó la relación entre éstas con correlaciones de Pearson y el factor de la inflación de la varianza (FIV), que fue calculado para cada predictor (FIV > 4 indica posible colinealidad y FIV > 10 indica alta colinealidad; Neter *et al.* 1996). Debido a que las variables predictoras no cumplieron con los supuestos de normalidad fueron transformadas al $\log_{10}$ y arcoseno para datos de proporción.

Para determinar las variables predictoras que influyen en las abundancias de cada especie, se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA), para detectar las relaciones especie-ambiente. En este análisis se ordenaron las especies con respecto a las variables ambientales, realizándose el análisis para cada nivel y en cada escala usando las variables predictoras resultantes de los mejores MLG. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica v. 8 (StatSoft 2008).

Resultados

Riqueza, abundancia y diversidad de especies

Durante las seis salidas de campo se obtuvo un esfuerzo de muestreo de 4,025 trampas/noche, donde se obtuvieron 123 individuos, de los cuales 60 corresponden a ejemplares recolectados y depositados en las colecciones científicas (números de catálogos del 8002 al 8021-ECO-SC-M y del 847 al 886-CM-UAC), pertenecientes a ocho especies nativas referidas en dos familias (Cricetidae y Heteromyidae) y siete géneros. Las especies registradas fueron: *Heteromys gaumeri, Oligoryzomys fulvescens, Oryzomys couesi, Ototylomys phyllotis, Peromyscus leucopus, Peromyscus yucatanicus, Reithrodontomys gracilis* y *Sigmodon hispidus*; y una especie exótica (*Mus musculus*). Estos roedores representan el 72.72 % de las 11 especies que se distribuyen en el área de estudio (Ceballos y Oliva 2005).

Con base en las curvas de acumulación de especies, el modelo de Clench dio como resultado un coeficiente de determinación de R^2= 0.99, valor cercano a 1, lo cual indica que hay un buen

ajuste al modelo y predice un total de 13 especies; considerando el inventario realizado aún faltan por incluir cuatro especies (Figura 3). Mientras que los estimadores no paramétricos consideran nueve especies esperadas para el estudio; los valores de estos estimadores finalizan en los valores observados, lo que indica que se ha logrado un buen éxito de muestreo (Tabla 2).

Se encontró que las especies más abundantes durante el muestreo fueron *S. hispidus* con n = 28, *O. couesi* y *R. gracilis* (ambas especies con n = 27), en tanto que las menos abundantes corresponden a *O. phyllotis*, *P. yucatanicus* (ambas especies con n = 4), y *H. gaumeri* (n = 2; Tabla 2). Por fragmento, el mayor número de individuos registrados fue en el F14-VS con n = 33 (26.82 %); mientras que en el F10-P/VS, se presentó el mayor número de especies (S = 6). Cabe resaltar, que en los sitios F1-M, F2-VS, F4-M, F6-M y F7-VS no se registró ninguna especie (Tabla 3; Figura 4).

Los valores del índice de diversidad de los fragmentos F3-M/SM (H´ = 1.14), F5-SBI (H´ = 0) y F8-SBI (H´ = 0.34) fueron estadísticamente diferentes de los valores de diversidad presentados de tres a cuatro sitios, mientras que los fragmentos F10-P/VS (H´ = 1.39) y F11-VS (H´ = 1.13) solo difieren en F12-VS (H´ = 0; t = 4.26, $g.l.$ = 8, P = 0.000; t = 8.56, $g.l.$ = 23, P = 0.00 respectivamente; Tabla 3 y 4). El mayor número de especies abundantes y muy abundantes se halló en los sitios F10-P/VS (N1 = 4.49) y F8-SBI (N2 = 4.08) respectivamente (Tabla 3).

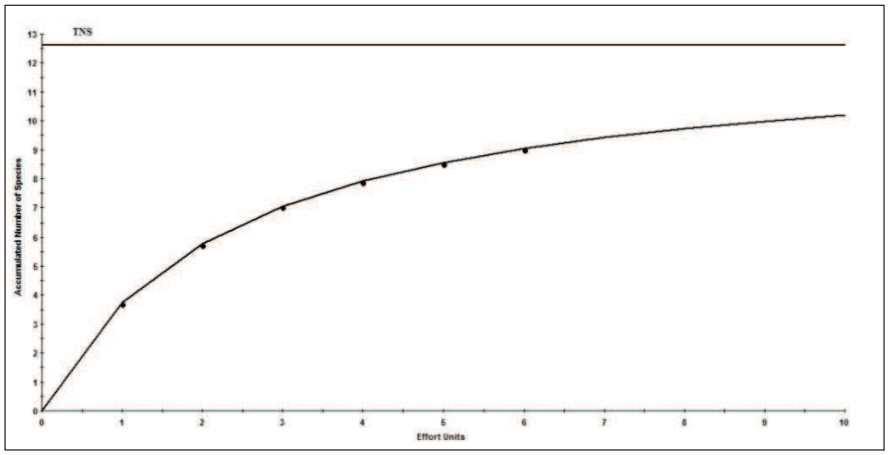


Figura 3. Curva de acumulación de especies de roedores de acuerdo al modelo de Clench. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado y el eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado. TNS = total de número de especies.

Tabla 2. Estimación de la riqueza de especies observada (Sobs), entre paréntesis los intervalos de confianza al 95 %, y la riqueza estimada de tres estimadores no paramétricos con sus respectivas desviaciones estándar, calculado a partir de los registros de roedores para cada muestreo realizado en el área de Laguna de Términos, Campeche.

		Estimadores		
Muestreo	Sobs	ACE	Chao 1	Cole Rarefaction
1	4 (2.55-5.45)	4.5 ± 2.17	4.41 ± 7.5	6.89 ± 1.06
2	6.13 (4.44-7.83)	6.23 ± 1.78	6.17 ± 3.47	8.14 ± 0.78
3	7.35 (5.75-8.95)	7.36 ± 1.64	7.34 ± 2.43	8.65 ± 0.53
4	8.13 (6.64-9.63)	8.15 ± 1.21	8.15 ± 2.27	8.87 ± 0.34
5	8.67 (7.24-10.09)	8.7 ± 0.72	8.7 ± 2.2	8.97 ± 0.17
6	9 (7.58-10.42)	9 ± 0	9 ± 0.64	9 ± 0

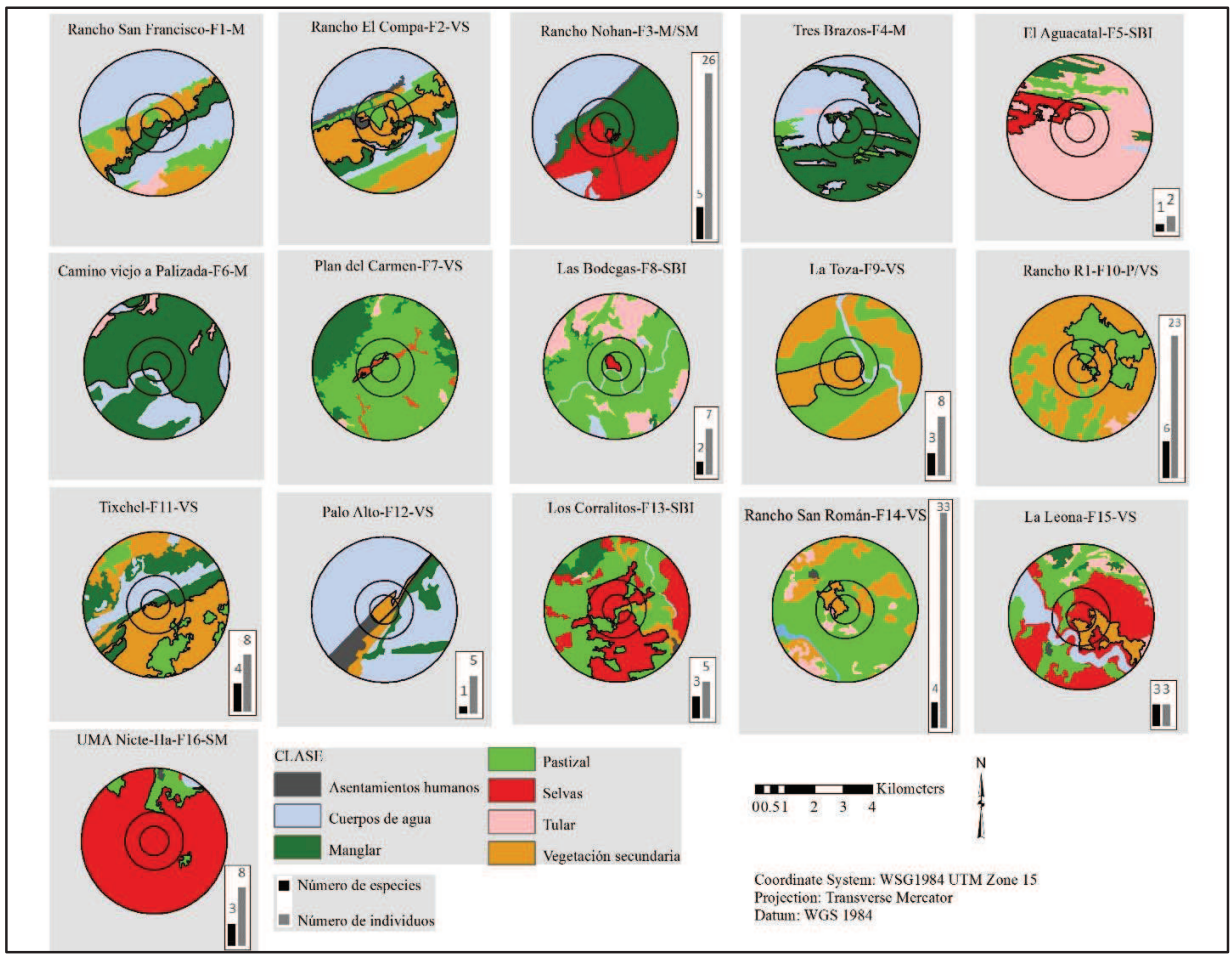


Figura 4. Número de especies (barras en negro) e individuos (barras en gris) registrados en los 16 sitios de muestreo en el área de Laguna de Términos, Campeche. El fragmento (focal) con borde negro es donde se realizó la colecta de pequeños roedores. Los sitios sin barras se deben a que no se registró ninguna especie.

Tabla 3. Número de individuos, entre paréntesis el índice de abundancia relativa por especie, riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H´) y números de la serie de Hill (N1 = número de especies comunes y N2 = número de especies dominantes) en cada fragmento muestreado en Laguna de Términos, Campeche.

Especie	FRAGMENTOS															
	F1-M	F2-VS	F3-M/SM	F4-M	F5-SBI	F6-M	F7-VS	F8-SBI	F9-VS	F10-P/VS	F11-VS	F12-VS	F13-SBI	F14-VS	F15-VS	F16-SM
H. gaumeri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (0.22)	1 (0.33)	0	0	0	0	0
O. phyllotis	0	0	2 (1.03)	0	0	0	0	0	0	2 (0.44)	0	0	0	0	0	0
P. yucatanicus	0	0	4 (2.05)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O. fulvescens	0	0	0	0	0	0	0	0	4 (1.33)	2 (0.44)	2 (0.67)	0	0	3 (1)	2 (0.67)	1 (0.33)
P. leucopus	0	0	15 (7.69)	0	0	0	0	0	0	0	2 (0.67)	0	0	0	0	0
O. couesi	0	0	4 (2.05)	0	2 (1.03)	0	0	0	0	2 (0.44)	3 (0.67)	0	2 (1)	12 (4)	1 (0.33)	1 (0.33)
R. gracilis	0	0	1 (0.51)	0	0	0	0	6 (2)	3 (1)	9 (2)	0	0	1 (0.5)	7 (2.33)	0	0
S. hispidus	0	0	0	0	0	0	0	1 (0.33)	1 (0.33)	7 (1.56)	0	0	2 (1)	11 (3.67)	0	6 (2)
M. musculus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5 (1.67)	0	0	0	0
Abundancia total	0	0	26 (13.33)	0	2 (1.03)	0	0	7 (2.33)	8 (2.66)	23 (5.10)	8 (2.67)	5 (1.67)	5 (2.50)	33 (11.00)	3 (1.00)	8 (2.66)
S	0	0	5	0	1	0	0	2	3	6	4	1	3	4	2	3
H´	0	0	1.14	0	0	0	0	0.34	0.85	1.39	1.13	0	0.85	1.27	0.76	0.61
N1	1	1	3.37	1	1	1	1	1.51	2.75	4.49	3.75	1	2.87	3.70	3.00	2.09
N2	0	0	1.63	0	0	0	0	4.08	1.68	1.37	1.39	0	1.56	1.40	1.50	2.46

Tabla 4. Comparaciones pareadas del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') utilizando la prueba *t* de Student modificada por Hutcheson para los fragmentos muestreados en Laguna de Términos, Campeche.

Fragmento	F3-M/SM	F5-SBI	F8-SBI	F9-VS	F10-P/VS	F11-VS	F12-VS	F13-SBI	F14-VS	F15-VS
H'	1.14	0.00	0.34	0.85	1.39	1.13	0.000	0.85	1.27	0.76
F5-SBI	*t* = 6.63 *g.l.* = 26 ***P* = 0.00**									
F8-SBI	*t* = 2.58 *g.l.* = 13 ***P* = 0.02**	*t* = -1.31 *g.l.* = 7 *P* = 0.21								
F9-VS	*t* = 1.10 *g.l.* =20 *P* = 0.83	*t* = -4.26 *g.l.* = 8 ***P* = 0.00**	*t* = -1.56 *g.l.* = 14 *P* = 0.13							
F10-P/VS	*t* = -1.07 *g.l.* = 48 *P* = 0.28	*t* = -8.56 *g.l.* = 23 ***P* = 0.000**	*t* = -3.46 *g.l.* = 13 ***P* = 0.004**	*t* = -2.11 *g.l.* = 19 ***P* = 0.04**						
F11-VS	*t* = 0.02 *g.l.* = 21 *P* = 0.98	*t* = -5.80 *g.l.* = 8 ***P* = 0.00**	*t* = -2.45 *g.l.* = 13 ***P* = 0.02**	*t* = -1.01 *g.l.* = 16 *P* = 0.32	*t* = 1.02 *g.l.* = 20 *P* = 0.31					
F12-VS	*t* = 6.63 *g.l.* = 26 ***P* = 0.00**	- - -	*t* = 1.31 *g.l.* = 7 *P* = 0.23	*t* = 4.26 *g.l.* = 8 ***P* = 0.00**	*t* = 8.56 *g.l.* = 23 ***P* = 0.00**	*t* = 5.80 *g.l.* = 8 ***P* = 0.00**				
F13-SBI	*t* = 0.97 *g.l.* = 11 *P* = 1.79	*t* = -3.63 *g.l.* = 5 ***P* = 0.01**	*t* = -1.47 *g.l.* = 12 *P* = 0.16	*t* = -0.01 *g.l.* = 11 *P* = 0.98	*t* = 1.88 *g.l.* = 10 *P* = 0.08	*t* = 0.91 *g.l.* = 11 *P* = 0.38	*t* = -3.63 *g.l.* = 5 ***P* = 0.01**			
F14-VS	*t* = -0.68 *g.l.* = 35 *P* = 0.50	*t* = -17.57 *g.l.* = 34 ***P* = 0.00**	*t* = -3.46 *g.l.* = 8 ***P* = 0.00**	*t* = -1.96 *g.l.* = 10 *P* = 0.077	*t* = 0.72 *g.l.* = 32 *P* = 0.47	*t* = -0.63 *g.l.* = 10 *P* = 0.53	*t* = -17.57 *g.l.* = 34 ***P* = 0.00**	*t* = -1.66 *g.l.* = 6 *P* = 0.14		
F15-VS	*t* = 0.99 *g.l.* = 5 *P* = 0.36	*t* = -2.29 *g.l.* = 34 *P* = 0.10	*t* = -1.01 *g.l.* = 7 *P* = 0.34	*t* = 0.216 *g.l.* = 5 *P* = 0.83	*t* = 1.69 *g.l.* = 5 *P* = 0.15	*t* = 0.95 *g.l.* = 5 *P* = 0.38	*t* = -2.295 *g.l.* = 3 *P* = 0.10	*t* = 0.21 *g.l.* = 6 *P* = 0.83	*t* = 1.46 *g.l.* = 3 *P* = 0.23	
F16-SM	*t* = 1.52 *g.l.* = 14 *P* = 0.15	*t* = -2.02 *g.l.* = 8 *P* = 0.07	*t* = -0.68 *g.l.* = 15 *P* = 0.50	*t* = 0.66 *g.l.* = 14 *P* = 0.51	*t* = 2.28 *g.l.* = 13 ***P* = 0.03**	*t* = 1.45 *g.l.* = 14 *P* = 0.16	*t* = -2.02 *g.l.* = 8 *P* = 0.07	*t* = 0.63 *g.l.* = 13 *P* = 1.78	*t* = 2.11 *g.l.* = 9 *P* = 0.06	*t* = 0.34 *g.l.* = 8 *P* = 0.73

Métricas del paisaje

El tamaño del área de los fragmentos muestreados en las tres escalas fue variable, se presentaron fragmentos muy pequeños (0.36 ha en el F5-SBI) hasta fragmentos que ocupaban prácticamente toda la superficie del paisaje con radio de 2.5 km (1,776.41 ha en el F16-SM). La forma de los fragmentos fue irregular y compleja (IF ≦ 1, sin límite, IF = 1, cuando el fragmento es circular y aumenta cuando la forma del fragmento se vuelve más irregular). En cuanto a la distancia al fragmento vecino más cercano del mismo tipo se presentaron distancias desde 3 m hasta 500 m (DS = 75.04, 115.23, 132.03 en las escalas de 0.5, 1 y 2.5 km respectivamente; Apéndice 3).

A nivel de clase, el tipo de vegetación en la mayoría de los sitios se presentó menor del 50 % con respecto al total del paisaje en las tres escalas. El número de fragmentos de cada tipo de vegetación en cada sitio fueron de entre 5 a 10 fragmentos en las diferentes escalas. En lo que respecta a la conectividad, dentro de los paisajes evaluados, las clases están conectadas, ya que el índice de agrupamiento nos muestra que el tipo de clase se encuentra máximamente agregado (valores de CLUMPLY se acercan a 1), esto también se observa en el índice de proporción de adyacencias (PLADJ = valores cercanos a 100 %). También, el índice de agregación señala que el tipo de clase se encuentra máximamente agregada en un solo fragmento compacto (IA = valores cercanos a 100 %); por el contrario el índice de división mostró que los fragmentos de una clase dada se distribuyeron de manera independiente uno del otro, lo cual indica que casi todos los sitios están formados por un alto número de fragmentos (DIV = valores cercanos a 1; Apéndice 3).

