



El Colegio de la Frontera Sur

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA RIQUEZA Y
ABUNDANCIA DE MAMÍFEROS MEDIANOS Y
GRANDES EN EL SUR DE MÉXICO

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctorado en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable
por

Laura Patricia Porras Murillo

2011



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas, 12 de agosto de 2011.

Los abajo firmantes, miembros del jurado examinador del alumno

Laura Patricia Porras Murillo

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada **FACTORES QUE INFLUYEN EN LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE MAMÍFEROS MEDIANOS Y GRANDES EN EL SUR DE MÉXICO**

para obtener el grado de Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable.

	Nombre	Firma
Tutor	Dr. Luis Bernardo Vázquez Hernández	_____
Asesor	Dr. Alfredo Cuarón Orozco	_____
Asesor	Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera	_____
Asesor	Dr. David Valenzuela Galván	_____
Sinodal adicional	Dra. Tamara Mila Rioja Paradela	_____
Sinodal adicional	Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez	_____
Sinodal suplente	Dr. Eduardo Carrillo Jiménez	_____

A la vida...¡Pura Vida!

A mis padres.

AGRADECIMIENTOS

Mis estudios doctorales fueron posible gracias a una beca del Gobierno de México a través de la Secretaría de Relaciones Exteriores. Agradezco la colaboración y el apoyo brindado por el personal de la Embajada de México en Costa Rica, la Secretaría de Relaciones Exteriores de México, tanto la sede central como la regional en Chiapas.

El trabajo de tesis fue posible gracias al financiamiento otorgado por Conservation, Food, and Health Foundation al proyecto: “Evaluation of Critical Mammals in Montes Azules Biosphere Reserve, Mexico” y por Wildlife Conservation Society al proyecto: “Evaluation of Wild Cat Population in Montes Azules Biosphere Reserve: Mexico: Variables that influence their abundance”.

El Colegio de la Frontera Sur brindó apoyo logístico y económico para la realización de esta tesis, principalmente a través del Dr. Eduardo Naranjo Piñera y el Dr. Luis-Bernardo Vázquez.

Agradezco a quienes intervinieron como parte de mi comité de tesis durante este proceso. Al Dr. Eduardo Naranjo Piñera por todo el apoyo, al Dr. Manuel Weber, Dr. Joaquín Bello q.e.p.d., Dr. Alfredo Cuarón, Dr. David Valenzuela. Al Dr. Luis-Bernardo Vázquez por el apoyo, por creer y confiar, pero sobre todo por la paciencia.

Al personal de El Colegio de la Frontera Sur que de una u otra forma colaboraron conmigo durante estos años. No los menciono porque seguramente omitiré involuntariamente algún nombre.

A los pobladores de los ejidos Playón de la Gloria, Flor de Marqués y Reforma Agraria, por permitirme entrar en sus comunidades y en sus tierras para realizar el trabajo de campo. En especial, en Playón de la Gloria a Rubén y Ana, y en Reforma Agraria a Guido y su familia y a Zeledonio, por abrirme las puertas de su hogar y brindarme además de la colaboración en el trabajo de campo, amistad, casa y comida.

A las personas que colaboraron en algún momento en el trabajo de campo: Memo, Santiago, Sophie, Marina.

A Adrian Sarabia por el apoyo en la consecución de insumos para la elaboración de los mapas y sobre todo por las clases virtuales de SIG.

A la gente de San Cristóbal de las Casas, quienes me hicieron sentir en casa y me brindaron amistad, fuerza, consejos, regaños, buenos y malos ratos. Las Familias Uribe-Gasca y Gasca-Gómez. Cailita, Lucy y su familia, “U”, Ali, “El Pollo”, Luis, Valeria, Irmitta, Yeri y compañía, Charly, el Muencho, Anita Jalisca, Silvia Holz, la Dragona, Arturo, Tamara, Adriancito, Josesote, Clau, Irish, Yatz... Se que faltan nombres pero no falta el agradecimiento para quienes compartieron de una u otra manera este proceso conmigo.

A Cora y Juan por la amistad, el cariño, las enseñanzas, los consejos, las oportunidades... en fin por seguir ahí como siempre, desde que la vida nos hizo coincidir.

A quienes a la distancia estuvieron conmigo en este proceso y me apoyaron: sobre todo a mis padres por confiar y nunca dejar de creer en mi, mis hermanos Christian y Erick que siempre están; Sandra, Alberto que sólo con una sonrisa logra levantarme el ánimo, mi abuela Elsa por creer en mi y quererme con todas mis loqueras incluídas. A quienes siempre han estado incondicionalmente, y a la familia que ha estado conmigo. A los amigos que han estado y siguen estando, en especial a Sil y Clau.

A Ele-Bé, gracias por todo.

A Raus (NM) por haberme impulsado y acompañado en esta aventura. Gracias por el amor, el tiempo, el apoyo, la paciencia, las risas, los enojos, las comidas. Gracias por el apoyo en el trabajo de campo. Sabés que sin vos esto no hubiera sido!

A la estrella fugaz que pasó por mi vida durante este proceso, por el aprendizaje.

En fin, a la gente pura vida que me enseñó lo tuanis... y lo no tan tuanis de estudiar un doctorado, de ser “la tica”, de vivir en México y especialmente en San Cristóbal... sin duda una parte de mi se queda en San Cris y me llevo todo lo vivido.

Creo que termino este proceso siendo mejor ser humano y mejor profesional, de eso se trata.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	3
Factores determinantes de la riqueza y abundancia de especies.....	3
Disturbio	5
Efecto del disturbio sobre los mamíferos.....	6
Disturbio intermedio.....	8
Heterogeneidad de habitat (o heterogeneidad espacial)	9
Áreas protegidas: contribución a la conservación de los mamíferos medianos y grandes.....	10
Escalas en ecología y conservación.....	13
Riqueza y abundancia de mamíferos en la Selva Lacandona.....	14
Preguntas.....	15
Hipótesis.....	15
Objetivos.....	16
Área de estudio.....	16
CAPÍTULO 2. INFLUENCE OF HUMAN DISTURBANCE ON MAMMAL RICHNESS AND ABUNDANCE IN THE MEXICAN LACANDON RAINFOREST	20
Abstract.....	21
Introduction.....	22
Methods.....	25
Study area.....	25

Data.....	26
Analyses.....	29
Results.....	30
Discussion.....	31
References.....	35
CAPÍTULO 3. CONSERVATION EFFECTIVENESS OF PROTECTED AREAS IN MEXICO: EFFECTS ON MEDIUM AND LARGE MAMMALS AT LOCAL AND REGIONAL SCALES.....	48
Abstract.....	50
Introduction.....	50
Materials and Methods.....	51
Data.....	51
Analyses.....	54
Results.....	54
Discussion.....	56
References.....	58
CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....	60
REFERENCIAS.....	65

RESUMEN

Diferentes procesos y patrones han sido presentados como posibles explicaciones de la variación en la riqueza y abundancia de las especies en diferentes escalas espacio-temporales. En este trabajo se abordan dos factores que pueden estar influyendo en esos dos parámetros mencionados. Por un lado el disturbio humano, cuyo impacto sobre las comunidades naturales, positivo o negativo, es innegable, y que en los últimos años ha aumentado y se ha diversificado. Por otro lado, las áreas protegidas, consideradas durante décadas la mejor herramienta para la conservación. Se presenta un análisis de algunos factores que influyen sobre la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes. Utilizando las áreas protegidas como referencia de hábitats sin disturbio se evaluó la efectividad de éstas para representar especies de mamíferos medianos y grandes en relación con las áreas aledañas, a escalas tanto local como regional. Además se evaluó la influencia de algunas variables de disturbio sobre las mismas especies en este caso sólo a escala local. Los resultados sugieren que la presión humana en diferentes expresiones tienen efectos diferenciados sobre las poblaciones de mamíferos, por lo que no todas las presiones ni todas las respuestas deben generalizarse, la hipótesis del disturbio intermedio no se cumplió para la mayoría de las variables medidas. Además muestran que las áreas protegidas, si bien son efectivas para representar especies, están casi al mismo nivel de representación en cuanto a las áreas aledañas. Esto significa una oportunidad en términos de conservación en la actualidad; se pueden dirigir los esfuerzos de conservación e involucrando a la población humana, hacia los agropaisajes que generalmente rodean a las áreas protegidas y donde dicha población hace uso los recursos que se quieren proteger y los afectan.