Al considerar todos los tipos de clase (nivel de pasaje) se encontraron hasta 10, 20 y 40 fragmentos en las tres escalas (0.5, 1 y 2.5 km de radio respectivamente). Los diferentes tipos de clase en cada sitio se encontraron continuos, ya que los valores del índice de contagio fueron cercanos 100 %, lo cual indica que cada pixel de cada tipo de fragmento están juntos o bien existe contigüidad de los pixeles (CONTAG > 50 %); asimismo el índice de proporción de adyacencias (PLADJ = valores cercanos a 100 %), índice de agregación (AI valores cercanos a 100 %), e índice de interposición y yuxtaposición (IJI = valores entre el 50 al 100 %), muestran que se tratan de paisajes que contienen fragmentos grandes y que están de manera agregada. En cuanto a la composición, la mayoría de los sitios presentaron de cuatro a seis tipos de vegetación, siendo que en dos sitios presentaron el máximo número de riqueza con las siete clases (F13-SBI y F15-VS; Apéndice 3).

Análisis de datos

Algunas de las variables predictivas mostraron correlación en los distintos niveles (fragmento, clase y paisaje) y en las tres escalas (círculos con radios de 0.5, 1 y 2.5 km; Apéndice 4), por lo que se llevaron a cabo análisis independientes: 1) evaluación del impacto de las métricas a nivel de fragmento (tamaño, forma y distancia al fragmento más cercano) en cada escala; 2) evaluación de las métricas a nivel de clase (cobertura vegetal) en las tres escalas; y 3) evaluación de los atributos del paisaje en cada escala. Así también, se identificaron algunas variables con alta colinealidad a nivel de clase ($PLANDJ_{500km}$, FIV = 24.16; $PLADJ_{1km}$, FIV = 13.56 y $DIV_{2.5km}$, FIV = 30.59) y a nivel de paisaje (DIV_{500m}, FIV = 46.21). Éstas se excluyeron de los MLG (Apéndice 4).

Variables del paisaje que afectan la riqueza de pequeños roedores

De manera general, las métricas del paisaje fueron diferentes y altamente variables dentro de cada escala y en cada nivel. Esta variabilidad resultó en distintas respuestas en el ensamble de roedores a los cambios en la configuración espacial del paisaje. A nivel de fragmento, el mejor modelo está explicado por la distancia al fragmento más cercano y por el índice de forma de manera positiva, sin embargo esta relación no fue significativa. Al considerar las variables a nivel de clase, la única variable predictora que se relacionó significativamente de manera negativa con la riqueza de roedores fue el índice de interposición y yuxtaposición (IJI) a escalas de 0.5 y 1 km (X^2 = 4.12, *d. f.* = 1, $P < 0.05$; X^2 = 4.78, *d. f.* = 1, $P < 0.05$). A nivel paisaje, también este índice afectó negativamente (escala de 2.5 km; X^2 = 9.30, *d. f.* = 1, $P < 0.001$), es decir, aquellos paisajes en donde los tipos de fragmentos son más intercalados afectan la riqueza de roedores; así también la riqueza de fragmentos (PR) afectó negativamente (escala de 0.5 km; X^2 =11.28, *d. f.* = 1 $P < 0.001$; Tabla 5).

Tabla 5. Resultado de los modelos lineales generalizados realizados (MLG) para mostrar las variables predictoras que mejor explican la riqueza de roedores presentes en Laguna de Términos, Campeche, en los tres niveles (fragmento, clase y paisaje) y en las tres escalas espaciales (círculos con radio de 0.5, 1 y 2.5 km). Solo se incluyó el modelo mínimo adecuado, *i e.* combinación de variables independientes que en base en el Criterio de información de Akaike (AIC) explicaron mejor la variable de respuesta, en este caso la riqueza de especies; entre paréntesis el valor máximo de éste. Las variables evaluadas fueron: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, IF = índice de forma del fragmento, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = proporción de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos. Los superíndices indican la significancia estadística: $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.001$, ns = no significativo ($P > 0.05$). Los signos indican una relación positiva (+) o negativa (−).

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Fragmento_{0.5m}$	AREA $(+)^{ns}$	0.01	IF	69.99
	IF $(+)^{ns}$	0.42		(73.90)
	ENN $(+)^{ns}$	0.04		
$Fragmento_{1km}$	AREA $(+)^{ns}$	0.54	ENN	69.81
	IF $(-)^{ns}$	0.91		(72.71)
	ENN $(+)^{ns}$	0.21		
$Fragmento_{2.5km}$	AREA $(+)^{ns}$	0.45	ENN	69.80
	IF $(-)^{ns}$	0.10		(73.28)
	ENN $(+)^{ns}$	0.53		
$Clase_{0.5km}$	CA $(+)^{ns}$	0.52	CA	69.86
	PLAND $(+)^{ns}$	0.34		(72.22)
	NP $(-)^{ns}$	0.10		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	1.51		
	IJI $(+)^{ns}$	0.00		
	DIV $(+)^{ns}$	0.60		
	AI $(+)^{ns}$	0.13		
$Clase_{1km}$	CA $(+)^{ns}$	0.25	CLUMPLY, IJI, AI	64.38
	PLAND $(-)^{ns}$	0.78		(66.37)
	NP $(+)^{ns}$	1.08		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	0.02		
	IJI $(-)^{*}$	4.12		
	DIV $(-)^{ns}$	3.09		
	AI $(+)^{ns}$	2.79		
$Clase_{2.5km}$	CA $(+)^{ns}$	1.38	CA, PLAND, NP, CLUMPLY, IJI, AI	55.32
	PLAND $(-)^{ns}$	2.63		(60.90)
	NP $(+)^{ns}$	3.10		
	CLUMPLY $(-)^{*}$	6.42		
	PLADJ $(+)^{ns}$	1.16		
	IJI $(-)^{*}$	4.78		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
$Paisaje_{0.5km}$	NP $(-)^{ns}$	0.57	NP, CONTAG, PLADJ, IJI, PR	43.76
	CONTAG $(+)^{ns}$	0.28		(45.80)
	PLADJ $(-)^{ns}$	0.21		
	IJI $(-)^{ns}$	0.13		
	AI $(+)^{*}$	5.88		
	PR $(-)^{**}$	11.28		
$Paisaje_{1Km}$	NP $(+)^{ns}$	1.56	NP, CONTAG, AI, PR	38.04
	CONTAG $(-)^{*}$	4.47		(40.93)
	PLADJ $(-)^{**}$	10.88		
	IJI $(-)^{ns}$	2.58		
	DIV $(-)^{ns}$	0.51		
	AI $(+)^{ns}$	0.97		
	PR $(-)^{ns}$	0.49		

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Paisaje_{2.5km}$	NP $(+)^{ns}$	0.15	PLADJ, AI	41.71
	CONTAG $(+)^{ns}$	0.23		(46.53)
	PLADJ $(-)^{ns}$	0.48		
	IJI $(-)^{**}$	9.30		
	DIV $(+)^{ns}$	1.90		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
	PR $(-)^{ns}$	1.80		

Variables del paisaje que afectan la abundancia de pequeños roedores

La relación entre variables del fragmento y abundancia de roedores fue significativa, disminuyó conforme los fragmentos eran más distanciados entre sí en las tres escalas (distancia al fragmento vecino más cercano = ENN; X^2 =13.69, *d. f.* = 1 $P < 0.001$; X^2 = 17.71, *d. f.* = 1, $P < 0.001$; X^2 = 17.41, *g. l.* = 1, $P < 0.001$), así también el área del fragmento (AREA) afectó de manera negativa solo a escala de un 1 km (X^2 = 24.81, *g. l.* = 1; $P < 0.001$; Tabla 6).

A nivel de clase, la mayoría de las variables se relacionaron significativamente con la abundancia de las especies dependiendo de la escala. A escala de 0.5 km, la abundancia se relacionó positiva y negativamente con el agrupamiento (CUMPLY) y división de los fragmentos (DIV) respectivamente. Mientras que a escala de 1 km, el área (CA) y agregación de la clase se relacionaron positiva y negativamente, y con el porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje (PLAND). Para la escala de 2.5 km, solo CA positivamente y PLAND negativamente se relacionaron con la abundancia (Tabla 6).

En el nivel de paisaje, la abundancia también está afectada por la mayoría de las variables, siendo índice de contagio (CONTAG) y riqueza de fragmentos (PR) especificas en este nivel que afectaron de manera positiva y negativa respectivamente en las tres escalas, es decir la abundancia se incrementó con paisajes conectados (X^2 = 0.08, *g. l.* = 1; $P < 0.001$; X^2 = 32.45, *g. l.* = 1, $P > 0.05$; X^2 = 8.91, *g. l.* = 1, $P < 0.001$) y se disminuyó en paisajes con mayor riqueza de fragmentos (X^2 = 35.07, *g. l.* = 1; $P < 0.001$; X^2 = 45.67, *g. l.* = 1, $P < 0.001$; X^2 = 32.98, *g. l.* = 1, $P < 0.001$; Tabla 6).

Tabla 6. Resultado de los modelos lineales generalizados realizados para mostrar las variables predictoras que mejor explican la abundancia de roedores presentes en Laguna de Términos, Campeche, en los tres niveles (fragmento, clase y paisaje) y en las tres escalas espaciales (círculos con radio de 0.5, 1 y 2.5 km). Solo se incluyó el modelo mínimo adecuado, *i e.* combinación de variables independientes que en base en el Criterio de información de Akaike (AIC) explicaron mejor la variable de respuesta, en este caso la abundancia de especies; entre paréntesis el valor máximo de éste. Las variables evaluadas fueron: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, IF = índice de forma del fragmento, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = proporción de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos. Los superíndices indican la significancia estadística: $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.001$, ns = no significativo ($P > 0.05$). Los signos indican una relación positiva (+) o negativa (−).

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Fragmento_{0.5km}$	AREA $(-)^{ns}$	0.93	ENN	217.30
	IF $(+)^{ns}$	3.31		(230.52)
	ENN $(-)^{**}$	13.69		
$Fragmento_{1km}$	AREA $(-)^{**}$	24.81	AREA,ENN	190.91
	IF $(-)^{ns}$	0.03		(208.61)
	ENN $(-)^{**}$	17.71		
$Fragmento_{2.5km}$	AREA $(-)^{ns}$	2.64	ENN	213.52
	IF $(+)^{ns}$	0.02		(215.39)
	ENN $(-)^{**}$	17.41		
$Clase_{0.5km}$	CA $(+)^{ns}$	1.22	CA, CLUMPLY, IJI, DIV	195.78
	PLAND $(-)^{**}$	13.50		(199.10)
	NP $(+)^{*}$	5.10		
	CLUMPLY $(+)^{**}$	11.96		
	IJI $(+)^{ns}$	1.95		
	DIV $(-)^{**}$	10.33		
	AI $(-)^{ns}$	0.00		
$Clase_{1km}$	CA $(+)^{**}$	0.04	CA, PLAND, NP, CLUMPLY, AI	169.74
	PLAND $(-)^{**}$	12.47		(186.12)
	NP $(+)^{**}$	20.12		
	CLUMPLY $(+)^{**}$	6.02		
	IJI $(+)^{ns}$	1.80		
	DIV $(-)^{ns}$	14.87		
	AI $(+)^{**}$	15.66		
$Clase_{2.5km}$	CA $(+)^{**}$	3.20	CA, PLAND, NP	171.18
	PLAND $(-)^{**}$	32.17		(174.02)
	NP $(+)^{**}$	28.91		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	0.00		
	PLADJ $(+)^{ns}$	0.00		
	IJI $(+)^{ns}$	0.16		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
$Paisaje_{0.5km}$	NP $(+)^{**}$	17.21	NP, CONTAG, PLADJ, IJI, PR	89.37
	CONTAG $(+)^{**}$	0.08		(111.07)
	PLADJ $(-)^{ns}$	0.80		
	IJI $(-)^{**}$	0.08		
	AI $(+)^{ns}$	48.15		
	PR $(-)^{**}$	35.07		
$Paisaje_{1Km}$	NP $(+)^{**}$	19.48	NP, CONTAG, IJI, PR	68.31
	CONTAG $(+)^{ns}$	32.45		(65.89)
	PLADJ $(+)^{ns}$	0.00		
	IJI $(-)^{*}$	12.58		
	DIV $(+)^{ns}$	10.05		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
	PR $(-)^{**}$	45.67		

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Paisaje_{2.5km}$	NP $(+)^{ns}$	10.11	CONTAG, IJI, DIV, AI, PR	114.74
	CONTAG $(+)^{**}$	8.91		(121.25)
	PLADJ $(-)^{**}$	4.86		
	IJI $(+)^{ns}$	13.47		
	DIV $(+)^{*}$	0.03		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
	PR $(-)^{**}$	32.98		

Variables del paisaje que afectan la diversidad de pequeños roedores

La diversidad de roedores mostró una respuesta distinta a los cambios espaciales tanto en el fragmento como a nivel de clase y paisaje, asimismo en las diferentes escalas. En primer lugar, para la diversidad de especies comunes (N1) a nivel de fragmento la relación no fue significativa, sin embargo la tendencia fue que aumentó la diversidad de roedores con mayor tamaño (AREA), complejidad del fragmento (IF) y con la distancia al fragmento más cercano (ENN; Tabla 7).

A un nivel de clase, solo las variables número de fragmentos (NP) e índice de interposición y yuxtaposición (IJI) presentaron una relación significativa de manera positiva y negativa, respectivamente ($X^2 = 3.99$, *g. l.* = 1; $P < 0.05$; $X^2 = 4.55$, *g. l.* = 1, $P < 0.05$), es decir aumentó la diversidad de roedores al presentarse un mayor número de fragmentos del tipo de clase muestreado y disminuyó en paisajes con fragmentos más intercalados. En cambio, a nivel de paisaje la diversidad disminuyó en paisajes con mayor número de fragmentos (NP), mayor riqueza de fragmentos (PR) y fragmentos más intercalados (IJI), esto presentándose principalmente a escala de 0.5 km (Tabla 7).

Tabla 7. Resultado de los modelos lineales generalizados realizados para mostrar las variables predictoras que mejor explican la diversidad de roedores (N1 = especies abundantes) presentes en Laguna de Términos, Campeche, en los tres niveles (fragmento, clase y paisaje) y en las tres escalas espaciales (círculos con radio de 0.5, 1 y 2.5 km). Solo se incluyó el modelo mínimo adecuado, *i e.* combinación de variables independientes que en base en el Criterio de información de Akaike (AIC) explicaron mejor la variable de respuesta, en este caso la diversidad de especies; entre paréntesis el valor máximo de éste. Las variables evaluadas fueron: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, IF = índice de forma del fragmento, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = proporción de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos. Los superíndices indican la significancia estadística: $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.001$, ns = no significativo ($P > 0.05$). Los signos indican una relación positiva (+) o negativa (−).

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Fragmento_{0.5km}$	AREA $(+)^{ns}$	0.20	IF	54.50
	IF $(+)^{ns}$	1.02		(58.05)
	ENN $(+)^{ns}$	0.03		
$Fragmento_{1km}$	AREA $(+)^{ns}$	0.05	ENN	55.10
	IF $(+)^{ns}$	0.00		(59.09)
	ENN $(+)^{ns}$	0.17		
$Fragmento_{2.5km}$	AREA $(+)^{ns}$	1.00	AREA	54.31
	IF $(+)^{ns}$	0.04		(58.17)
	ENN $(+)^{ns}$	0.10		

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Clase_{0.5km}$	CA $(+)^{ns}$	0.61	CA	54.70
	PLAND $(+)^{ns}$	0.81		(58.15)
	NP $(-)^{ns}$	0.12		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	0.41		
	IJI $(+)^{ns}$	0.00		
	DIV $(+)^{ns}$	0.30		
	AI $(+)^{ns}$	0.05		
$Clase_{1km}$	CA $(+)^{ns}$	0.46	CLUMPLY, IJI, AI	51.96
	PLAND $(-)^{ns}$	1.64		(55.17)
	NP $(+)^{ns}$	0.39		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	0.03		
	IJI $(-)^{*}$	4.55		
	DIV $(-)^{ns}$	1.31		
	AI $(+)^{ns}$	1.56		
$Clase_{2.5km}$	CA $(+)^{ns}$	1.46	CA, PLAND, NP	51.23
	PLAND $(-)^{ns}$	2.63		(55.65)
	NP $(+)^{*}$	3.99		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	0.00		
	PLADJ $(+)^{ns}$	0.00		
	IJI $(-)^{ns}$	1.34		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
$Paisaje_{0.5km}$	NP $(-)^{*}$	0.17	NP, IJI, AI, PR	39.43
	CONTAG $(+)^{ns}$	0.82		(42.48)
	PLADJ $(-)^{ns}$	0.12		
	IJI $(-)^{**}$	0.15		
	AI $(-)^{ns}$	3.22		
	PR $(-)^{**}$	6.56		
$Paisaje_{1Km}$	NP $(+)^{ns}$	0.38	NP, CONTAG, AI, PR	31.48
	CONTAG $(-)^{ns}$	2.90		(34.57)
	PLADJ $(-)^{ns}$	1.71		
	IJI $(-)^{*}$	6.15		
	DIV $(-)^{ns}$	1.43		
	AI $(+)^{ns}$	1.03		
	PR $(-)^{*}$	6.00		
$Paisaje_{2.5km}$	NP $(+)^{ns}$	0.22	IJI, AI, PR	38.29
	CONTAG $(-)^{ns}$	0.04		(42.63)
	PLADJ $(-)^{ns}$	0.14		
	IJI $(-)^{*}$	7.65		
	DIV $(+)^{ns}$	0.45		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
	PR $(-)^{ns}$	2.58		

Por otro lado, la diversidad de las especies dominantes (N2) disminuyó significativamente con la complejidad de la forma del fragmento (IF) a escala de 1 y 2.5 km. A nivel de clase, solo el índice de agregación (AI) se relacionó con la diversidad de manera positiva a escala de 1 km (X^2 = 10.23, *g. l.* = 1; $P < 0.05$) y del mismo modo el área de la clase (CA) y porcentaje de la clase a escala de 2.5 km (PLAND; $X^2 = 0.74$, *g. l.* = 1; $P < 0.05$; $X^2 = 3.78$, *g. l.*= 1; $P< 0.05$; Tabla 8). Por último, a nivel de paisaje, la mayoría de las variables se relacionaron con el índice de diversidad (N2) a escala de 1 km, aumentado en paisajes con mayor número de fragmentos (NP; $X^2 = 2.53$, *g.*

l. = 1; $P < 0.001$), fragmentos continuos (CONTAG; $X^2 = 0.70$, *g. l.* = 1; $P < 0.001$) y decreciendo con la riqueza de fragmentos (PR; X^2=12.79, *g. l.*= 1; $P < 0.001$; Tabla 8).

Tabla 8. Resultado de los modelos lineales generalizados realizados para mostrar las variables predictoras que mejor explican la diversidad de roedores (N2 = especies muy abundantes) presentes en Laguna de Términos, Campeche, en los tres niveles (fragmento, clase y paisaje) y en las tres escalas espaciales (círculos con radio de 0.5, 1 y 2.5 km). Solo se incluyó el modelo mínimo adecuado, *i e.* combinación de variables independientes que en base en el Criterio de información de Akaike (AIC) explicaron mejor la variable de respuesta, en este caso la diversidad de especies; entre paréntesis el valor máximo de éste. Las variables evaluadas fueron: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, IF = índice de forma del fragmento, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = proporción de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos. Los superíndices indican la significancia estadística: $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.001$, ns = no significativo ($P > 0.05$). Los signos indican una relación positiva (+) o negativa (−).

$\text{Nivel}_{\text{escala}}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$\text{Fragmento}_{0.5\text{km}}$	AREA $(+)^{ns}$	0.39	IF	51.71
	IF $(-)^{ns}$	1.41		(55.52)
	ENN $(+)^{ns}$	0.01		
$\text{Fragmento}_{1\text{km}}$	AREA $(-)^{ns}$	0.54	AREA, IF	46.72
	IF $(-)^{**}$	8.07		(54.71)
	ENN $(+)^{ns}$	0.06		
$\text{Fragmento}_{2.5\text{km}}$	AREA $(+)^{ns}$	0.00	IF	50.18
	IF $(-)^{*}$	5.06		(55.12)
	ENN $(+)^{ns}$	0.00		
$\text{Clase}_{0.5\text{km}}$	CA $(-)^{ns}$	0.56	PLAND, CLUMPLY, AI	45.02
	PLAND $(-)^{ns}$	0.00		(48.98)
	NP $(+)^{ns}$	2.93		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	3.11		
	IJI $(+)^{ns}$	4.33		
	DIV $(-)^{ns}$	2.68		
	AI $(+)^{ns}$	1.29		
$\text{Clase}_{1\text{km}}$	CA $(-)^{ns}$	0.49	CA, NP, IJI, AI	40.39
	PLAND $(+)^{ns}$	3.36		(43.67)
	NP $(+)^{ns}$	1.78		
	CLUMPLY $(-)^{ns}$	3.50		
	IJI $(+)^{ns}$	1.17		
	DIV $(+)^{ns}$	0.93		
	AI $(+)^{**}$	10.23		
$\text{Clase}_{2.5\text{km}}$	CA $(+)^{*}$	0.74	CA, PLAND, NP	50.39
	PLAND $(+)^{*}$	3.78		(55.81)
	NP $(+)^{*}$	2.42		
	CLUMPLY $(+)^{ns}$	0.00		
	PLADJ $(+)^{ns}$	0.00		
	IJI $(-)^{ns}$	0.16		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
$\text{Paisaje}_{0.5\text{km}}$	NP $(+)^{ns}$	3.31	NP, IJI, AI, PR	23.80
	CONTAG $(+)^{ns}$	0.85		(36.16)
	PLADJ $(-)^{*}$	4.37		
	IJI $(-)^{ns}$	1.75		
	AI $(+)^{ns}$	2.07		
	PR $(-)^{**}$	12.79		
$\text{Paisaje}_{1\text{Km}}$	NP $(+)^{**}$	2.53	NP, CONTAG, DIV, AI, PR	31.89
	CONTAG $(+)^{**}$	0.70		(39.41)
	PLADJ $(-)^{ns}$	0.06		
	IJI $(+)^{ns}$	1.14		
	DIV $(+)^{**}$	2.35		
	AI $(+)^{ns}$	0.73		
	PR $(-)^{**}$	13.39		

$Nivel_{escala}$	Variable	X^2	Modelo (combinación de variables)	AIC
$Paisaje_{2.5km}$	NP $(+)^{ns}$	2.37	NP, CONTAG, PLANDJ, IJI, DIV	19.36
	CONTAG $(+)^{ns}$	0.20		(27.88)
	PLADJ $(+)^{ns}$	0.01		
	IJI $(-)^{ns}$	0.71		
	DIV $(+)^{**}$	27.62		
	AI $(+)^{ns}$	0.00		
	PR $(-)^{ns}$	0.26		

Relación especies-ambiente

De acuerdo con el análisis de correspondencia canónica, los dos primeros valores propios (los dos ejes de ordenación) en el nivel de fragmento en las tres escalas explicaron alrededor del 99 % de la variación en la composición de roedores, lo cual indica que el ensamble de roedores está fuertemente relacionado con las variables del fragmento. Las abundancias de *O. couesi, S. hispidus* y *O. fulvescens* están asociados positivamente con el área del fragmento (AREA), mientras que *R. gracilis, M. musculus* y *O. phyllotis* con la distancia al fragmento más cercano (ENN; Figura 5).

A nivel de clase, los valores propios en las tres escalas explicaron en promedio el 89 % de la variación. La abundancia de *O. couesi* tendió a ser positiva con el agrupamiento del tipo de clase (CUMPLY), mientras que *R. gracilis* se asoció negativamente con el índice de interposición y yuxtaposición (IJI) a una escala de 0.5 km. A escalas mayores (1 km), *S. hispidus* se asoció positivamente al área del tipo de clase (CA) y al índice de agregación (AI), en cambio a mayor escala (2.5 km) *O. fulvescens, S. hispidus* y *H. gaumeri* se asociaron de manera negativa en todas las variables (CA, PLAND y NP; Figura 5).

A nivel del paisaje, los dos primero valores propios en las tres escalas explicaron en promedio el 87 % de la variación en la composición de las especies; lo cual indica que también existe una fuerte relación entre el ensamble de roedores y las variables del paisaje. *Peromyscus leucopus, P. yucatanicus* y *O. phyllotis* se relacionaron positivamente con el número de fragmentos (NP), mientras que de manera opuesta *R. gracilis, S. hispidus* y *O. couesi* con el porcentaje de adyacencias (PLADJ; 0.5 km). Para el caso de 1 km, *O. phyllotis* y *H. gaumeri* se asociaron positivamente con el número de fragmentos (NP). A escala de 2.5 km, *H. gaumeri, O. couesi* y *O. phyllotis* se relacionaron de manera positiva con la riqueza de fragmentos (PR), en cambio *R. gracilis* negativamente con el contigüidad de los fragmentos (CONTAG; Figura 5).

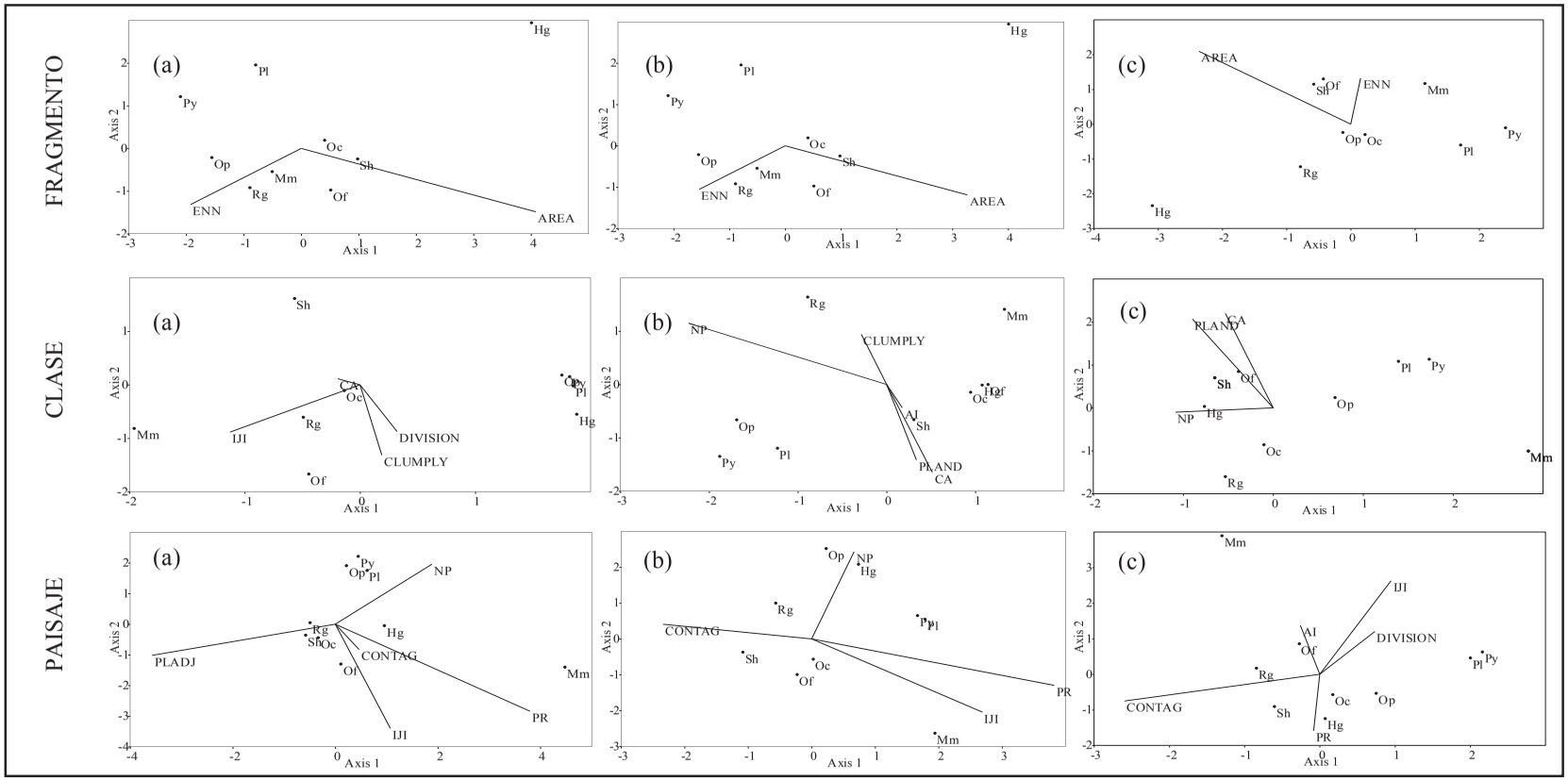


Figura 5. Diagramas de los análisis de correspondencia canónica (CCA) que muestran las especies de roedores registradas en Laguna de Términos, Campeche y su relación con las distintas variables del paisaje evaluadas en los tres niveles (fragmento, clase y paisaje) y en las tres escalas: 0.5 km (a), 1 km (b) y 2.5 km (c). Variables: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia al fragmento vecino más cercano, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = porcentaje de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos. Especies de roedores: Ht = *Heteromys gaumeri,* Oc = *Oryzomys couesi,* Of = *Oligoryzomys fulvescens,* Op = *Ototylomys phyllotis,* Pl = *Peromyscus leucopus,* Py = *Peromyscus yucatanicus,* Rg = *Reithrodontomys gracilis,* Sh = *Sigmodon hispidus* y Mm = *Mus musculus*.

Discusión

Los resultados demuestran que la composición de pequeños roedores en el área de Laguna de Términos puede estar influenciada por procesos dados tanto a nivel de fragmento, clase como a nivel de paisaje a distintas escalas espaciales, dado que el alcance espacial al que respondieron las especies a los patrones espaciales en los diferentes niveles fue variable. Se muestra que la respuesta de los roedores es dependiente de la escala de análisis, es decir, algunas variables fueron importantes en una escala pero no en la otra, por lo que destaca la importancia de realizar estudios con enfoque multiescala (Wiens 1989; Mena 2010; Kent *et al.* 2011; Jackson y Fahris 2012; Haby *et al.* 2013; Morelli *et al.* 2013; Carrara *et al.* 2015). Con este tipo de estudios se asegura que el patrón del paisaje es medido a una escala adecuada a las especies de interés, además de aumentar la probabilidad de encontrar una relación con las variables del paisaje (Jackson y Fahrig 2012).

En general, en el presente trabajo se observó una baja abundancia de roedores en casi todos los sitios visitados, como en otras zonas de humedales y selváticas de la Península de Yucatán, México (Hernández-Huerta *et al.* 2010; Chablé-Santos y Sosa-Escalante 2010; Weber 2010). Este trabajo refuerza aquellos estudios que han demostrado el bajo número de individuos de roedores en la Península (Birney *et al.* 1974). La baja abundancia puede deberse probablemente a que la región no ha sufrido un proceso de defaunación significativo en cuanto a sus depredadores, que pudieran estar impidiendo el aumento de las abundancias de roedores (Hidalgo-Mihart *et al.* 2015). Durante el muestreo se encontraron varias especies de depredadores que posiblemente podrían estar afectando la abundancia de los roedores, tales como cánidos, felinos, serpientes y aves rapaces, así como gatos y perros domésticos (*Leopardus pardalis, Leopardus wiedii, Urocyon cinereoargenteus, Pseudoelaphe flavirufa, Boa constrictor, Crotalus tzabcan, Spillotes pullatus, Drymobius margaritiferus, Buho virginianus, Glacidium brasilianum, Ciccaba nigrolineta* y *Megascops guatemalae*; observación personal; W. Ku y J. Cú 2016, *comm. pers*.).

Asimismo, la riqueza registrada en este trabajo (nueve especies) es similar a la reportada en estudios realizados en la Península, que registran entre cinco y ocho especies (Hernández-Betancourt *et al.* 1996; de la Tijera y Escobedo 1999; Cimé-Pool *et al.* 2006; Cimé-Pool *et al.* 2007; Cimé-Pool *et al.* 2010). La abundancia y diversidad está altamente relacionada con los atributos del paisaje, ciertas variables mostraron significancia (*e. g.* agrupamiento, agregación, contagio y riqueza de fragmentos; Tabla 6, 7 y 8). En cambio, la riqueza de roedores se asocia

débilmente con los patrones espaciales, y esto puede explicarse por el bajo número de especies registradas en cada uno de los sitios (Tabla 3 y 5).

La mayor diversidad de roedores se presentó en sitios con vegetación secundaria (F10-P/VS), consistente con otros estudios, donde la mayor riqueza de especies y diversidad se presenta en áreas con mayor grado de perturbación (Vera y Conde y Rocha 2006; Cimé-Pool *et al.* 2010; Zalapa *et al.* 2012). La mayor diversidad en disturbios intermedios, ha sido atribuida por un lado a la disminución de la dominancia de algunas especies (Connell 1980), y por otro por el incremento de la heterogeneidad ambiental (Yahner 1992). En este caso, disminuyó la abundancia de *S. hispidus* en el sitio F10-P/VS. Sin embargo fue la especie con mayor registro y que se presentó en casi todos los sitios; a esta especie se le ha asociado a diferentes tipos de hábitats y a zonas perturbadas (*i. e.* Medellín y Medellín 2005).

Por otra parte, los nulos registros en el manglar (F1-M, F4-M y F6-M) puede deberse a la inundación permanente del estrato inferior de la vegetación, así como aquellos sitios con zonas inundables fueron pocos los registros, por ejemplo en el F5-SBI solo se registraron dos individuos de *O. couesi*. Esta especie tiene habilidad para escalar, debido a las condiciones particulares del manglar es posible que esta especie realice nidos arbóreos (Bonoff y Janzen 1980). Los bajos registros en ambientes inundables concuerdan con el trabajo de Chablé-Santos y Sosa-Escalante (2010), donde registraron solo cuatro individuos en manglar (*R. gracilis* y *M. musculus*). Así también, es probable que se encuentren especies potenciales como *Otonyctomys hatti,* especie de hábitos arborícolas, pero como no se coloraron trampas en el dosel no fue posible registrarla.

A continuación se discute la forma en que las variables, tanto de fragmento como a nivel de clase y paisaje en las tres escalas afectaron los atributos del ensamble de roedores (riqueza, abundancia y diversidad) en la zona de estudio.

Variables a nivel de fragmento que afectan el ensamble de pequeños roedores

Las variables a nivel de fragmento no influyeron significativamente en la riqueza y diversidad de roedores dentro de los sitios en ninguna de las tres escalas. Sin embargo, hay una tendencia positiva en el número de especies y diversidad de roedores con el tamaño del fragmento (AREA). Este efecto positivo, concuerda con otros estudios que demuestran que el tamaño del fragmento es uno de los factores que mejor explica la ocupación de fragmentos por distintas especies de mamíferos, (Gorresen y Willig 2004; Pardini *et al.* 2005; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008; Pardini *et al.* 2010; Garmendia *et al.* 2013; San-José *et al.* 2014). Aquellos fragmentos más grandes pueden mantener

mayor número de roedores y la probabilidad de extinción será más reducida, debido a que la estocasticidad ambiental puede ser menor (Lindenmayer y Fischer 2013). Sin embargo, hay que considerar otros factores como la dispersión de las especies y la matriz que también pueden afectar en el ensamble de roedores sin tener alguna relación con el tamaño de fragmento, sino más bien con las características de colonización por parte de los individuos de cada especie y los atributos *per se* de la matriz del paisaje (Bowman *et al.* 2002). Por ejemplo, la rata algodonera (*S. hispidus*) fue la especie más abundante en fragmentos más grandes (asociado con el área del fragmento en los ACC), lo que es consistente con el estudio realizado por Schweiger *et al.* (1999). Se trata de una especie generalista y tolerante a ambientes perturbados, por lo tanto, se podría esperar que prospere en paisajes fragmentados, ya que se sabe que los pequeños mamíferos generalistas muestran gran potencial para el crecimiento rápido de la población, cuando las circunstancias son favorables (Zwolak *et al.* 2012).

En contraste con otro estudio, Passamani y Fernandez (2011a), encontraron que los parches más pequeños presentaban más abundancia de roedores, asimismo la abundancia de dos especies especialistas de bosque primario reveló que eran más abundantes en parches más pequeños, mostrando así tolerancia a la fragmentación del hábitat, puesto que la abundancia de estas especies aumentaba en fragmentos más pequeños y se beneficiaban al aumento de la cantidad relativa del borde con la disminución del tamaño de los fragmentos. En nuestro estudio, la abundancia de especies generalistas (*S. hispidus, O. couesi* y *O. fulvescens*) se asociaron positivamente a fragmentos más grandes.

Por otra parte, la distancia entre fragmentos tuvo un efecto negativo significativamente sobre la abundancia de roedores en las tres escalas, coincidiendo con los resultados de otro estudio sobre este tema (Hanser y Huntly 2006). Los roedores, por su ámbito de distribución y capacidad de desplazamiento relativamente corto, pueden tener una respuesta negativa a factores que se manifiesten dependiendo de la escala (Corbalán y Ojeda 2005). La distancia entre hábitats influye en el aislamiento de los individuos, afectando en la inmigración y migración de las poblaciones locales entre fragmentos; las carreteras, canales de agua y asentamientos humanos, así como extensas áreas de pastizales (*e. g.* F7-VS, F9-VS y F14-VS) crean ambientes hostiles para muchos organismos, limitando la capacidad de movimiento a través del paisaje (Bennett y Saunders 2010).

Variables a nivel de clase que afectan el ensamble de pequeños roedores

Al considerar los diferentes tipos de cobertura vegetal, los índices de conectividad tuvieron una significancia mayor en escalas de 1 a 2.5 km, probablemente debido a que en los sitios con un radio menor (0.5 km), se presentaban solo dos fragmentos y no siempre eran del mismo tipo.

El agrupamiento (CUMPLY) y agregación de los fragmentos (AI), e incremento del número de fragmentos del tipo de clase (NP), tuvieron una relación positiva con la abundancia y diversidad de roedores. La cobertura vegetal, es una condición que permite a las diferentes especies obtener refugio y alimento. Los índices indicaron alta conectividad de los fragmentos en los diferentes sitios, que podría permitir la movilidad de los organismos entre los fragmentos y obtención de recursos. La alta correlación con las variables estimadas podría indicar una relación con la disponibilidad de recursos, por lo que el papel de la cercanía de los fragmentos refleja la importancia de los requerimientos del hábitat para los ratones, en este caso se podría decir que un factor regional como el tipo de vegetación y su configuración espacial es un determinante importante en el ensamble de pequeños roedores (Turner 2005).