ABSTRACT

Different processes and patterns have been presented as possible explanations for the variation in richness and abundance of species at different spatial and temporal scales. This work presents an analysis of some factors that influence the richness and abundance of medium and large mammals. The human disturbance impact, positive or negative on natural communities is undeniable, and is growing and diversified in recent years and protected areas, for decades considered the best tool for conservation. Using protected areas as undisturbed habitat reference we assessed the effectiveness of those areas to represent medium and large mammals species in relation to surrounding areas, both locally and regionally. We also evaluated the influence of some variables of human disturbance on the same species in this case only locally. The results suggest that human pressure on different terms have different effects on mammal populations, so we can not put together all pressures and all responses and generalized, the intermediate disturbance hypothesis was not fulfilled for most measured variables. Our data also show that the protected areas, although they are effective in representing species, are almost the same level of representation as the surrounding area. This is an opportunity in terms of conservation today, conservation efforts can be directed to the landscape surrounding protected areas involving human population who uses resources to be protected and affect them.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Factores determinantes de la riqueza y abundancia de especies

La riqueza y abundancia de las especies son parámetros que indican qué hay y cuánto, y es afectada positiva o negativamente por múltiples factores que actúan a diferentes escalas espaciales y temporales, como las limitaciones propias de la dispersión, condiciones ambientales, dinámica intra e interpoblacional, entre otras (Belyea y Lancaster, 1999). A continuación, se describen algunos de los factores que influyen sobre ambos parámetros de las comunidades naturales y algunas de las hipótesis presentadas para explicar las variaciones en dichos parámetros.

Durante años se han desarrollado y presentado varias hipótesis para explicar la variación en la riqueza de especies no sólo a nivel global sino también local. Currie (1991) presentó una revisión de ocho de éstas hipótesis y en su trabajo expone algunos de los factores que pueden estar determinando la riqueza de especies en el espacio y en el tiempo. A manera de resumen estos factores son: (i) clima: las condiciones climáticas estables y no extremas permiten la existencia de más especies; (ii) variabilidad climática: relacionado con el punto anterior, la estabilidad en las condiciones climáticas permite la especiación; (iii) heterogeneidad de hábitat: la complejidad física y biológica de los hábitats proporciona más nichos y por lo tanto mayor oportunidad para el establecimiento de más especies; (iv) historia: el paso del tiempo permite una colonización más completa y la evolución de nuevas especies; (v) energía: la riqueza está limitada por la distribución de la energía entre las especies; (vi) competencia: la reducción de la competencia favorece la amplitud de nicho mientras que la exclusión competitiva elimina especies; (vii) depredación: esta retarda la exclusión competitiva; y (viii) disturbio: el disturbio moderado retrasa la exclusión competitiva. Lo descrito por este autor no son las únicas explicaciones planteadas para explicar la riqueza de especies a escala local, regional y global, existen otras hipótesis que incluyen aspectos relacionados con, por ejemplo, la altitud y la latitud (Begon et al. 2006).