En otros estudios han tomado en cuenta métricas que proporcionan una descripción de la estructura y patrón espacial del tipo de vegetación que son de gran interés en el monitoreo, planificación y conservación de las especies, además de que se han empleado para comparar la heterogeneidad especial entre diferentes paisajes (Corry y Lafortezza 2007; Plexida *et al.* 2014).

Por último, la superficie por tipo de clase (CA) no fue un factor determinante para la diversidad y riqueza, pero sí para la abundancia de roedores, esto contrasta con la mayoría de los estudios, puesto que indican que la cantidad de hábitat de buena calidad por lo general tiene un mayor efecto sobre la diversidad que otras medidas de la estructura del paisaje (Fahrig 2003; Jackson y Fahrig 2012).

Variables a nivel de paisaje que afectan el ensamble de pequeños roedores

Estudios previos han manifestado la importancia de tomar en cuenta la composición y configuración del paisaje, ya que ambos componentes juegan un papel importante en los efectos de la diversidad y distribución local de las especies (Fahrig *et al.* 2011; Duflot *et al.* 2014). Para este estudio, la mayoría de las variables a nivel del paisaje tuvieron un efecto significativo en los atributos de la comunidad a escala de 0.5 y 1 km (Tabla 5, 6, 7 y 8). Esto puede estar asociado a que las muestras eran probablemente más representativas en estas escalas que de los paisajes a escala de 2.5 km, dado la poca capacidad de desplazamiento que tienen los roedores. Esto

concuerda con estudios previos en diferentes grupos taxonómicos, donde la relación entre la riqueza y abundancia y las métricas del paisaje parecen ser más precisos en escalas locales (< 1 km; Smith *et al.* 2011; Morelli *et al.* 2013; Carrara *et al.* 2015). Además, paisajes en escala de 2.5 km presentaban con mayor proporción zonas inundables y/o cuerpos de agua (17 % en promedio).

Las variables que expresan la conectividad del paisaje que principalmente tuvieron un mayor efecto fueron el índice de contagio (CONTAG), índice de interposición y yuxtaposición (IJI), índice de división (DIV) y número de fragmentos (NP), donde aumentó la diversidad y abundancia en paisajes con fragmentos más agrupados y con mayor número de fragmentos (mayor fragmentación). Esto puede explicarse por el hecho de que se trata de una región muy heterogénea, aumentando de cierta manera la disponibilidad de recursos alimenticios y refugios para los roedores. De manera general, se ha demostrado que los roedores responden favorablemente a hábitats más heterogéneos (Lambert *et al.* 2006; Barragán *et al.* 2010), así como para otros grupos de fauna (Renjifo 2001; Tubelis *et al.* 2004; Asensio *et al.* 2009; Pozo-Montuy *et al.* 2013). Los roedores pueden complementar su dieta por medio del uso de los recursos de la matriz o por los diferentes tipos de fragmentos adyacentes (Pardini *et al.* 2005), proceso que es conocido como suplementación del paisaje (Dunning *et al.* 1992). Por consiguiente, nuestros resultados sugieren que la alta heterogeneidad ambiental puede ayudar a mitigar algunos efectos negativos de la fragmentación del hábitat en pequeños roedores en la región de Laguna de Términos. Por ejemplo, las especies más abundantes (*S. hispidus* y *O. couesi*), se conocen como oportunistas, que ocupan distintos hábitats y son comunes en zonas perturbadas, así también son buenas nadadoras, por lo tanto, algunos cuerpos de agua en el área de estudio no son una barrera impenetrable para su desplazamiento (Cruz-Lara *et al.* 2004; Medellín y Medellín 2005). A estas especies se les encontró con mayor abundancia en los sitios más perturbados, por ejemplo en el sitio F14-VS, donde gran parte del sitio estaba conformado por vegetación secundaria y pastizal.

A pesar de que la zona presenta un fuerte cambio de uso de suelo, los índices del paisaje nos muestran que los fragmentos de vegetación se encuentran conectados en las escalas evaluadas. Esta alta conectividad favorece el desplazamiento de pequeños roedores entre los fragmentos, y por lo tanto, la tasa de colonización debe ser mayor, elevando así su abundancia y diversidad (Taylor *et al.* 1993). La movilidad de los roedores (conectividad funcional), la composición y configuración del paisaje (conectividad estructural), constituida por unidades de vegetación no

muy lejanas entre sí (desde 3 m hasta 500 m de distancia), pueden favorecer la persistencia de ensambles de roedores en un paisaje fragmentado, como es el caso del APFFLT.

Otro aspecto importante por actuar negativamente en el ensamble de roedores fue la riqueza de tipos de clase. Esto puede deberse, a que al aumentar el número de clases por lo general aumenta la fragmentación mediante la creación de más categorías de fragmentos (Turner 1990), es decir, un aumento en el número de diferentes tipos de clase da lugar a una disminución en la cantidad de cada uno. Por ejemplo, la creación de fragmentos de pastizales y vegetación secundaria reduce la superficie de selvas y manglares, de tal modo que los roedores responden de manera negativa, ya que estas especies se asocian a un tipo de hábitat particular (Stevens y Tello 2015).

Relación especie-ambiente

A partir de los análisis de correspondencia canónica (CCA), el patrón espacial calculado en los tres niveles y en las tres escalas contribuyó en gran medida en explicar la composición de pequeños roedores, lo que permitió obtener una perspectiva multivariada de la relación de la abundancia de cada especie con las variables del tamaño y conectividad de los fragmentos.

Los roedores cricétidos (Rodentia: Cricetidae), tales como *S. hispidus, O. couesi* y *O. fulvescens*, se asocian a paisajes con pastizales y vegetación secundaria (González-Romero 1980; Ceballos y Oliva 2005), caso que encontramos en el presente trabajo. Son roedores principalmente omnívoros, dieta compuesta por pastos, insectos, frutos y semillas; y presentan un amplio espectro de hábitats utilizados. Estas características biológicas explican el por qué se encontraron prácticamente en casi todos los sitios estudiados y sus abundancias se relacionaran positivamente con el tamaño del fragmento (AREA) e índices de conectividad (CUMPLY y AI) en los CCA. Esto coincide por las observaciones de Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998), quienes encontraron en los Tuxtlas, Veracruz, que estos roedores no son afectados por la alteración de la selva. De igual manera, *O. phyllotis* es una rata arborícola de alimentación herbívoro-frugívoro que habita tanto en vegetación primaria como secundaria (Hernández-Betancourt *et al.* 2008), se presentó en este trabajo en sitios con un estrato arbóreo bien desarrollado y en paisajes perturbados (F3-M/SM y F10-P/VS), prediciendo su abundancia el número de fragmentos (NP).

Por su parte *H. gaumeri,* roedor granívoro considerado como especie indicadora de la degradación de la selva (Ceballos y Oliva 2005) y que presenta densidades poblacionales bajas en sitios muy perturbados por las actividades antropogénicas y pérdida de cobertura vegetal. En este trabajo, solo se encontraron dos individuos en los sitios F10-P/VS y F11-VS, donde el paisaje está

siendo ocupado principalmente por vegetación secundaria y pastizal, probablemente por eso se asoció negativamente con los índices de la clase (área, porcentaje y número de parches de la clase). En estos sitios, los pobladores se dedican principalmente a la ganadería, por consiguiente, la vegetación original ha sido eliminada y reemplazada por pastizales de considerable extensión. Aunado a esto, los insecticidas y desechos urbanos que se vierten en los cuerpos de agua cercanos (*e. g.* río Palizada) y en el campo, provocan que la calidad del agua decline y favorezca en la desaparición de la fauna, como se ha demostrado en otros trabajos (Sánchez-Hernández *et al.* 2001; Chadwick 2008). En contraste, *R. gracilis* se encontró en seis sitios, esta especie prefiere sitios abiertos y secos (Young y Jones 1984), sin embargo se registró en distintos hábitats, con vegetación inundable, tanto cerrada como abierta.

Es de llamar la atención que especies del género *Peromyscus* no se asociaron a variables del paisaje, probablemente porque solo se encontraron en dos sitios. Sin embargo, se les ha reportado altas densidades en bosques y bajas densidades en zonas perturbadas (Ceballos y Oliva 2005), lo cual es consistente con este estudio, ya que se les encontró solo en selva mediana y manglar.

Por último, *M. musculus*, es una especie introducida considerada como generalista, que se beneficia con la alteración del hábitat y las actividades antrópicas y se ha reportado con mayor frecuencia en espacios urbanos cercanos (Castillo *et al.* 2003). Esta podría ser la razón por lo que la especie se asoció negativamente con la mayoría de las variables. Su captura fue en el sitio F12-VS, sitio perturbado con presencia de asentamientos humanos y desechos urbanos. Las actividades humanas han provocado cada vez más la homogenización de la estructura de los sitios, conduciendo a la perdida de diversidad (August 1983); en ese sitio solo se registró ese roedor.

Finalmente, la medición, análisis e interpretación de los patrones espaciales a partir de la composición del paisaje (número y cantidad de diferentes tipos de cobertura vegetal) y configuración espacial (cómo se establecen espacialmente los diferentes tipos de cobertura vegetal) son de importancia para aclarar relaciones entre procesos ecológicos, como son el ensamble y distribución local de los roedores, y patrones espaciales del paisaje (Turner 2005).

A pesar de que la zona se encuentra altamente fragmentada y que el principal uso de suelo es el pastizal, la escala de los paisajes estudiados presentan alta conectividad, lo cual ha permitido la persistencia de las especies de roedores. La respuesta del ensamble de roedores ante el tamaño y conectividad de los fragmentos puede ser dependiente de la escala espacial, este este caso respondieron principalmente a escala de 0.5 y 1 km; donde a mayor tamaño del fragmento y

conectividad en el paisaje tendió a aumentar la riqueza, abundancia y diversidad de especies de pequeños roedores.

Aunque la región se trate de una área natural protegida, la conservación de los roedores es incierta dadas las altas tasas de deforestación. Mantener la diversidad de especies de grupos clave dentro de la cadena trófica como lo son los roedores, juega un papel importante para sus depredadores, así como influye sobre la diversidad vegetal, al contribuir en la dispersión de semillas. Por lo que, es de suma importancia realizar estudios de largo plazo para monitorear la diversidad de este grupo taxonómico, así como la obtención de otras variables del paisaje (*e. g.* características de la vegetación, calidad de la matriz) para obtener una mejor comprensión de los efectos de la fragmentación del hábitat en la región.

Agradecimientos

Se agradece al proyecto "Inventario de aves y mamíferos en humedales de Laguna de Términos y Pantanos de Centla en Tabasco y Campeche" financiado por la CONABIO. A CONACYT por la beca otorgada a la primera autora (307796) para realizar sus estudios de posgrado. Al LAIGE-ECOSUR por proporcionar los datos digitales utilizados en este estudio. A O. Retana por el apoyo en la determinación de los ejemplares. A J. Cú, W. Ku, T. Chi, J. Sánchez, E. Hernández y K. Borges por el apoyo en el trabajo de campo. A ECOSUR por la facilidades otorgadas en la investigación. Y a los revisores anónimos por los valiosos comentarios para mejorar el presente manuscrito.

Literatura citada

ANDRÉN, H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. Oikos 71:355–366.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V., S. MANDUJANO, Y J. BENÍTEZ-MALVIDO. 2008. Landscape attributes affecting path occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, México. American Journal of Primatology 70:69–77.

ASENSIO, N., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, J. C. DUNN, Y J. CRISTÓBAL-AZKARATE. 2009. Conservation Value of Landscape Supplementation for Howler Monkeys Living in Forest Patches. Biotropica 41:768–773.

AUGUST, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. Ecology 64:1945–1507.

BARRAGÁN, F., C. LORENZO, A. MORÓN, M. S. BRIONES-SALAS, Y S. LÓPEZ. 2010. Bat and rodent diversity in a fragmented landscape on the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, México. Tropical Conservation Science 3:1–16.

Bennett, A. F., y D. A. Saunders. 2010. Habitat fragmentation and landscape change. Pp. 88-106 In Conservation biology for all. EE.UU.

Birney, E. C., J. B. Bowles, R. M. Timm, y S. L. Williams. 1974. Mammalian Distributional Records in Yucatán and Quintana Roo, with Comments on Reproduction, Structure, and Status of Peninsular Populations. Occasional Papers, Museum of Natural History 13:1–25.

Bonoff, M. B., y D. H. Janzen. 1980. Small terrestrial rodents in eleven habitats in Santa Rosa National Park, Costa Rica. Brenesia 17:163–174.

Bowman, J., N. Cappuccino, y L. Fahrig. 2002. Patch size and population density: the effect of immigration behavior. Conservation Ecology 6:9.

Bowman, J., G. Forbes, y T. G. Dilworth. 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. Canadian Journal of Zoology 79:137–144.

Botequilha, A., J. Miller, J. Ahern y K. McGarigal. 2006. Measuring Landscapes. A Planner's Handbook. Washington: Island Press.

Buechner, M. 1989. Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? Landscape Ecology 2:191-199.

Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. de Freitas, y L. Fahrig. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. Biological Conservation 184:117–126.

Castillo, E., J. Priotto, A. M. Ambrosio, M. C. Provensal, N. Pini, M. A. Morales, A. Steinmann, y J. J. Polop. 2003. Commensal and wild rodents in an urban area of Argentina. International Biodeterioration and Biodegradation 52:135–141.

Ceballos, G., y G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica. D. F., México.

Chablé-Santos, J. B., y J. E. Sosa-Escalante. 2010. Valoración y Medición de la Biodiversidad de Aves y Mamíferos Terrestres de la Reserva Ría Celestún, Yucatán, México. Pp. 97-125 in (Acost-Lugo, E., ed.). Plan de Conservación de la Ecoregión: Petenes-Celestún-Plamar. Universidad Autónoma de Campeche, Pronatura Península de Yucatán A.

Chadwick, E. 2008. Otters: Ecology, Behaviour and Conservation. Freshwater Biology 53:1914–1915.

Chandrasekar-Rao, A., y M. E. Sunquist. 1996. Ecology of small mammals in tropical forest habitats of southern India. Journal of Tropical Ecology 12:561–571.

Chiarucci, A., N. J. Enright, G. L. W. Perry, B. P. Miller, y B. B. Lamont. 2003. Performance species richness estimators in a high diversity plant community. Diversity and Distribution 9:283–295.

Cimé-Pool, J. A., S. Betancourt-Hernández, R. C. Barrientos, y A. A. Castro-Luna. 2010. Diversidad de pequeños roedores en una selva baja caducifolia espinosa del noreste de Yucatán, México. THERYA 1:23–40.

Cimé-Pool, J. A., J. B. Chablé-Santos, J. E. Sosa-Escalante, y S. Hernándes-Betancourt. 2006. Quirópteros y pequeños roedores de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún, Yucatán, México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 22:127–131.

Cimé-Pool, J. A., S. F. Hernández-Betancourt, y J. B. Chable-Santos. 2007. Comunidad de pequeños roedores en dos agroecosistemas de Yucatán, México. Revista Mexicana de Mastozoología 11:57–68.

Clench, H. K. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. Journal of the Lepidopterists' Society 33:216–231.

Collinge, S.K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. Landscape and Urban Planning 36:59–77.

Collinge, S. K. y T. M Palmer. 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. Landscape Ecology 17:647–656.

Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S. Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, y J. T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. Journal of Plant Ecology 5:3–21.

CONAGUA. 2012. Atlas digital del agua de México. Disponible en linea: <http://www.conagua.gob.mx/atlas/mapa/09/index_svg.html.>.

Connell, J. H. 1980. Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. Oikos 35: 131–138.

Corbalán, V. E. y R. A. Ojeda. 2005. Áreas de acción en un ensamble de roedores del desierto del Monte (Mendoza, Argentina). Mastozoología Neotropical 12:145–152.

Corry, R. C. y R. Lafortezza. 2007. Sensitivity of landscape measurements to changing grain size for fine-scale design and management. Landscape and Ecological Engineering 3:47–53.

Crawley, M. J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Science. Oxford, UK.

Crawley, M. J. 2012. The R book. John Wiley and Sons. New York, EE.UU.

Cruz-Lara, L. E., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo, y N. Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de La Selva Lacandona, Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana 20:63–81.

DeMattia, E. A., B. J. Rathcke, L. M. Curran, R. Aguilar, y O. Vargas. 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. Biotropica 38:196–202.

Duflot, R., R. Georges, A. Ernoult, S. Aviron, y F. Burel. 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. Acta Oecologica 56:19–26.

Dunning, J. B., B. J. Danielson, y H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos 65:169–175.

Ethier, K. y L. Fahrig. 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. Landscape Ecology 26:865–876.

FAHRIG, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34:487–515.

FAHRIG, L., J. BAUDRY, L. BROTONS, F. G. BUREL, T. O. CRIST, R. J. FULLER, C. SIRAMI, G. M. SIRIWARDENA, Y J. L. MARTIN. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. Ecology Letters 14:101–112.

FAHARIG, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. Journal of Biogeography 40:1649-1663.

FOLKE, C., C. S. HOLLING, Y C. PERRINGS. 1996. Biological diversity, ecosystems, and the human scale. Ecological Applications 6:1018–1024.

FORMAN, R. T. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University.

FRANKLIN, J. F., T. A. SPIES, R. V. PELT, A. B. CAREY, D. A. THORNBURGH, D. R. BERG, D. B. LINDENMAYER, M. E. HARMON, W. S. KEETON, D. C. SHAW, K. BIBLE, Y J. CHEN. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management 155:399–423.

GARCÍA, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. D. F., México.

GARMENDIA, A., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, A. ESTRADA, E. J. NARANJO, Y K. E. STONER. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. Journal of Tropical Ecology 29:331–344.

GONZÁLEZ-ROMERO, A. 1980. Roedores plaga en las zonas agrícolas del Distrito Federal. Instituto de Ecología. D. F., México.

GORRESEN, P. M., Y M. R. WILLIG. 2004. Landscape Responses of Bats To Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. Journal of Mammalogy 85:688–697.

HABY, N. A., T. A. A. PROWSE, S. D. GREGORY, M. J. WATTS, S. DELEAN, D. A. FORDHAM, J. FOULKES, Y B. W. BROOK. 2013. Scale dependency of metapopulation models used to predict climate change impacts on small mammals. Ecography 36:832–841.

HALL, E. R. 1981. The mammals of north america. John Wiley and Sons. New York, EE.UU.

HANSER, S. E., Y N. J. HUNTLY. 2006. The Biogeography of Small Mammals of Fragmented Sagebrush-Steppe Landscapes. Journal of Mammalogy 87:1165–1174.

HERNÁNDEZ-BETANCOURT, S. F., J. A. CIMÉ-POOL, S. MEDINA-PERALTA, Y M. L. GONZÁLEZ-VIILLANUEVA. 2008. Fluctuación poblacional de Ototylomys phyllotis en una selva mediana subcaducifolia del sur de Yucatán, México. Acta Zoológica Mexicana 24:161–177.