Al igual que la riqueza, la abundancia de mamíferos está relacionada con varios factores tanto bióticos como abióticos y su variación también depende de las escalas espaciales y temporales (Piñol y Martínez-Vilalta 2006). Algunos autores apuntan a que la abundancia de las especies se mantiene sin fluctuaciones drásticas debido a fuerzas estabilizadoras que actúan dentro de la población, mientras que otros autores afirman que las fluctuaciones en la abundancia son una constante y son causadas por factores externos (Begon et al. 2006). Por ejemplo, las condiciones físicas pueden hacer la diferencia en la abundancia de mamíferos entre sitios, mientras que las diferencias propias de la variación estacional, influyen en la abundancia dentro de un mismo sitio (Naranjo 2002). Factores como la pérdida de hábitat y la cacería, repercuten sobre la abundancia de las poblaciones de mamíferos medianos y grandes, afectando directamente a una especie y también a aquellas especies ubicadas arriba o abajo en la cadena trófica (Redford 1992, Ernest y Brown 2001, Peres 2001, Naranjo y Bodmer 2007, Rithche y Jonhson 2009, Roemer et al. 2009).

Algunas teorías ecológicas plantean que las comunidades naturales se caracterizan por mantenerse bajo un equilibrio estable en el cual la riqueza y la abundancia de las especies permanece constante a través del tiempo debido principalmente a las interacciones bióticas entre los miembros de la comunidad (Chesson y Case 1986, Reice 1994), y estas mismas interacciones permiten que la comunidad regrese al estado de equilibrio luego de un disturbio. Sin embargo, estas teorías han sido cuestionadas considerablemente debido a que, entre otras razones, se afirma que en los sistemas naturales el ambiente en constante cambio causa fluctuaciones en las poblaciones (Chesson y Case 1986). En su lugar han tomado auge las teorías del desequilibrio de las comunidades, para explicar la riqueza y abundancia (Reice 1994), siendo el desequilibrio cualquier situación que provoque que la riqueza y la densidad de las especies no permanezca constante en el tiempo en un sitio determinado, dado generalmente por un disturbio (Chesson y Case 1986, Reice 1994). Según Reice (1994) la estructura de las comunidades está determinada por el desequilibrio ocasionado principalmente por la heterogeneidad ambiental, el disturbio y la recolonización, mientras que los cambios en el tamaño poblacional en diferentes hábitats están relacionados con las diferencias en el ambiente propio de cada hábitat (Pimm 1991).

Como se mencionó, la variación en la riqueza y abundancia de especies puede ser el reflejo de la acción de varios factores. En este trabajo se analiza la influencia del disturbio humano y la heterogeneidad que este provoca, y de las áreas protegidas sobre la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes. Para esto se toman en cuenta algunas variables bióticas y otras relacionadas con la presencia humana. Se analizan estos dos factores debido al creciente interés en la relación humanos-biodiversidad a través de los cambios provocados por la presencia humana y siendo que las áreas protegidas tienen como parte de sus objetivos frenar estos cambios.

Disturbio

El disturbio es cualquier evento relativamente pausado en tiempo y espacio que altera o interrumpe algún atributo (por ejemplo: densidad, biomasa, distribución espacial y disponibilidad de recursos) de un ecosistema, comunidad o población, y provoca cambios en el ambiente físico y natural (Pickett y White 1985). Los atributos modificados pueden ser recuperados por el sistema, y esta recuperación depende de la magnitud, intensidad y frecuencia del disturbio, así como de la resiliencia, persistencia y resistencia del sistema (Pickett y White 1985). Los disturbios afectan la heterogeneidad espacial y temporal de los ecosistemas y la abundancia relativa de las especies (Sloan 1985).

Los cambios provocados por los disturbios pueden considerarse parte fundamental de los ecosistemas, ya que contribuyen a mantener su heterogeneidad y diversificar los recursos que éstos pueden ofrecer a la flora y la fauna (Pickett y White 1985, Sousa 1984). A nivel poblacional el disturbio es importante porque funge como fuente de heterogeneidad espacio-temporal de la disponibilidad de recursos y como agente de selección natural (Sousa 1984). A nivel de paisaje los disturbios de intensidad media aumentan la diversidad alfa y también la diversidad beta, debido a la creación de parches con características diferentes en un paisaje (Hobbs y Huenneke 1992).