HERNÁNDEZ-HUERTA, A., V. J. SOSA, A. MARCELO Y J. BELLO. 2000. Records of Small Mammals in the Calakmul Biosphere Reserve, Yucatán Peninsula. The Southwestern Naturalist 45: 340-344

HERNÁNDEZ-BETANCOURT, S. F., V. SÁNCHEZ-CORDERO, J. E. SOSA-ESCALANTE, Y A. SEGOVIA. 1996. Listados faunísticos: VIII. Lista anotada de los mamíferos terrestres de la

Reserva de Dzilám, Yucatán, México. Intituto de Biología, UNAM. D. F., México.

Hidalgo-Mihart, M. G., F. M. Contreras-Moreno, A. Jesús de la Cruz, R. Juárez-López, D. Valera-Aguilar, L. A. Pérez-Solano, y C. Hernández-Lara. 2015. Registros recientes de jaguar en Tabasco, norte de Chiapas y oeste de Campeche, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 04:1–9.

Hill, M. O. 1973. Diversity and Evenness-A Unifying Notation and Its Consequences. Ecology 54:427–432.

Holland, J. D., D. G. Bert y L. Fahrig. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. Bioscience 54:227-233.

Hong, S. H., E. Barry, E. de Zonia y D. J. Mladenoff. 2000. An Agregation Index (AI) toquantify spatial patterns of landscapes. Landscape Ecology 15:591-601.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. Journal of theoretical Biology 29:151–154.

INEGI. 2011. Carta de Uso del Suelo y Vegetación, Serie V (2011), escala 1:250 000. México.

Jackson, H. B., y L. Fahrig. 2012. What size is a biologically relevant landscape? Landscape Ecology 27:929–941.

Jaeger, H. 2000. Landscape division, splitting index and effective mesh size new meassures of landscape fragmentation. Landscape ecology 15:115-130.

Kent, R., A. Bar-Massada, y Y. Carmel. 2011. Multiscale analyses of mammal species composition-environment relationship in the contiguous USA. PLoS ONE 6:p.e25440.

Kolb, M., y L. Galicia. 2012. Challenging the linear forestation narrative in the Neotropic: regional patterns and processes of deforestation and regeneration in southern Mexico. The Geographical Journal 178:147–161.

de la Tijera, C., y J. E. Escobedo. 1999. Mamíferos terrestres de la reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. International Journal of Tropical Biology and Conservation 47:251–262.

Lambert, T. D., J. R. Malcolm, y B. L. Zimmerman. 2006. Amozonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resourse abundance. Journal of Mammalogy 87:766–776.

Landgrebe, D. y L. Biehl. 2001. An introduction to MiltiSpec©. Schol of Electrical and Computer Engineering Purdue University. Indiana, USA.

Laurance, W. F. 2009. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. Biological Conservation 141:1731-1744.

Lillesand, T. M., R. W. Kiefer, y J. W. Chipman. 2004. Remote sensing and image interpretation. Quinta ed. John Wiley and Sons, New York, EE.UU..

Lindenmayer, D. B., y J. Fischer. 2013. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Island Press. Washington, D.C, EE.UU.

LÓPEZ-GÍMEZ, A. M., Y G. WILLIAMS-LINERA. 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. Boletin de la sociedad Botánica de México 78:7–15.

MACARTHUR, R. H., Y E. O WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. New Jersey, EE.UU.

MAGURRAN, A. E. 2013. Measuring biological diversity. Jhon Wiley and Sons. New York, USA.

MCGARIGAL, K. 2014. Fragstats v.4.2. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst, available at the following web site: http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.

MCGARIGAL, K., Y S. A. CUSHMAN. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. Ecological applications 12:335–345.

MCGARIGAL, K., S. TAGIL Y S.A. CUSHMAN. 2009. Surface metrics: An alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. Landscape Ecology 24:433-450.

MEDELLÍN, X. L., Y R. A. MEDELLÍN. 2005. *Oryzomys couesi* (Alston, 1877). Pp.709–710 in (Ceballos, G. y G. Oliva, eds.) Los Mamíferos Silvestres de México. Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

MENA, J. L. 2010. Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. Revista Peruana de Biologia 17:277–284.

MORELLI, F., F. PRUSCINI, R. SANTOLINI, P. PERNA, Y. BENEDETTI, Y D. SISTI. 2013. Landscape heterogeneity metrics as indicators of bird diversity: Determining the optimal spatial scales in different landscapes. Ecological Indicators 34:372–379.

MORENO, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. CYTED, ORCYT, SEA. España.

MORERA, C., J. PINTÓ Y M. ROMERO. 2008. Procesos de fragmentación y corredores biológicos: una introducción. Journal of Latin American Geography 7:163-167.

MOTULSKY, H., Y A. CHRISTOPOULOS. 2003. Fitting Models to Biological Data using Linear and Nonlinear Regression. A practical guide to curve fitting. GraphPad Software Inc. San Diego.

NETER, J., M. H. KUTNER, C. J. NACHTSHEIM, Y W. WASSERMAN. 1996. Applied linear statistical models. Irwin. Chicago, EE.UU.

NICHOLS, J. D., Y M. J. CONROY. 1996. Techniques for estimating abundance and species richness. In (Wilson, D. C., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.) Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals. Smithsonian Institution Press. Washington, DC, EE.UU.

NOSS, R.F., J. F. FRANKLIN, W. L. BAKER, T. SCHOENNAGEL, Y P. B. MOYLE. 2006. Ecology and Management of Fire-prone Forests of the Western United States. Society for Conservation Biology Scientific Panel on Fire in Western U.S. Forest 1:1–72.

PARDINI, R., A. A. DE BUENO, T. A. GARDNER, P. I. PRADO, Y J. P. METZGER. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. PLoS ONE 5:p.e13666.

O'Neil, R. V., C. T. Hunsaker, S. P. Timmins, B. L. Jackson, K. B. Jones, K. H. Riitters, J. D. y Wickham. 1996. Scale problems in reporting landscape pattern at the regional scale. Landscape Ecology 11:169-180.

Pardini, R., S. Marques de Souza, R. Braga-Neto, y J. P. Metzger. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. Biological Conservation 124:253–266.

Passamani, M., y F. A. S. Fernandez. 2011a. Abundance and richness of small mammals in fragmented Atlantic Forest of Southeastern Brazil. Journal of Natural History 45:553–565.

Passamani, M., y F. A. S. Fernandez. 2011b. Movements of small mammals among Atlantic Forest fragments in Espírito Santo, Southeastern Brazil. Mammalia 75:83–86.

Passamani, M. y D. Ribeiro. 2009. Small mammals in a fragment and adjacent matrix in southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 69:305–309.

Plexida, S. G., A. I. Sfougaris, I. P. Ispikoudis, y V. P. Papanastasis.2014.Selecting landscape metrics as indicators of spatial heterogeneity:A comparison among Greek landscapes.International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation26:26-35.

Pozo-Montuy, G., J. C. Serio-Silva, C. A. Chapman, y Y. M. Bonilla-Sánchez. 2013. Resource Use in a Landscape Matrix by an Arboreal Primate: Evidence of Supplementation in Black howlers (Alouatta pigra). International Journal of Primatology 34:714–731.

Püttker, T., Y. Meyer-Lucht, y S. Sommer. 2008. Fragmentation effects on population density of three rodent species in secondary Atlantic Rainforest, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 43:11–18.

Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York, EE.UU.

Renjifo, L. M. 2001. Effect of Natural and Anthropogenic Landscape Matrices on the Abundance of Subandean Bird Species. Ecological Applications 11:14–31.

Rocha, M.F., M. Passamani, y J. Louzada. 2011. A small mammal community in a forest fragment, vegetation corridor and coffee matrix system in the Brazilian Atlantic forest. PloS one 6: p.e23312.

Rodríguez-Zúñiga, M. T., C. Troche-Souza, A. D. Vázquez-Lule, J. D. Márquez-Mendoza, B. Vázquez- Balderas, L. Valderrama-Landeros, S. Velázquez-Salazar, M. I. Cruz-López, R. Ressl, A. Uribe-Martínez, et al. 2013. Manglares de México: extansión, distribución y monitoreo. Primera ed. Comision Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. D. F., México.

Romero-Almaraz, M. de L., C. Sánchez-Hernández, C. García-Estrada, y R. D. Owen. 2007. Mamíferos pequeños. Manual de técnicas de captura, preparación, preservación y estudio. Las Prensas de Ciencias, Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM. D. F., México.

Sánchez-Cordero, V., y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. Journal of Tropical

Ecology 14:139–151.

SAN-JOSÉ, M., V. ARROYO-RODRÍGUEZ Y V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2014. Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest , Mexico. Tropical Conservation Science 7:403–422.

SCHWEIGER, E. W., J. E. DIFFENDORFER, R. PIEROTTI, Y R. D. HOLT. 1999. The relative importance of small scale and landscape-level heterogeneity in structuring small mammal communities. Pp. 175–210 in (Barrett, G. W., y J. D. Peles, eds.) Landscape ecology of small mammals. Springer. New York, EE.UU.

SIKES, R.S., W. L. GANNON, Y THE ANIMAL CARE AND USE COMMITEE OF AMERICAN SOCIETY. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. Journal of Mammalogy 92:235–253.

SMITH, A.C., L. FAHRIG, Y C. M. FRANCIS. 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. Ecography 34:103–113.

STATSOFT. 2008. STATISTICA (Data analysis software system and computer program manual).

STEVENS, R. D., Y J. S. TELLO. 2015. Micro-and macrohabitat associations in Mojave desert rodent communities. Journal of Mammalogy 90:388–403.

TAYLOR, P. D., L. FAHRIG, K. HENEIN, Y G. MERRIAM. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos 68:571–573.

TUBELIS, D. P., A. COWLING, Y C. DONNELLY. 2004. Landscape supplementation in adjacent savannas and its implications for the design of corridors for forest birds in the central Cerrado, Brazil. Biological Conservation 118:353–364.

TURNER, M. G. 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. Landscape Ecology, 4:21–30.

TURNER, M. G. 2005. LANDSCAPE ECOLOGY: What Is the State of the Science? Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36:319–344.

TURNER, M. G., R. V. O'NEILL, R. H. GARDNER Y B. T. MILNE. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. Landscape Ecology 3:153-162.

UTRERA, A., G. DUNO, B. A. ELLIS, R. A. SALAS, N. DE MANZIONE, C. F. FULHORST, R. B. TESH, R.B., Y J. N. MILLS. 2000. Small Mammals in Agricultural Areas of the Western Llanos of Venezuela: Community Structure, Habitat Associations, and Relative Densities. Journal of Mammalogy 81:536–548.

VARGAS-CONTRERAS, J.A., G. ESCALONA-SEGURA, D. GUZMÁN-SORIANO, O. G. RETANA-GUIASCÓN, H. ZARZA, Y G. CEBALLOS. 2014. Los mamíferos del estado de Campeche. Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época, 4:394–397.

VERA Y CONDE, C. F., Y C. F. D. ROCHA. 2006. Habitat disturbance and small mammal richness and diversity in an Atlantic rainforest area in southeastern Brazil. Brazilian journal of biology 66:–990.

WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3:385–397.

WILLIAMS, S. E., Y H. MARSH. 1998. Changes in small mammal assemblage structure across a rain forest/open forest ecotone. Journal of Tropical Ecology 14:187–198.

WILLIAMS-LINERA, G. 2012. El bosque de niebla del centro de Veracruz: Ecologia, historia y destino en tiempos de fragmentacion y cambio climatico. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.

WILSON, D. E., Y D. M. REEDER. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Tercera ed. Smithsonian Institution Press, American Society of Mammalogists. Washington, EE.UU.

WU, J. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. Landscape Ecology 19:125-138.

YAHNER, R. H. 1992. Dynamics of a small mammal community in a fragmented forest. The American Midland Naturalist 127:381–391.

YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. L. LARA-DOMINGUEZ, J. L. ROJAS GALAVIZ, D. J. ZARATE LOMELI, G. J. VILLALOBOS ZAPATA, Y P. SANCHEZ-GIL. 1999. Integrating science and management on coastal marine protected areas in the Southern Gulf of Mexico. Ocean & Coastal Management 42:319–344.

ZALAPA, S. S., S. GUERRERO, M. H. BADII, Y F. A. CERVANTES. 2012. Variación espacial del ensamble de pequeños mamíferos de tres áreas de bosque tropical subcaducifolio en la costa norte de Jalisco, México. Pp. 117–126 in (Cervantes, F. A. y C. Ballesteros-Barrera, eds.) Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos. Instituto de Biología, UNAM, Universidad Autónoma Metropolitana. D. F., México.

ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Tercera edición. Prentice Hall. New Yersey, EE.UU.

ZWOLAK, R., D. E. PEARSON, Y. K. ORTEGA, Y E. E. CRONE. 2012. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal. Canadian Journal of Zoology 90:51–60.

CAPÍTULO III. RECOMENDACIONES DEL TRABAJO Y CONCLUSIONES

Recomendaciones del trabajo

En el presente estudio se logró identificar las características del fragmento y conectividad del paisaje que tienen una mayor influencia sobre la composición de pequeños roedores en el área de Laguna de Términos. No obstante, cabe señalar algunas limitaciones del estudio y recomendaciones para futuras investigaciones.

Solo se llevó a cabo muestreos en la primera mitad del año, no se consideró la variación estacional en la composición de las especies (Cruz-Lara *et al.* 2004*;* Zalapa *et al*. 2012), por lo que es necesario ampliar el tiempo de muestreo para abarcar todas las temporalidades climáticas, que permiten dar confiabilidad a todas las relaciones y medidas calculadas a partir de esa diversidad (Moreno 2001). Por otra parte, aunque el estudio evaluó las métricas del fragmento, sería conveniente tomar en cuenta las características de la vegetación (*e. g.* cobertura arbórea, abundancia y riqueza de especies de árboles, porcentaje de cobertura del dosel y arbustos en el sotobosque etc.; Shin-Jae y Woo-Shin, 2007; Tapia-Ramírez *et al.* 2012; Zalapa *et al.* 2012) para obtener una mejor comprensión de la importancia de la composición de la vegetación sobre los roedores de la zona. Finalmente, la calidad de la matriz es otro rasgo relevante para la persistencia de las especies dentro de fragmentos pequeños que puede ser tomado en cuenta para posteriores estudios, mediante la caracterización de la matriz (*e. g.* densidad de viviendas, carreteras, presencia de sistemas agroforestales, etc.; Watling *et al.* 2011; Garmendia *et al.* 2013; San-José *et al.* 2014).

Por otra parte, las escalas espaciales evaluadas en las que se incluyen gran variación de las variables explicativas y que responden las especies de roedores al patrón espacial del paisaje se presentó mayormente a escala pequeña (< 1 km de radio), por lo que se recomienda que a estudios posteriores se realicen evaluaciones a escalas dentro de ese rango (*e. g.* cada 250 m; Haby *et al.* 2013), para así tener un mejor alcance en que las especies de roedores son sensibles al cambio de la configuración espacial en paisajes fragmentados (García 2011).

Conclusiones

Se necesitan de más estudios antes de llegar a una fuerte conclusión, los resultados del presente estudio sugieren que los cambios de uso de suelo de la región de Laguna de Términos no han alterado significativamente el ensamble de pequeños roedores. A pesar de que la zona se encuentra altamente fragmentada y que el principal uso de suelo es el pastizal, los paisajes estudiados presentan alta conectividad, lo cual ha permitido la persistencia de las especies de roedores.

A pesar de que en los sitios más perturbados (mayor proporción de vegetación secundaria y pastizal) contuvieron los valores más altos de riqueza, abundancia y diversidad, su composición de especies sugiere que algunas especies son oportunistas (*S. hispidus*, *O. fulvescens* y *O. couesi*). Principalmente estos sitios favorecieron la abundancia de *S. hispidus.*

Los resultados sugieren que las comunidades de roedores no solo responden a los efectos del tamaño de los fragmentos, sino también al contexto espacial del paisaje, en una zona que posee una matriz con distintas asociaciones vegetales. Variables del paisaje y de la cobertura vegetal enfocados en la conectividad pueden indicar la limitación o favorecimiento del movimiento de los organismos entre los fragmentos, por lo que la distribución de los roedores en el área puede estar dado por procesos que operan a nivel de clase y de paisaje. La respuesta del ensamble de roedores ante la conectividad de los fragmentos en la zona estudiada puede ser dependiente de la escala espacial, ya que en este este caso respondieron principalmente a escala de 0.5 y 1 km.

De acuerdo a la hipótesis planteada con base en la teoría biogeografía de islas, aunque no fue significativo hubo una tendencia: mayor tamaño del fragmento tendió a aumentar la riqueza y diversidad de especies, así como en otros estudios que muestran que el tamaño del fragmento es el mayor predictor en el ensamble de las especies. Así también, la distancia entre fragmentos tuvo un efecto negativo, pero solo en la abundancia de roedores. Asimismo, como se esperaba, a mayor conectividad en el paisaje aumenta la riqueza y abundancia de especies, favoreciendo el movimiento de las especies entre los fragmentos.

Aunque la región se trate de una área natural protegida, la conservación de los roedores es incierta dadas las altas tasas de deforestación. Mantener la diversidad de especies de grupos clave dentro de la cadena trófica como lo son los roedores, juega un papel importante para sus depredadores, así como influye sobre la diversidad vegetal, al contribuir en la dispersión de semillas. Por lo que, es de suma importancia realizar estudios de largo plazo para monitorear la diversidad de este grupo taxonómico en la región y obtener una mejor comprensión de los efectos de la fragmentación del hábitat.

LITERATURA CITADA

ANDRÉN, H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. Oikos 71:355–366.

BARRAGÁN, F., C. LORENZO, A. MORÓN, M. S. BRIONES-SALAS, Y S. LÓPEZ. 2010. Bat and rodent diversity in a fragmented landscape on the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, México. Tropical Conservation Science 3:1–16.

BOTEQUILHA, A., J. MILLER, J. AHERN Y K. MCGARIGAL. 2006. Measuring Landscapes. A Planner's Handbook. Washington: Island Press.

BUECHNER, M. 1989. Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? Landscape Ecology 2:191-199.

CEBALLOS, G., Y G. OLIVA. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica. D. F., México.

CÉSPEDES-FLORES, S. L. Y E. MORENO-SÁNCHEZ. 2010. Estimación de la pérdida de recurso forestal y su relación con la deforestación en las entidades federativas de México. Investigación ambiental 2:5-13.

CHANDRASEKAR-RAO, A., Y M. E. SUNQUIST. 1996. Ecology of small mammals in tropical forest habitats of southern India. Journal of Tropical Ecology 12:561–571.

CRUZ-LARA, L. E., C. LORENZO, L. SOTO, E. NARANJO, Y N. RAMÍREZ-MARCIAL. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de La Selva Lacandona, Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana 20:63–81.

DEMATTIA, E. A., B. J. RATHCKE, L. M. CURRAN, R. AGUILAR, Y O. VARGAS. 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. Biotropica 38:196–202.

DIRZO, R. 2004. Las selvas tropicales: Epítome de la crisis de la biodiversidad. CONABIO, Biodiversitas 56:12–15.

ETHIER, K. Y L. FAHRIG. 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. Landscape Ecology 26:865–876.

FAHRIG, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34:487–515.