El disturbio se puede dar por causas tanto naturales como antropogénicas (Gustafson y Diaz 2002). En el caso del disturbio natural, este es provocado por inundaciones, incendios naturales y huracanes, entre otros eventos (Turner et al.1997). En

las últimas décadas se ha llegado al consenso de que las actividades humanas son la mayor amenaza para la diversidad, constituyendo éstas el principal agente de disturbio en las comunidades naturales (Terborgh 1992, Forman 1995, Meffe y Carroll 1997, Ochoa-Gaona 2000, Reyers 2004). El disturbio antropogénico es el resultado de la extracción de recursos naturales, conversión de la tierra en plantaciones agrícolas y expansión ganadera, la construcción de viviendas y comercio, o la combinación de estos (Laidlaw 2000, August 1983).

En algunos casos el disturbio natural permite la renovación del sistema (Pickett y White 1985, Vega y Peters 2003). El disturbio antropogénico por otro lado, normalmente no libera recursos al sistema sino que puede modificar algunas propiedades de éste y se pierde la capacidad de regeneración, lo que resulta en la degradación del sistema (Vega y Peters 2003). El disturbio crónico es un tipo de perturbación cotidiana generalmente de origen humano y consiste en remover sistemáticamente pequeñas fracciones de biomasa tales como leña, forraje, materiales para la construcción de origen orgánico, y otros productos no maderables (Singh 1998, Vega y Peters 2003). La degradación causada por el disturbio crónico humano es discontinua y no lineal (Singh 1998). Este tipo de disturbio no permite que la vegetación recupere su estado original o algún estado sucesional dando como resultado un colapso productivo del sistema (Singh 1998, Vega y Peters 2003).

En México, las principales causas de disturbio crónico son la extracción de leña usada como fuente de energía y material de construcción en comunidades rurales, la extracción de productos no maderables como plantas ornamentales y medicinales, y la ganadería bovina extensiva. Estas actividades están relacionadas con comunidades rurales, y los usos y costumbres de acceso a los recursos naturales permiten cambios en el uso del suelo incluso dentro de áreas naturales protegidas (Vega y Peters 2003).

Efecto del disturbio sobre los mamíferos

Las especies son afectadas por los disturbios de forma diferencial; algunas requieren de hábitats en avanzado estado sucesional mientras que otras dependen de hábitat con disturbio reciente (Gustafson y Diaz 2002). Los efectos del disturbio y su evaluación

dependen entre otros, del tipo e intensidad del disturbio, la escala temporal y espacial a la cuál ocurre y de las características de la historia de vida de las especies evaluadas (Pickett y White 1985), siendo su consecuencia demográfica más grave la extinción de una población o en caso extremo de una especie (Vega y Peters 2003).

El efecto del disturbio del hábitat sobre poblaciones de mamíferos ha sido estudiado desde hace varias décadas, enfocándose en las especies pequeñas. Por ejemplo, Wijesinghe y Brooke (2005) reportaron que la deforestación y la extracción de madera desmedida en bosques tropicales pueden llevar a la disminución de la diversidad de mamíferos y a la extinción local de especies, con un riesgo mayor para aquellas especies endémicas. LoBue y Darnell (1959) evaluaron de forma experimental el efecto de la destrucción de la cobertura vegetal sobre pequeños mamíferos encontrando reacciones diferentes en las especies evaluadas: la abundancia de las poblaciones disminuyó, se mantuvo o aumentó. Gentile y Fiszon (2005) realizaron un estudio en Brasil en el que asociaron la composición de especies de pequeños mamíferos con diferentes tipos de actividades humanas e identificaron las variables de origen antropogénico que influyen en la comunidad animal estudiada a escala local. Estos autores encontraron que los tipos de uso de la tierra y las actividades humanas en hábitats naturales o en sus alrededores, son factores que determinan la presencia de pequeños mamíferos, ya que los cambios en las características del hábitat relacionados con prácticas agrícolas y ganaderas resultaron en una diferencia en la composición de especies entre los sitios muestreados y a su vez esos mismos cambios proporcionaron hábitats favorables para las especies generalistas.

Wijesinghe y Brooke (2005) investigaron el impacto del disturbio antropogénico sobre la distribución de especies de mamíferos endémicos en Sri Lanka y aunque los autores no dejan claro qué consideraron como especie endémica, sus resultados muestran que la riqueza de dichas especies fue más alta en el bosque con menos disturbio y que hubo una preferencia de las especies endémicas por ese hábitat, mientras que las especies no endémicas mostraron mayor habilidad para usar hábitats modificados por el hombre. Esto puede ser el reflejo de la sensibilidad de las especies endémicas, debido a su distribución restringida y preferencias de hábitat (Lewis et al. 1998, Wijesinghe y Brooke 2005), además de que se evidencia la influencia positiva para aquellas especies ya adaptadas a los hábitats creados por el ser humano.

Vera-y-Conde y Rocha (2006) estudiaron el efecto del disturbio del hábitat sobre mamíferos pequeños en Brasil encontrando los valores más altos de abundancia y riqueza en los sitios con niveles de disturbio intermedio, y una baja diversidad en sitios con bosque sin disturbio. Esto indica que la heterogeneidad ambiental generada por el disturbio favorece el establecimiento de más especies y más individuos en un sitio, aunque esto depende de las especies estudiadas ya que para aquellas especies con requerimientos de hábitat específicos el disturbio puede traducirse en extinción local. Kaminski et al. (2007) estudiaron el efecto del disturbio resultante de la extracción maderera sobre una comunidad de mamíferos pequeños en Virginia, E.U.A. y encontraron una relación significativa entre la abundancia relativa de las poblaciones de algunas especies y las variables de microhábitat asociadas con el disturbio, aún en especies normalmente asociadas a bosques maduros, pero otras de las especies registradas reaccionaron de manera diferente en sitios que catalogaron con y sin disturbio.

Otro efecto importante que puede causar el disturbio sobre las especies de mamíferos es la disminución o aumento en la abundancia de depredadores tope dependiendo de las condiciones originadas por el disturbio, causando con esto un desequilibrio al aumentar o disminuir la abundancia de mesodepredadores y esto a su vez resulta en un desequilibrio en las poblaciones de presas, ya sea aumento o disminución desproporcionado alterando con esto la estabilidad de los ecosistemas (Ernest y Brown 2001, Rithche y Jonhson 2009, Roemer et al. 2009).

Disturbio Intermedio

En 1978, Connell presentó una hipótesis para explicar la riqueza de especies en áreas geográficas pequeñas a nivel local o regional. Debido a que como lo plantea Connell (1978) “los organismos mueren o son alterados en todas las comunidades debido a los disturbios que suceden a varias escalas de frecuencia e intensidad”, la hipótesis del disturbio intermedio sugiere que el nivel más alto de riqueza de especies en una comunidad se mantiene con intensidades intermedias de disturbio.

Cuando los agentes causantes de mortalidad actúan con intensidades intermedias, evitan que las especies más competitivas excluyan a las demás, permitiéndoles permanecer

en la comunidad. Si la intensidad del disturbio es baja, las especies más competitivas no son inhibidas; si es alta ninguna de las especies podría compensar la gran mortalidad causada por el disturbio (Connell 1978, Lubchenco 1978). Por otro lado, los ambientes con disturbio presentan una heterogeneidad ambiental mayor y por lo tanto, ofrecen más microhábitats que pueden ser explotados por más especies (Pickett y White 1985, Sousa 1984).

Existen otras hipótesis que intentan explicar la riqueza de especies a nivel local. Sin embargo, para Connell (1978), las que están basadas en la idea de que la mayor riqueza de especies se alcanza al haber equilibrio en un sistema son cuestionables si se toma en cuenta que el ambiente está en constante cambio, por lo que las hipótesis basadas en el desequilibrio podrían explicar de mejor manera los patrones de riqueza, abundancia y distribución de las especies (Chesson y Case 1986). De hecho, tal y como lo señala Connell (1978), las hipótesis basadas en el desequilibrio de los sistemas no son mutuamente excluyentes.