FAHRIG, L., J. BAUDRY, L. BROTONS, F. G. BUREL, T. O. CRIST, R. J. FULLER, C. SIRAMI, G. M. SIRIWARDENA, Y J. L. MARTIN. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. Ecology Letters 14:101–112.

FAUTH, J. E., J. BERNARDO, M. CAMARA, W. J. JR. RESETARITS, J. VAN-BUSKIRK, Y S. A. MCCOLLUM. 1996. Simplifying the jardon of community ecology. The American Naturalist 147:280-286.

FAVILA, M. E., Y G. HALFFTER. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. Acta Zoologica Mexicana 72:1–25.

Folke, C., C. S. Holling, y C. Perrings. 1996. Biological diversity, ecosystems, and the human scale. Ecological Applications 6:1018–1024.

Forman, R. T. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press.

Franklin, J. F., T. A. Spies, R. V. Pelt, A. B. Carey, D. A. Thornburgh, D. R. Berg, D. B. Lindenmayer, M. E. Harmon, W. S. Keeton, D. C. Shaw, et al. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management 155:399–423.

García, D. 2011. Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. Ecosistemas 20:1-11.

Garmendia, A., V. Arroyo-Rodríguez, A. Estrada, E. J. Naranjo, y K. E. Stoner. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. Journal of Tropical Ecology 29:331–344.

Gómez-Pompa, A. 1993. Estudio para la creación de corredores biológicos en áreas prioritarias, zona sur. D. F., México.

Holland, J. D., D. G. Bert y L. Fahrig. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. Bioscience 54:227-233.

Kolb, M., y L. Galicia. 2012. Challenging the linear forestation narrative in the Neotropic: regional patterns and processes of deforestation and regeneration in southern Mexico. The Geographical Journal 178:147–161.

Lindenmayer, D. B., y J. Fischer. 2013. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Island Press. Washington, D.C, EE.UU.

MacArthur, R. H., y E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. New Jersey, EE.UU.

McGarigal, K., S. Tagil y S.A. Cushman. 2009. Surface metrics: An alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. Landscape Ecology 24:433-450.

McGarigal, K. 2014. Fragstats v.4.2. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. CYTED, SEA. Zaragoza, España.

Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, y J. M. C. da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. Oikos 76:25–39.

Noss, R.F., J. F. Franklin, W. L. Baker, T. Schoennagel, y P. B. Moyle. 2006. Ecology and Management of Fire-prone Forests of the Western United States. Society for Conservation Biology Scientific Panel on Fire in Western U.S. Forest 1:1–72.

O'Neil, R. V., C. T. Hunsaker, S. P. Timmins, B. L. Jackson, K. B. Jones, K. H. Riitters, J. D. y Wickham. 1996. Scale problems in reporting landscape pattern at the regional scale. Landscape Ecology 11:169-180.

Pardini, R., A. A. de Bueno, T. A. Gardner, P. I. Prado, y J. P. Metzger. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. PLoS ONE 5:p.e13666.

Passamani, M., y F. A. S. Fernandez. 2011a. Abundance and richness of small mammals in fragmented Atlantic Forest of Southeastern Brazil. Journal of Natural History 45:553–565.

Passamani, M., y F. A. S. Fernandez. 2011b. Movements of small mammals among Atlantic Forest fragments in Espírito Santo, Southeastern Brazil. Mammalia 75:83–86.

Passamani, M., y D. Ribeiro. 2009. Small mammals in a fragment and adjacent matrix in southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 69:305–309.

Püttker, T., Y. Meyer-Lucht, y S. Sommer. 2008. Fragmentation effects on population density of three rodent species in secondary Atlantic Rainforest, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 43:11–18.

Ramos-Miranda, J. y G. J. Villalobos-Zapata. 2015. Aspectos socioambientales de la región de la Laguna de Términos, Campeche. UAC. San Francisco de Campeche, México.

Rodríguez-Zúñiga, M. T., C. Troche-Souza, A. D. Vázquez-Lule, J. D. Márquez-Mendoza, B. Vázquez- Balderas, L. Valderrama-Landeros, S. Velázquez-Salazar, M. I. Cruz-López, R. Ressl, A. Uribe-Martínez, et al. 2013. Manglares de México: extansión, distribución y monitoreo. Primera ed. Comision Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. D. F., México.

Rocha, M.F., M. Passamani, y J. Louzada. 2011. A small mammal community in a forest fragment, vegetation corridor and coffee matrix system in the Brazilian Atlantic forest. PloS one 6: p.e23312.

Ruan-Tejeda, I. 2006. Efectos de la fragmentación sobre las comunidades de pequeños mamíferos en remanentes de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz. Instituto de Ecología, A. C. D. F., México.

Sánchez-Hernández, C., M. de L. Romero-Almaraz, H. Colín-Martínez, y C. García-Estrada. 2001. Mamíferos de cuatro áreas con diferente grado de alteración en el sureste de México. Acta Zoológica Mexicana 48:35–48.

San-José, M., V. Arroyo-Rodríguez y V. Sánchez-Cordero. 2014. Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest , Mexico. Tropical Conservation Science 7:403–422.

Shin-Jae, R., y L. Woo-Shin. 2007. Influence of Forest Fragmentation on the Winter Abundance of Mammals in Mt. Chirisan National Park, South Korea. Journal of Wildlife Management 71:1404–1408.

Smith, A.C., L. Fahrig, y C. M. Francis. 2011. Landscape size affects the importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. Ecography 34:103–113.

Stevens, R. D., y J. S. Tello. 2015. Micro-and macrohabitat associations in Mojave desert rodent communities. Journal of Mammalogy 90:388–403.

TAPIA-RAMÍREZ, G., C. LÓPEZ-GONZÁLEZ, A. GONZÁLEZ-ROMERO, Y S. F. HERNÁNDEZ-BETANCOURT. 2012. Diversidad de roedores y su relación con la heterogeneidad ambiental en la cuenca del río Nazas, Durango, México. Pp. 59–70 in (Cervantes, F. y C. Ballesteros-Barrera, eds.) Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos. 1 edicion. Instituto de Biología, UNAM, Universidad Autónoma Metropolitana. D. F., México.

TAYLOR, P. D., L. FAHRIG, K. HENEIN, Y G. MERRIAM. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos 68:571–573.

UTRERA, A., G. DUNO, B. A. ELLIS, R. A. SALAS, N. DE MANZIONE, C. F. FULHORST, R. B. TESH, R.B., Y J. N. MILLS. 2000. Small Mammals in Agricultural Areas of the Western Llanos of Venezuela: Community Structure, Habitat Associations, and Relative Densities. Journal of Mammalogy 81:536–548.

VARGAS-CONTRERAS, J.A., G. ESCALONA-SEGURA, D. GUZMÁN-SORIANO, O. G. RETANA-GUIASCÓN, H. ZARZA, Y G. CEBALLOS. 2014. Los mamíferos del estado de Campeche. Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época, 4:394–397.

WATLING, J. I., A. J. NOWAKOWSKI, M. A. DONNELLY, Y J. L. ORROCK. 2011. Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. Global Ecology and Biogeography 20:209–217.

WILLIAMS, S. E., Y H. MARSH. 1998. Changes in small mammal assemblage structure across a rain forest/open forest ecotone. Journal of Tropical Ecology 14:187–198.

WILLIAMS-LINERA, G. 2012. El bosque de niebla del centro de Veracruz: Ecologia, historia y destino en tiempos de fragmentacion y cambio climatico. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.

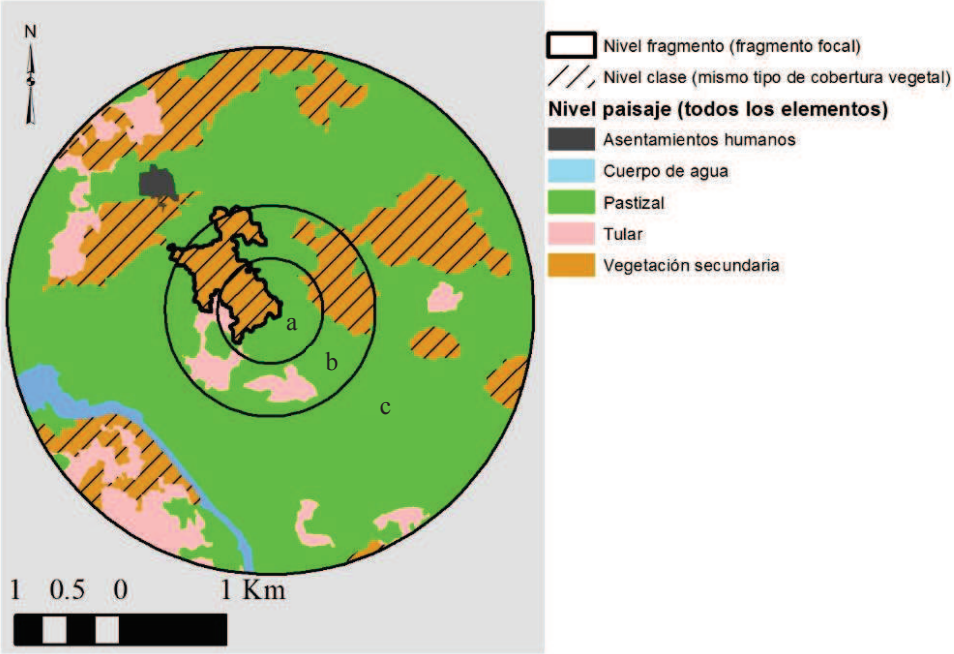
WILSON, D. E., Y D. M. REEDER. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Tercera ed. Smithsonian Institution Press, American Society of Mammalogists. Washington, EE.UU.

WU, J. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. Landscape Ecology 19:125-138.

ZALAPA, S. S., S. GUERRERO, M. H. BADII, Y F. A. CERVANTES. 2012. Variación espacial del ensamble de pequeños mamíferos de tres áreas de bosque tropical subcaducifolio en la costa norte de Jalisco, México. Pp. 117–126 in (Cervantes, F. A. y C. Ballesteros-Barrera, eds.) Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos. 1 edicion. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma Metropolitana. D. F., México.

APÉNDICES

Apéndice 1. Diseño para cuantificar el patrón espacial de los tres niveles: fragmento, clase y paisaje a tres escalas espaciales: círculos con radio de 0.5 km (a), 1 km (b) y 2.5 km (c).



El nivel fragmento: corresponde al fragmento focal (borde negro), en este caso es un fragmento de vegetación secundaria, que es en donde se realizó la colecta de los pequeños roedores. El nivel clase: corresponde a los fragmentos con el mismo tipo de cobertura vegetal, en este ejemplo son los fragmentos de vegetación secundaria (líneas diagonales). El nivel paisaje: concierne todos los tipos de clase de cobertura, en este sitio se presentan asentamientos humanos, cuerpo de agua, pastizal, tular y vegetación secundaria.

Apéndice 2. Descripción, rango y fórmulas de las variables del paisaje definidas de acuerdo con McGarigal (2014).

Nivel	Índice	Descripción	Rango	Formula
Fragmento	Tamaño del fragmento (AREA).	Su importancia radica en que mide los efectos del área de un hábitat determinado (McGarigal *et al.* 2002), ya que el tamaño del fragmento puede ser menor para que algunas poblaciones sean viables, así también puede provocar reducción en el tamaño de las poblaciones y generar extinciones locales (Collinge 1996).	AREA > 0, sin límite.	$AREA = S\,(\frac{1}{10{,}000})$ AREA = área S = superficie en hectáreas de cada fragmento.
	Índice de forma del fragmento (IF).	La forma del fragmento está dado por la relación área-perímetro. Fragmentos con formas complejas tienen mayor proporción de su área como borde, por lo tanto son más frecuentemente colonizados, debido a que la cantidad proporcional de borde es mayor; incrementado así la probabilidad de que un organismo en movimiento se encuentre con el fragmento adyacente (Collinge y Palmer 2002).	IF ≦ 1, sin límite. IF = 1, cuando el fragmento es circular y aumenta cuando la forma del fragmento se vuelve más irregular.	$IF = \frac{p}{2 * \sqrt{\pi * S}}$ IF = índice de forma p = perímetro S = superficie
	Distancia al fragmento vecino más cercano (ENN)	Muestra la separación espacial entre parches. Es importante obtener esta medida dado que los roedores tienen una capacidad de desplazamiento relativamente corto (Corbalán y Ojeda 2005). Una menor distancia entre los fragmentos favorece el intercambio de individuos y una mayor abundancia entre los fragmentos (Hilty *et al.* 2006).	ENN > 0, sin límite. ENN se aproxima a 0 cuando la distancia al vecino más cercano disminuye.	$ENN = hij$ ENN = Distancia (m) del fragmento *ij* al fragmento vecino más cercano del mismo tipo (clase).
Clase	Porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje (PLAND).	Su importancia radica en el porcentaje de cada clase compuesto por el hábitat de interés, enfocándonos en el presente estudio en selvas, manglar, vegetación secundaria y pastizal, debido a que estos tipos de vegetación constituyen hábitats frecuentemente usados por los roedores (Ceballos y Oliva 2005).	0 < PLAND ≦ 100 PLAND se aproxima a 0 cuando el tipo de fragmento correspondiente (clase) se vuelve cada vez más raro en el paisaje. PLAND = 100 cuando todo el paisaje se compone de un solo tipo de fragmento.	$PLAND = Pi = \frac{\sum_{j=1}^{n} a_{ij}}{A}\,(100)$ *Pi* = proporción del paisaje ocupado por tipo de fragmento (clase) i. *aij* = área (m^2) de ij fragmento.
	Área total de la clase (CA).	Es el área abarcada por cada tipo de cobertura vegetal (clase). Tanto este índice como PLAND son considerados las piezas de información individuales más importantes en el estudio de los patrones del paisaje (McGarigal *et al.* 2002), ya que muchas especies de roedores requieren de tipos de hábitats específicos, de tal forma que la cantidad total de dicho hábitat probablemente influye en su ocurrencia y abundancia (Stevens y Tello 2015).	CA > 0, sin límite. CA se aproxima a 0 cuando el tipo de clase es más raro en el paisaje.	$CA = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}\,\left(\frac{1}{10{,}000}\right)$ CA = área total de la clase (m^2). a*ij* = área (m^2) del fragmento ij.

Nivel	Índice	Descripción	Rango	Formula
Clase	Índice de agrupamiento (CLUMPLY).	Se muestra la frecuencia con la que diferentes pares de tipos de fragmento (incluyendo como adyacencias entre el mismo tipo de fragmento) aparecerá de lado a lado en el mapa. Es decir, nos muestra la cercanía de los fragmentos del mismo tipo de cobertura vegetal (clase), lo cual es importante para los roedores, debido a su baja capacidad de desplazamiento (Corbalán y Ojeda 2005).	-1 ≦ CLUMPY ≦ 1 Es igual a -1 cuando el tipo de fragmento focal es máximamente desglosado; cuando es igual a 0 cuando el tipo de fragmento focal se distribuye al azar, y se acerca a 1 cuando el tipo de fragmento es máximamente agregado.	$CLUMPLY = \left[\frac{g_{ii}}{\sum_{k=1}^{n} g_{ik} - min_{ie}}\right]$ g_{ii} = número de adyacencias entre los píxeles del tipo fragmento (clase) *i* g_{ik} = número de uniones entre los píxeles del tipo de fragmento *i* y min_{ie} = perímetro mínimo del fragmento tipo i para una clase máximamente agrupada.
Clase y paisaje	Número de fragmentos (NP).	Tiene que ver con el grado de fragmentación, en el cual el hábitat ha sido separado en fragmentos, por lo tanto su medición es de importancia para observar la afectación de la fragmentación sobre los organismos.	NP ≥ 1, sin límite. NP = 1 cuando el paisaje contiene sólo un fragmento del tipo fragmento correspondiente.	$NP = n_i$, $NP = N$ n_i = número de fragmentos en el paisaje de tipo fragmento (clase) i. N = número de fragmentos.
	Proporción de adyacencias (PLADJ).	Se mide el grado de adyacencia física de las distintas clases que configuran la estructura del paisaje. Su importancia radica en que nos indica la proximidad o alejamiento entre los fragmentos.	0 ≦ PLADJ ≦ 100 PLADJ = 0 cuando el tipo de fragmento correspondiente es máximamente desglosado (cada pixel es un fragmento diferente) y no hay adyacencias. Aumenta PLADJ cuando el tipo fragmento se vuelve más agregado y la proporción de adyacencias aumenta. PLADJ = 100 cuando el paisaje se compone de un solo fragmento y todas las adyacencias se encuentran entre la misma clase.	$PLADJ = \left(\frac{g_{ii}}{\sum_{k=1}^{m} g_{ik}}\right)(100)$ g_{ii} = número de adyacencias entre los píxeles de tipo fragmento (clase) i basado en el método de doble recuento. g_{ik} = número de adyacencias (uniones) entre los píxeles de tipos de fragmento (clases) *i* y *k* basa en el método de doble conteo .
	Índice interposición y yuxtaposición (IJI)	Se refiere al grado de dispersión espacial entre fragmentos, lo cual es esencial para la permanencia de las especies y su distribución local. La disposición de los fragmentos actúa como un filtro para el movimiento de los individuos, afectando la composición de especies de roedores en los fragmentos (Laurance 2009).	0 < IJI ≦ 100 IJI = 0 cuando el tipo de fragmento es adyacente a un solo fragmento de otro tipo y el número de tipos de fragmento aumenta. IJI = 100 cuando el tipo de fragmento es igual al lado de todos los otros tipos de fragmento (máximo intercalados y yuxtapuesto a otros tipos de fragmentos).	$IJI = \frac{-\sum_{k=1}^{m}\left[\left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^{m} e_{ik}}\right)\ln\left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^{m} e_{ik}}\right)\right]}{\ln(m-1)}(100)$ *eik* = longitud total (m) del borde en el paisaje entre el fragmento tipos (clases) *i* y *k*. m = número de tipos de fragmento (clases) presentes en el paisaje, incluyendo la frontera paisaje.
	Índice de división (DIV).	Esta medida es útil en la subdivisión del área, el cual mide el grado en que el hábitat de interés esta agregado o agrupado, independientemente del tamaño, forma, localización y configuración espacial. Permite evaluar el grado de fragmentación (Jaeger 2000).	0 ≦ DIV <1 DIV = 0 cuando el paisaje se compone de un solo fragmento. DIV se aproxima a 1 cuando aumenta el número de fragmentos del tipo de fragmento focal.	$DIV = \left[1 - \sum_{j=1}^{n}\left(\frac{a_{ij}}{A}\right)^2\right](100)$ a_{ij} = área (m^2) de ij fragmento. A = área total de paisaje (m^2).