Los resultados de diferentes investigaciones favorecen la controversia en cuanto a la validez de la hipótesis del disturbio intermedio debido a que confirman la hipótesis, mientras que otros difieren con ella. Por esta razón y por el creciente aumento en el disturbio humano sobre las áreas naturales, la hipótesis del disturbio intermedio continúa siendo puesta a prueba en diversas áreas de estudio (Johst y Hult 2005).

Heterogeneidad de hábitat (o heterogeneidad espacial)

Se sabe que los ambientes que son heterogéneos pueden contener más especies debido a que proveen una mayor variedad de microhábitats y microclimas, lo que subdivide los recursos y por ende, evita la exclusión competitiva y se diversifica la forma de aprovechamiento de los recursos (Reice 1994, Tews et al. 2004, Begon et al. 2006). Ese es el planteamiento de la hipótesis de la heterogeneidad de hábitat y se considera uno de los agentes, junto con la dinámica entre los factores bióticos, que mantienen una alta diversidad de especies en una comunidad biótica (Reice 1994).

Áreas protegidas: contribución a la conservación de los mamíferos medianos y grandes.

Las áreas protegidas (APs) cumplen un papel muy importante en la conservación y preservación de los recursos naturales debido a que frenan en cierto grado los disturbios ocasionados por las actividades humanas como deforestación, cambio de uso de suelo y cacería (MacKinnon et al. 1990). Estas han sido una herramienta considerada efectiva para evitar la pérdida de hábitat y fragmentación, aunque no ha sido tan efectiva reduciendo amenazas como la cacería y la extracción selectiva de madera (Bruner et al. 2001). Se sabe que aún y cuando un AP mantenga conservada la cobertura vegetal algunas especies pueden estar ausentes, sobre todo las que son sometidas a presión por cacería como los mamíferos medianos y grandes (Bodmer 1997, Peres 2001). Redford (1992) hace referencia a este fenómeno llamándolo “bosque vacío”, describiendo bosques cuya cobertura vegetal está poco o nada alterada, pero en los cuales ya no habita la fauna. Esta defaunación, según Redford (1992) es causada principalmente por la acción del ser humano, de manera directa a través de la cacería, e indirecta a través de la destrucción de hábitat principalmente.

En México, el 75% de las especies de mamíferos se encuentran representadas en 30 APs consideradas las más importantes por el tamaño, tipo de hábitat y especies que protegen (Ceballos et al. 2002). El hecho de que ese porcentaje de especies se encuentren en las APs podría tomarse como un indicador de la efectividad de las APs para la conservación de los mamíferos del país; sin embargo, según Ceballos et al. (2002) las especies más amenazadas como aquellas vulnerables, en peligro de extinción o algunas especies endémicas no están bien representadas en esas áreas por lo que podría asumirse que las APs no están cumpliendo adecuadamente con el papel protector de la diversidad biológica de México (Ceballos et al. 2002, Ceballos 2007, Vázquez y Valenzuela-Galván 2009).

Las APs en México tienen, entre otras, la finalidad de “...preservar las especies que están en peligro de extinción, las amenazadas, las endémicas, las raras y las que se encuentran sujetas a protección especial” según la Ley General del Equilibrio Ecológico y

la Protección al Ambiente (Diario Oficial de la Federación, 28 de enero de 1988). Específicamente las APs incluidas bajo el régimen de Reservas de la Biosfera son “áreas biogeográficas relevantes a nivel nacional... en las cuales habiten especies representativas de la biodiversidad nacional, incluyendo a las consideradas endémicas, amenazadas o en peligro de extinción” (Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, Diario Oficial de la Federación (DOF), 28 de enero de 1988). Partiendo de esa premisa, la efectividad de la RBMA puede ser medida utilizando como parámetro la presencia de las especies de mamíferos medianos y grandes ubicadas bajo las categorías citadas anteriormente. Estas especies, por sus características, necesitan de hábitat poco modificados ya que cuando los hábitat naturales son sometidos a disturbio, las especies vulnerables como las que tienen distribuciones restringidas, a menudo pierden la capacidad de adaptación y por ende, se vuelven menos hábiles para tolerar las condiciones de hábitat modificados en relación con las especies de amplia distribución (Goodyear 1992, Redford 1992).