Nivel	Índice	Descripción	Rango	Formula
Clase y paisaje	Índice de agregación (IA).	La conectividad del paisaje expresa la permeabilidad y textura del paisaje en relación con el movimiento de los individuos (Turner 1990). Con este índice se refleja conectividad del paisaje con la cercanía de los fragmentos (Hong *et al*. 2000).	$0 \leqq AI \leqq 100$ Cuando AI = 0 el tipo de fragmento es máximamente desglosado (no hay adyacencias similares); IA aumenta a medida que el tipo de fragmento es cada vez agregada y es igual a 100 (fragmento máximamente agregado en un solo fragmento compacto).	$IA = \left[\frac{g_{ii}}{max \rightarrow g_{ii}}\right](100)$ g_{ii} = número de adyacencias (uniones) entre pixeles de tipo de fragmento (clase) *i* basado en el método conteo-único. max→ g_{ii} = máximo número de adyacencias (uniones) entre los pixeles de tipo fragmento (clase) *i* basado en el método conteo-único.
Paisaje	Índice de contagio (CONTAG).	Este índice mide la tendencia de los fragmentos a estar espacialmente agregados o, por el contrario, entremezclados, es decir, están directamente relacionados con la fragmentación de la cobertura vegetal, que involucra la desagregación y subdivisión de un tipo de cobertura contiguo en parches desagregados. A medida que la fragmentación aumenta el contagio disminuye y la subdivisión aumenta. En cierta manera mide el grado de conexión entre las unidades del paisaje que permite el movimiento de los animales a través de los diferentes elementos del paisaje (McGarigal et al. 2002).	$0 < CONTAG \leqq 100$ CONTAG se aproxima a 0, cuando los tipos de fragmentos se desagregan al máximo (es decir, cada célula es un tipo de fragmento diferente) y entremezcla (proporciones iguales de todas las adyacencias pares). CONTAG = 100 cuando todos los tipos de fragmentos son máximamente agregados.	$CONTAG = \left[\frac{1}{+\frac{\sum_{i=1}^{m}\sum_{k=1}^{m}\left[(Pi)\left(\frac{g_{ik}}{\sum_{k=1}^{m} g_{ik}}\right)\left[ln(Pi)\left(\frac{g_{ik}}{\sum_{k=1}^{m} g_{ik}}\right)\right]\right]}{2\ln(m)}}\right](100)$ m = Número de tipos de fragmento (clases) presentes en el paisaje $i = 1\ldots$, m o m' tipos de clase. $K = 1\ldots$, m o m' tipos de clases. Pi = Proporción del paisaje ocupado por tipo de fragmento (clase) i. g_{ik} = Número de adyacencias (uniones) entre los píxeles de tipos de fragmento (clases) *i* y *k*.
	Riqueza de fragmentos (PR).	Aspecto asociado a la variedad de tipos de clase dentro del paisaje. Medida importante para observar la composición del paisaje en el sitio de colecta de los roedores.	$PR \geq 1$, sin límite	$PR = m$ m = número de tipos de fragmentos (clases).

Apéndice 3. Valores de las métricas de paisaje para los 16 fragmentos en el área de Laguna de Términos, Campeche, a nivel de fragmento, clase y paisaje en cada escala (círculos concéntricos de 0.5, 1 y 2.5 km de radio), así como medidas de tendencia central (promedio = $\bar{X}$, valor máximo = MAX, valor mínimo = MIN, Desviación estándar = DE). Clase: M = manglar, P = pastizal, S = selvas y VS = vegetación secundaria. Variables: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, IF = índice de forma del fragmento, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = proporción de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos.

NIVEL FRAGMENTO										
FRAGMENTO	CLASE	AREA (ha)			IF			ENN (m)		
		0.5 km	1 km	2.5 km	0.5 km	1	2.5 km	0.5 km	1 km	2.5 km
F1-M	M	26.66	71.61	209.54	1.71	2.41	3.81	41.86	N/A	N/A
F2-VS	VS	44.62	152.05	470.52	2.20	3.19	4.28	N/A	22.13	22.13
F3-M/SM	S	8.27	10.63	10.63	2.10	2.32	2.33	31.89	31.24	31.62
F4-M	M	48.33	172.86	932.16	1.84	2.53	4.90	174.95	N/A	101.07
F5-SBI	S	0.36	38.54	2.28	1.48	1.97	1.49	N/A	N/A	145.90
F6-M	M	58.32	227.01	282.18	1.32	1.38	2.11	173.78	188.29	173.78
F7-VS	VS	9.69	22.04	24.06	2.42	2.88	3.06	138.51	139.45	138.84
F8-SBI	S	17.21	17.21	17.21	1.38	1.38	1.38	3.16	3.16	2.82
F9-VS	VS	65.26	134.04	295.78	1.13	1.19	1.49	N/A	489.00	444.41
F10-P/VS	P	19.76	61.58	1273.39	2.50	2.75	5.41	259.61	77.36	40.22
F11-VS	VS	39.23	140.97	663.99	1.71	1.88	3.84	15.65	N/A	13.41
F12-VS	VS	40.59	48.74	57.76	1.66	2.18	3.37	49.51	49.49	49.67
F13-SBI	S	46.90	155.48	564.67	1.63	2.05	4.33	86.15	48.02	123.31
F14-VS	VS	22.80	55.19	57.86	1.69	2.27	2.40	241.91	233.23	30
F15-VS	VS	24.74	75.21	159.35	2.40	2.35	3.33	N/A	N/A	N/A
F16-SM	S	78.31	313.08	1776.41	1.13	1.14	1.95	N/A	N/A	418.95
	$\bar{X}$	34.44	106.01	424.86	1.77	2.12	3.09	107.62	117.	121.13
	MIN	0.36	10.63	2.28	1.13	1.14	1.38	3.16	3.16	2.82
	MAX	78.31	313.08	1776.41	2.50	3.19	5.41	259.61	489.00	444.41
	DE	21.93	84.50	515.31	0.44	0.60	1.26	75.04	115.23	132.03

NIVEL CLASE										
FRAGMENTO	CLASE	ESCALA	CA (ha)	PLAND (%)	NP	CLUMPLY (%)	PLADJ (%)	IJI (%)	DIV (proporción)	AI (%)
F1-M	M	0.5	27.70	35.36	2	1.00	99.63	88.73	0.88	99.82
		1	71.61	22.85	1	1.00	99.71	62.31	0.95	99.83
		2.5	209.54	14.30	1	1.00	99.74	47.20	0.98	99.81
F2-VS	VS	0.5	44.62	56.96	1	1.00	99.67	63.80	0.68	99.82
		1	167.72	53.45	6	1.00	99.71	91.29	0.76	99.79
		2.5	711.76	45.92	3	1.00	99.81	75.98	0.89	99.85
F3-M/SM	S	0.5	37.21	47.49	3	1.00	99.60	N/A	0.85	99.76
		1	115.38	36.77	4	1.00	99.71	50.11	0.91	99.80
		2.5	567.14	28.91	3	1.00	99.84	84.61	0.96	99.88
F4-M	M	0.5	48.47	61.91	2	1.00	99.72	N/A	0.62	99.87
		1	172.87	55.12	1	1.00	99.81	31.83	0.70	99.88
		2.5	943.35	53.53	2	1.00	99.83	47.85	0.72	99.87
F5-SBI	S	0.5	0.36	0.46	1	0.99	97.52	N/A	1.00	99.17
		1	38.54	12.29	1	1.00	99.68	67.19	0.98	99.84
		2.5	169.62	8.65	3	1.00	99.72	36.60	0.99	99.79

FRAGMENTO	CLASE	ESCALA	CA (ha)	PLAND (%)	NP	CLUMPLY (%)	PLADJ (%)	IJI (%)	DIV (proporción)	AI (%)
F6-M	M	0.5	63.31	80.86	2	1.00	99.79	N/A	0.44	99.92
		1	270.49	86.25	2	0.97	99.08	N/A	0.46	99.57
		2.5	1534.31	78.24	5	1.00	99.92	94.61	0.59	99.95
F7-VS	VS	0.5	10.36	13.24	2	0.99	99.13	N/A	0.98	99.44
		1	31.25	9.96	2	1.00	99.41	0.00	0.99	99.59
		2.5	85.18	4.34	6	0.99	99.31	0.00	1.00	99.42
F8-SBI	S	0.5	17.22	21.99	5	1.00	99.66	70.88	0.95	99.90
		1	17.22	5.49	5	1.00	99.66	44.74	1.00	99.90
		2.5	17.21	0.88	5	1.00	99.66	30.58	1.00	99.90
F9-VS	VS	0.5	65.27	83.37	1	1.00	99.86	99.75	0.31	99.98
		1	134.12	42.77	2	1.00	99.89	81.87	0.82	99.98
		2.5	1128.18	57.52	5	1.00	99.90	71.58	0.92	99.93
F10-P/VS	P	0.5	20.57	26.26	2	0.99	99.39	N/A	0.94	99.61
		1	77.51	24.70	4	1.00	99.57	N/A	0.96	99.69
		2.5	650.46	33.15	7	1.00	99.75	0.00	0.96	99.79
F11-VS	VS	0.5	39.63	50.59	2	1.00	99.71	0.00	0.75	99.87
		1	140.97	44.93	1	1.00	99.84	50.90	0.80	99.93
		2.5	931.49	47.46	8	1.00	99.80	68.93	0.88	99.83
F12-VS	VS	0.5	49.68	63.43	2	1.00	99.68	87.56	0.72	99.82
		1	74.84	23.86	2	1.00	99.66	82.49	0.97	99.78
		2.5	127.82	6.51	2	1.00	99.62	79.69	1.00	99.71
F13-SBI	S	0.5	60.34	77.06	2	0.99	99.73	59.78	0.61	99.86
		1	220.40	70.28	3	1.00	99.82	49.95	0.71	99.88
		2.5	821.52	41.90	8	1.00	99.79	32.03	0.91	99.82
F14-VS	VS	0.5	26.31	33.61	2	1.00	99.57	80.66	0.91	99.76
		1	103.28	32.94	2	1.00	99.71	57.35	0.95	99.81
		2.5	438.51	22.36	10	1.00	99.68	61.17	0.99	99.73
F15-VS	VS	0.5	24.74	31.51	1	1.00	99.52	0.00	0.90	99.72
		1	75.21	23.98	1	1.00	99.73	18.43	0.94	99.84
		2.5	159.35	8.13	1	1.00	99.74	18.94	0.99	99.82
F16-SM	S	0.5	78.31	100.00	1	N/A	99.87	N/A	0.00	99.99
		1	313.08	99.82	1	0.96	99.94	N/A	0.00	99.99
		2.5	1779.06	90.71	3	1.00	99.95	17.83	0.18	99.98
	$\bar{X}$	0.5	38.38	49.00	1.93	0.99	99.50	78.63	0.72	99.76
		1	126.53	40.34	2.37	0.99	99.68	61.97	0.80	99.81
		2.5	642.15	33.91	4.50	0.99	99.75	47.97	0.87	99.32
	MIN	0.5	0.36	0.46	1	0.99	97.52	0.00	0	99.17
		1	17.22	5.49	1	0.96	99.08	0	0	99.57
		2.5	17.21	0.88	1	0.99	99.31	0.00	0.18	99.42
	MAX	0.5	77.31	100.00	5	1.00	99.87	99.75	1.00	99.99
		1	313.08	99.82	6	1.00	99.94	91.29	1.00	99.99
		2.5	1779.06	90.71	10	1.00	99.95	94.61	1.00	99.98
	DE	0.5	21.80	27.85	0.99	25.00	0.55	33.79	0.27	0.21
		1	85.09	27.13	1.59	0.01	0.20	30.16	0.26	0.12
		2.5	528.65	27.18	2.70	0.00	0.15	30.02	0.22	0.13

NIVEL PAISAJE								
FRAGMENTO	ESCALA	NP	CONTAG (%)	PLADJ (%)	IJI (%)	DIV (proporción)	AI (%)	PR
F1-M	0.5	6	52.00	99.55	70.91	0.77	99.77	4
	1	10	58.90	99.72	73.54	0.82	99.83	5
	2.5	17	59.47	99.76	69.67	0.85	99.82	6
F2-VS	0.5	5	67.59	99.64	41.90	0.54	99.83	4
	1	20	59.37	99.55	75.67	0.72	99.67	5
	2.5	20	60.74	99.71	72.9	0.85	99.76	6
F3-M/SM	0.5	6	49.00	99.58	N/A	0.69	99.75	2
	1	12	61.96	99.68	67.67	0.72	99.78	4
	2.5	10	55.78	99.85	83.55	0.78	99.90	4
F4-M	0.5	4	51.11	99.69	N/A	0.50	99.84	2
	1	6	69.67	99.74	39.94	0.53	99.83	4
	2.5	17	71.18	99.79	52.64	0.60	99.83	5
F5-SBI	0.5	2	97.79	99.85	N/A	0.00	99.98	2
	1	9	77.04	99.81	87.33	0.35	99.90	4
	2.5	22	74.21	99.82	65.09	0.46	99.86	5
F6-M	0.5	3	64.14	99.75	N/A	0.40	99.90	2
	1	3	68.29	98.79	N/A	0.43	99.37	2
	2.5	20	71.18	99.87	79.98	0.57	99.90	3
F7-VS	0.5	4	70.85	99.68	N/A	0.34	99.82	2
	1	4	84.09	99.81	14.95	0.18	99.89	3
	2.5	28	70.84	99.82	59.95	0.48	99.86	4
F8-SBI	0.5	9	63.30	99.60	87.16	0.65	99.78	3
	1	16	79.09	99.76	60.05	0.48	99.85	4
	2.5	40	74.27	99.76	51.52	0.76	99.80	6
F9-VS	0.5	3	74.75	99.76	62.93	0.28	99.92	3
	1	8	56.30	99.79	89.80	0.72	99.88	3
	2.5	11	62.42	99.86	83.87	0.87	99.90	3
F10-P/VS	0.5	5	57.19	99.61	N/A	0.53	99.76	2
	1	9	58.74	99.75	N/A	0.39	99.83	2
	2.5	14	73.73	99.80	17.34	0.53	99.84	4
F11-VS	0.5	4	52.14	99.62	57.15	0.62	99.81	3
	1	7	61.34	99.80	56.28	0.62	99.90	4
	2.5	28	60.50	99.75	55.81	0.83	99.79	5
F12-VS	0.5	6	62.65	99.51	60.01	0.66	99.71	4
	1	7	59.50	99.70	86.18	0.77	99.80	4
	2.5	8	70.38	99.86	83.41	0.69	99.90	4
F13-SBI	0.5	7	68.50	99.61	72.55	0.59	99.78	3
	1	10	65.30	99.72	68.51	0.67	99.81	3
	2.5	21	70.27	99.75	47.25	0.74	99.80	7
F14-VS	0.5	6	61.32	99.60	85.06	0.55	99.78	3
	1	13	55.95	99.65	82.93	0.74	99.75	3
	2.5	40	70.67	99.76	62.94	0.57	99.80	5

FRAGMENTO	ESCALA	NP	CONTAG (%)	PLADJ (%)	IJI (%)	DIV (proporción)	AI (%)	PR
F15-VS	0.5	4	61.47	99.58	52.47	0.51	99.76	3
	1	9	57.04	99.68	63.82	0.71	99.79	4
	2.5	27	60.50	99.73	62.04	0.88	99.79	7
F16-SM	0.5	1	0	99.87	N/A	0	99.99	1
	1	2	99.01	99.93	N/A	0	99.99	2
	2.5	9	86.93	99.92	35.62	0.18	99.96	4
$\bar{X}$	0.5	4.69	59.61	99.65	81.07	0.48	99.82	2.68
	1	9.07	66.97	99.68	73.10	0.55	99.80	3.50
	2.5	20.75	68.32	99.80	61.47	0.66	99.84	4.87
MIN	0.5	1	0.00	99.51	41.90	0.00	99.71	1
	1	2	55.95	98.79	14.95	0.00	99.37	2
	2.5	8	55.78	99.71	17.34	0.18	99.76	3
MAX	0.5	9	97.79	99.87	87.16	0.77	99.99	4
	1	20	99.01	99.93	89.80	0.82	99.99	5
	2.5	40	86.93	99.92	83.87	0.88	99.96	7
DE	0.5	1.29	19.77	0.10	21.14	0.22	0.08	0.87
	1	4.65	12.16	0.25	22.32	0.23	0.14	0.97
	2.5	9.91	7.88	0.06	18.36	0.19	0.05	1.26

Apéndice 4. Coeficiente de correlación de Pearson y FIV (factores de inflación de la varianza) entre las variables predictoras en las tres escalas (círculos concéntricos de 0.5, 1 y 2.5 km de radio) y en los tres niveles (fragmento, clase y paisaje). La alta colinealidad se marca en negritas (FIV > 10). Los subíndices indican el nivel de significancia: *correlación es significativa en el nivel $P < 0.05$, **correlación es significativa en el nivel $P < 0.01$. Variables: AI = índice de agregación, AREA = tamaño del fragmento, CA = área total de la clase, CLUMPLY = índice de agrupamiento, CONTAG = índice de contagio, DIV = índice de división, ENN = distancia euclidiana al fragmento vecino más cercano, IF = índice de forma del fragmento, IJI = índice de interposición y yuxtaposición, NP = número de fragmentos, PLADJ = proporción de adyacencias, PLAND = porcentaje de la clase con respecto al total del paisaje y PR = riqueza de fragmentos.

$Nivel_{Escala}$			$Fragmento_{0.5\ km}$			$Fragmento_{1km}$			$Fragmento_{2.5\ m}$		
	FIV	Variable	AREA	IF	ENN	AREA	IF	ENN	AREA	IF	ENN
	1.04	AREA	1.00	-0.25	0.00	0.58*	0.24	0.45	0.78**	0.31	-0.22
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF		1.00	0.75	-0.45	0.83**	-0.06	-0.02	0.60*	-0.13
	2.55	ENN			1.00	0.40	0.95**	0.96*	0.46	0.64	0.86*
	1.51	AREA				1.00	0.32	0.74*	0.75**	0.26	0.27
$Fragmento_{1\ km}$	1.46	IF					1.00	-0.05	-0.13	0.58*	-0.03
	2.51	ENN						1.00	0.54	0.15^{ns}	0.89**
	1.34	AREA							1.00	0.60*	-0.06
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF								1.00	-0.13
	1.14	ENN									1.00

$Nivel_{Escala}$			$Clase_{0.5\ km}$							
	FIV	Variable	CA	PLAND	NP	CLUMPLY	PLADJ	IJI	DIV	AI
	1.04	AREA	0.99**	0.84**	0.12	-0.07	0.98**	0.17	-0.53*	.883**
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF	-0.23	-0.58*	0.24	-0.86*	-0.36	-0.57	0.66*	-0.64*
	2.55	ENN	0.10	0.05	-0.78	-1.00**	-0.73	0.31	0.10	-0.91*
	1.51	AREA	0.57*	0.80**	-0.37	-0.46	0.54*	-0.22	-0.71**	0.61*
$Fragmento_{1\ km}$	1.46	IF	-0.23	-0.50	-0.03	-0.76	-0.34	-0.19	.629*	-0.57*
	2.51	ENN	0.49	0.51	-0.62	0.17	0.14	0.78	-0.51	0.03
	1.34	AREA	0.77**	0.72**	-0.06	-0.53	0.723**	-0.45	-0.52	0.62*
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF	0.32	0.12	-0.03	-0.89*	0.21	-0.58	0.13	-0.03
	1.14	ENN	-0.22	0.01	-0.67*	0.31	-0.28	0.53	-0.06	-0.21

$Nivel_{Escala}$			$Clase_{1\ km}$							
	FIV	Variable	CA	PLAND	NP	CLUMPLY	PLADJ	IJI	DIV	AI
	1.04	AREA	0.61*	0.54*	0.26	-0.06	0.51	0.08	-0.38	0.41
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF	-0.36	-0.53*	0.18	-.630*	-0.76**	-0.46	0.53*	-0.87**
	2.55	ENN	0.63	0.49	-0.09	-0.90	-0.34	0.48	0.08	-0.81*
	1.51	AREA	0.97**	0.85**	-0.23	-0.03	0.87**	0.36	-0.61*	0.681*
$Fragmento_{1km}$	1.46	IF	0.97**	0.85**	-0.23	-0.03	0.87**	0.36	-.613*	0.68*
	2.51	ENN	0.85**	0.62	-0.63	0.06	0.55	0.51	-0.27	0.21
	1.34	AREA	0.74**	0.67*	0.13	0.04	0.545*	0.27	-0.46	0.38
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF	0.31	0.17	0.08	-0.60	-0.13	0.32	0.03	-0.36
	1.14	ENN	0.29	-0.01	-0.30	0.16	0.18	0.81*	0.15	0.05

$Nivel_{Escala}$			$Clase_{2.5\ km}$							
	FIV	Variable	CA	PLAND	NP	CLUMPLY	PLADJ	IJI	DIV	AI
	1.04	AREA	0.41	0.50	0.15	0.07	0.46	0.45	-0.36	0.41
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF	-0.22	-0.43	0.19	-0.59*	-0.62*	-0.72**	0.50	-0.74**
	2.55	ENN	0.68	0.48	0.25	-0.80	0.06	-0.25	0.10	-0.80
	1.51	AREA	0.89**	0.87**	0.16	0.09	0.87**	0.63*	-0.59*	0.60*
$Fragmento_{1\ km}$	1.46	IF	-0.21	-0.51	0.03	-0.56*	-0.62*	-0.51	0.54*	-0.83**
	2.51	ENN	0.94**	0.85**	0.18	-0.49	0.62	0.28	-0.39	-0.08
	1.34	AREA	0.71**	0.76**	0.20	-0.10	0.62*	0.20	-0.46	0.43
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF	0.30	0.16	-0.05	-0.57*	-0.08	-0.21	0.05	-0.36
	1.14	ENN	0.51	0.23	-0.10	-0.08	0.29	0.12	0.16	-0.08

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{0.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
	1.04	AREA	0.21	-0.67*	-0.39	-0.68	-0.34	0.13	0.16
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF	0.35	0.32	-0.46	0.03	-0.56*	0.18	0.05
	2.55	ENN	-0.44	-0.09	-0.02	-0.05	-0.23	-0.37	-0.37
	1.51	AREA	-0.28	-0.60*	0.19	-0.63	0.28	-0.25	-0.14
$Fragmento_{1\ km}$	1.46	IF	0.42	0.39	-0.43	0.18	-0.49	0.28	0.22
	2.51	ENN	-0.61	0.28	0.45	-0.51	0.42	-0.10	-0.04
	1.34	AREA	-0.09	-0.67**	-0.17	-0.73	-0.13	-0.21	-0.09
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF	0.10	-0.21	-0.47	-0.46	-0.43	0.01	0.20
	1.14	ENN	-0.36	0.42	0.35	-0.52	0.37	0.05	0.05

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{1\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
	1.04	AREA	-0.08	-0.16	-0.14	-0.02	-0.11	-0.22	-0.19
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF	0.10	-0.27	-0.41	0.14	-0.36	0.05	-0.09
	2.55	ENN	-0.23	-0.58	0.79	0.15	-0.63	-0.76	-0.76
	1.51	AREA	-0.15	0.09	0.24	0.03	0.17	-0.25	-0.17
$Fragmento_{1\ km}$	1.46	IF	0.27	-0.56*	0.02	-0.17	-0.60*	0.25	0.16
	2.51	ENN	-0.53	0.09	0.80*	-0.02	0.11	-0.52	-0.34
	1.34	AREA	-0.16	0.07	-0.06	0.28	0.10	-0.42	-0.33
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF	0.05	-0.25	0.04	0.16	-0.22	-0.10	0.04
	1.14	ENN	-0.05	0.01	0.85**	-0.26	0.01	0.03	-0.01

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{2.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
	1.04	AREA	0.03	-0.07	-0.37	0.36	-0.10	0.16	0.42
$Fragmento_{0.5\ km}$	1.47	IF	-0.28	-0.05	0.46	-0.15	-0.10	-0.04	0.35
	2.55	ENN	-0.33	0.25	0.67	-0.87*	-0.70	-0.46	-0.78
$Fragmento_{1\ km}$	1.51	AREA	0.14	-0.12	-0.41	0.20	-0.15	0.19	-0.10
	2.51	ENN	-0.37	0.31	0.09	-0.14	-0.41	-0.24	-0.66
	1.34	AREA	0.02	-0.17	-0.20	0.19	-0.08	0.08	0.23
$Fragmento_{2.5\ km}$	1.02	IF	-0.08	-0.37	-0.08	0.11	0.07	0.28	0.43
	1.14	ENN	-0.65*	0.59*	0.11	0.03	-0.62*	-0.23	-0.31

$Nivel_{Escala}$	Clase$_{0.5\ km}$									
	FIV	Variable	CA	PLAND	NP	CLUMPLY	PLADJ	IJI	DIV	AI
	1.01	CA	1.00	0.83**	0.13	-0.07	0.97**	0.21	-0.52*	0.87**
	1.05	PLAND		1.00	-0.23	0.05	0.83**	0.33	-0.88**	0.88**
	3.47	NP			1.00	0.19	0.13	-0.27	0.40	0.01
	4.50	CLUMPLY				1.00	0.37	0.84	-0.31	0.72
$Clase_{0.5\ km}$	**24.1**	PLADJ					1.00	0.28	-0.54*	0.93**
	3.78	IJI						1.00	-0.42	0.32
	3.38	DIV							1.00	-0.68**
	2.38	AI								1.00

$Nivel_{Escala}$	Clase$_{1\ km}$									
	FIV	Variable	CA	PLAND	NP	CLUMPLY	PLADJ	IJI	DIV	AI
	1.01	CA	0.61*	0.53*	0.26	-0.08	0.50	0.08	-0.36	0.39
	1.05	PLAND	0.78**	0.85**	-0.07	-0.04	0.77**	0.43	-0.73**	0.68*
	3.47	NP	-0.30	-0.39	0.66*	0.22	-0.18	-0.52	0.33	-0.09
	4.50	CLUMPLY	-0.47	-0.42	0.73	0.60	0.04	0.17	0.27	0.48
$Clase_{0.5\ km}$	**24.1**	PLADJ	0.54*	0.54*	0.28	0.01	0.53*	0.10	-0.39	0.48
	3.78	IJI	-0.13	-0.21	0.53	-0.04	-0.13	0.57	0.38	-0.04
	3.38	DIV	-0.64*	-0.90**	0.30	-0.24	-0.74**	-0.55	0.92**	-.725**
	2.38	AI	0.57*	0.63*	0.18	0.19	0.71**	0.18	-0.52	.711**

$Nivel_{Escala}$	Clase$_{2.5\ km}$									
	FIV	Variable	CA	PLAND	NP	CLUMPLY	PLADJ	IJI	DIV	AI
Clase$_{0.5\ km}$	1.01	CA	0.41	0.49	0.16	0.05	0.44	0.46	-0.35	0.39
	1.05	PLAND	0.56*	0.75**	-0.09	0.14	0.72**	0.65*	-0.71**	0.64*
	3.47	NP	-0.27	-0.35	0.53*	0.31	-0.18	-0.05	0.29	0.04
	4.50	CLUMPLY	-0.28	-0.14	0.03	0.89*	0.2	-0.18	0.35	0.87*
	24.1	PLADJ	0.33	0.47	0.08	0.16	0.45	0.46	-0.37	0.47
	3.78	IJI	-0.16	-0.18	-0.40	0.35	0.03	0.01	0.56	0.11
	3.38	DIV	-0.48	-0.79**	0.22	-0.13	-0.73**	-0.52*	0.91**	-0.72**
	2.38	AI	0.35	0.55*	0.00	0.38	0.61*	0.59*	-0.48	0.68*

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{0.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
Clase$_{0.5\ km}$	1.01	CA	0.22	-0.67*	-0.41	-0.71	-0.36	0.15	0.17
	1.05	PLAND	-0.23	-0.80**	0.09	-0.67	0.17	-0.23	-0.13
	3.47	NP	.659*	0.00	-0.66*	0.35	-0.69**	0.45	0.29
	4.50	CLUMPLY	0.04	0.80	0.45	0.31	0.30	0.14	-0.14
	24.1	PLADJ	0.19	-0.66*	-0.35	-0.42	-0.28	0.12	0.19
	3.78	IJI	0.06	0.89**	0.27	0.26	0.26	0.21	0.22
	3.38	DIV	0.56*	0.81**	-0.52	0.51	-0.55*	0.59*	0.53*
	2.38	AI	0.02	-0.65*	-0.10	-0.18	-0.01	0.00	0.12

$Nivel_{Escala}$	Paisase$_{1\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
Clase$_{0.5\ k\ m}$	1.01	CA	-0.07	-0.18	-0.13	-0.04	-0.13	-0.21	-0.18
	1.05	PLAND	-0.34	0.17	0.21	0.12	0.24	-0.42	-0.30
	3.47	NP	0.41	-0.27	-0.70*	-0.19	-0.32	0.33	0.13
	4.50	CLUMPLY	0.25	0.21	0.31	-0.37	0.09	-0.41	-0.44
	24.1	PLADJ	-0.04	-0.13	-0.15	-0.03	-0.07	-0.19	-0.11
	3.78	IJI	0.23	-0.33	0.82*	-0.79*	-0.39	-0.50	-0.50
	3.38	DIV	0.61*	-0.53*	-0.43	-0.40	-0.58*	0.66*	0.53*
	2.38	AI	-0.06	0.01	-0.08	-0.05	0.08	-0.18	-0.06

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{2.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
Clase$_{0.5\ km}$	1.01	CA	0.01	-0.06	-0.36	0.35	-0.12	0.15	0.44
	1.05	PLAND	0.06	0.10	-0.35	0.10	0.05	-0.02	-0.05
	3.47	NP	0.09	-0.21	0.14	0.28	-0.30	0.04	0.62*
	4.50	CLUMPLY	-0.44	0.59	0.59	-0.10	-0.39	-0.90*	-0.47
	24.1	PLADJ	0.13	-0.13	-0.46	0.39	-0.01	0.20	0.41
	3.78	IJI	-0.40	0.63	0.31	-0.16	-0.46	-0.65	-0.52
	3.38	DIV	-0.12	-0.30	0.08	0.28	-0.25	0.32	0.51
	2.38	AI	0.23	-0.12	-0.55*	0.39	0.04	0.20	0.20

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{0.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
Clase$_{1\ km}$	2.16	CA	-0.18	-0.59*	0.05	-0.57	0.14	-0.16	-0.07
	1.41	PLAND	-0.55*	-0.85**	0.39	-0.59	0.47	-0.60*	-0.41
	1.33	NP	0.68*	0.07	-0.61*	0.69	0.61*	0.37	0.38
	1.27	CLUMPLY	-0.27	0.21	0.36	-0.25	0.33	-0.09	-0.31
	13.5	PLADJ	-0.32	-0.56*	0.27	-0.60	0.39	-0.22	-0.09
	1.04	IJI	-0.66*	-0.01	0.19	-0.62	0.36	-0.30	0.49
	3.40	DIV	0.66*	0.88**	-0.56*	0.65	0.59*	0.78**	0.65*
	1.11	AI	-0.36	-0.51	0.37	-0.36	0.47	-0.25	-0.14

$Nivel_{Escala}$	Paisase$_{1\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
Clase$_{1\ km}$	2.16	CA	-0.09	-0.04	0.30	-0.06	0.03	-0.22	-0.18
	1.41	PLAND	-0.47	0.41	0.39	0.39	0.49	-0.61*	-0.40
	1.33	NP	0.63*	-0.52	-0.15	-0.33	0.56*	0.24	0.15
	1.27	CLUMPLY	-0.22	0.79**	-0.25	0.45	0.72*	-0.09	-0.28
	13.5	PLADJ	-0.10	0.23	0.16	-0.03	0.32	-0.16	-0.06

$Nivel_{Escala}$	Paisase$_{1\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
$Clase_{1\ km}$	1.04	IJI	-0.17	0.17	0.82**	-0.01	0.29	-0.55	0.44
	3.40	DIV	0.67*	-0.64*	-0.36	-0.60*	0.69*	0.76**	0.56*
	1.11	AI	-0.13	0.38	-0.01	0.03	0.45	-0.16	-0.06
$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{2.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
$Clase_{1\ km}$	2.16	CA	0.10	-0.11	-0.35	0.20	-0.23	0.17	0.00
	1.41	PLAND	0.31	-0.02	-0.21	-0.20	0.29	-0.10	-0.36
	1.33	NP	0.00	-0.29	-0.03	0.45	-0.37	0.09	0.64*
	1.27	CLUMPLY	-0.18	0.29	0.16	0.21	-0.38	-0.37	-0.21
	13.5	PLADJ	0.24	-0.10	-0.45	0.24	-0.13	0.13	-0.16
	1.04	IJI	-0.31	0.01	-0.25	0.07	0.20	-0.08	-0.17
	3.40	DIV	-0.32	-0.16	-0.03	0.48	-0.48	0.35	0.58*
	1.11	AI	0.28	-0.03	-0.40	0.19	-0.04	0.03	-0.24
$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{0.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
$Clase_{2.5\ km}$	2.66	CA	-0.25	-0.39	0.12	-0.61	0.18	-0.17	-0.10
	5.95	PLAND	-0.55*	-0.69**	0.39	-0.61	0.44	-0.52*	-0.41
	3-10	NP	0.52*	0.05	-0.37	0.20	-0.43	0.37	0.09
	1.64	CLUMPLY	0.26	0.06	0.05	0.32	0.10	0.16	0.16
	2.01	PLADJ	-0.31	-0.56*	0.33	-0.48	0.40	-0.33	-0.25
	1.01	IJI	-0.05	-0.37	0.00	-0.84*	0.12	0.19	0.21
	30.5	DIV	0.65*	0.88**	-0.56*	0.69	-0.57*	0.78**	0.71**
	1.24	AI	-0.25	-0.56*	0.36	-0.02	0.41	-0.36	-0.31
$Nivel_{Escala}$	Paisase$_{1\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
$Clase_{2.5\ K\ m}$	2.66	CA	-0.04	0.05	0.31	0.01	0.09	-0.21	-0.22
	5.95	PLAND	-0.42	0.46	0.24	0.40	0.51	-0.58*	-0.47
	3.10	NP	0.40	-0.33	-0.59	-0.28	-0.39	0.26	-0.11
	1.64	CLUMPLY	0.44	-0.10	-0.15	-0.40	-0.08	0.34	0.26
	2.01	PLADJ	-0.10	0.26	0.21	0.07	0.31	-0.28	-0.25
	1.01	IJI	0.01	-0.07	0.20	-0.39	0.03	0.18	0.19
	30.5	DIV	0.71**	-0.68**	-0.14	-.643*	-0.72**	0.78**	0.63*
	1.24	AI	-0.12	0.39	-0.16	0.15	0.43	-0.28	-0.25
$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{2.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
$Clase_{2.5\ km}$	2.66	CA	-0.03	-0.07	-0.17	0.17	-0.39	0.06	-0.03
	5.95	PLAND	0.11	0.07	-0.09	-0.12	0.01	-0.17	-0.31
	3.10	NP	0.03	-0.12	0.09	0.33	-0.70**	0.10	0.41
	1.64	CLUMPLY	0.16	-0.12	-0.34	0.48	-0.34	0.14	0.08
	2.01	PLADJ	0.14	-0.01	-0.26	0.16	-0.25	-0.04	-0.21
	1.01	IJI	0.11	-0.01	-0.50	0.33	-0.22	0.23	0.03
	30.5	DIV	-0.27	-0.23	-0.11	0.52	-0.44	0.42	0.60*
	1.24	AI	0.26	0.02	-0.22	0.11	-0.08	-0.13	-0.24
$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{1\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
$Paisaje_{0.5\ km}$	1.33	NP	0.71**	-.835**	-0.57	-0.67*	-0.87**	0.65*	0.39
	9.59	CONTAG	0.52*	-0.40	0.32	-0.52*	-0.43	0.69**	0.57*
	1.36	PLADJ	-0.58*	.747**	0.41	0.50	0.75**	-0.52*	-0.41
	1.22	IJI	0.99**	-0.52	-0.15	-0.19	-0.59	-0.08	-0.08
	46.2	DIV	-0.51	0.70**	0.50	0.43	0.74**	-0.46	-0.27
	1.39	AI	0.66*	-0.76**	-0.35	-0.83**	-0.77**	0.84**	0.63*
	1.33	PR	0.76**	-0.76**	0.15	-0.80**	-0.70**	0.81**	0.85**

$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{2.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
	1.33	NP	-0.04	-0.30	-0.21	0.63*	-0.53*	0.45	0.83**
	9.59	CONTAG	-0.31	-0.04	0.00	0.29	-0.35	0.24	0.18
	1.36	PLADJ	0.13	0.36	0.21	-0.60*	0.39	-0.44	-0.96**
Paisaje$_{1\ km}$	1.22	IJI	0.75*	-0.56	0.06	-0.36	0.66	0.10	0.15
	46.2	DIV	0.18	0.25	0.06	-0.50	0.41	-0.32	-0.91**
	1.39	AI	-0.31	-0.16	-0.34	0.75**	-0.62*	0.50	0.79**
	1.33	PR	-0.09	-0.48	-0.61*	0.84**	-0.36	0.70**	0.80**
$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{0.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
	1.08	NP	0.20	-0.66*	-0.49	0.78**	-0.46	0.67*	0.69**
	1.59	CONTAG	-0.01	0.46	0.43	-0.68*	0.47	-0.63*	-0.76**
	2.66	PLADJ	-0.29	0.18	-0.02	-0.24	0.03	-0.25	-0.44
Paisaje$_{2.5\ km}$	1.64	IJI	0.11	0.27	0.52*	-0.77**	0.61*	-0.58*	-0.56*
	1	DIV	0.05	0.39	0.30	-.627*	0.51	-0.54*	-0.76**
	1.22	AI	-0.05	-0.39	-0.50	0.76**	-0.49	0.68**	0.59*
	3.97	PR	0.16	-0.61*	-0.70**	0.73*	-0.12	0.80**	0.51
$Nivel_{Escala}$	Paisaje$_{2.5\ km}$								
	FIV	Variable	NP	CONTAG	PLADJ	IJI	DIV	AI	PR
	1.33	NP	1.00	-0.71**	-0.43	0.01	0.53*	0.43	-0.04
	1.24	CONTAG		1.00	0.65*	-0.52	-0.19	-0.80**	-0.49
	1.35	PLADJ			1.00	-0.76**	-0.03	-0.87**	-0.39
Paisaje$_{2.5km}$	1.04	IJI				1.00	-0.52*	0.77**	0.76**
	7.28	DIV					1.00	-0.05	-0.42
	1.35	AI						1.00	0.57*
	1.00	PR							1.00