Las áreas naturales aledañas a las APs son también de importancia para la protección de los recursos naturales al fungir como zonas de amortiguamiento y corredores biológicos, reduciendo el efecto de borde que ejercen los asentamientos humanos y áreas de actividad agrícola sobre las APs. Aun con el establecimiento de APs, si las áreas aledañas están degradadas se pone en peligro la conservación dentro de las APs, debido a la presión que ejercen las comunidades aledañas. En el caso de la Selva Lacandona el proceso de establecimiento de asentamientos humanos y el uso de los recursos basado en actividades agropecuarias, provoca una fuerte presión hacia la REBIMA (INE-SEMARNAP 2000), por lo que la protección fuera de éstas es crucial para la conservación (Primack 1993).

Las áreas sin protección son más propensas a la deforestación y cambio de uso del suelo, lo que provoca la destrucción, fragmentación y degradación del hábitat, siendo éstas las principales amenazas que enfrenta la diversidad biológica (Primack 1993). Esta pérdida de hábitat puede ocasionar la disminución del número de individuos en una población y en casos extremos la extinción local, además de generar cambios en el comportamiento de las especies al verse obligadas a adaptarse a los hábitat modificados (Stouffer et al. 2006, Wenguan et al. 2008).

Las áreas cubiertas por selva alta perennifolia, que es el tipo de vegetación predominante en la Selva Lacandona, están sujetas a cambios en el uso del suelo debido a que los pastizales inducidos se han expandido precisamente hacia este tipo de vegetación. Se sabe que para el año 2000 disminuyó la vegetación primaria en un 33%, y aumentaron las áreas de cultivo en 21% mientras que los pastizales en aumentaron en un 92% (Flores y Gerez 1994, De Jong et al. 2000).

En el caso de los ejidos (comunidades agrarias que recibieron y mantienen la tierra de acuerdo con la Ley Agraria en México; Brunt 1992), quienes viven en ellos pueden establecer áreas de protección dentro de su territorio y, aunque no son reconocidas a nivel estatal o federal, cuentan con reglamentación propia que establece las restricciones del uso de los recursos naturales; la forma en que se autorregulan las tierras ejidales determina el impacto sobre sus recursos (Braña y Martínez 2005).

Estas reservas ejidales contribuyen de forma importante a la conservación de los recursos naturales porque funcionan como zonas de amortiguamiento para las APs al ubicarse en o cerca de sus límites, y reducen la presión antropogénica. La relevancia de la regulación establecida en las tierras comunales de los ejidos queda de manifiesto al considerarse que aproximadamente 25% del total de la superficie mexicana está cubierta por bosques; de este porcentaje, el 80% se encuentra en manos de ejidos y comunidades (SEMARNAP 1996).

Los hábitats no protegidos oficialmente (por parte de gobiernos municipales, estatales o federales) son vitales para la conservación, porque suman un gran porcentaje del área total de un país (Primack 1993). Además, como lo señala Naranjo (2002), ninguna acción de manejo o preservación será suficiente para mejorar la situación de especies en peligro si los pobladores locales no están involucrados en los planes y programas de conservación. Dado esto los esfuerzos de conservación en dichas áreas son de suma relevancia. Las áreas de protección ejidales permiten, en cierto grado, que las comunidades se involucren en la conservación de los recursos naturales como es el caso de protección comunitaria gestada por el ejido de Reforma Agraria el sureste de la Selva Lacandona.

Escalas en ecología y conservación

En ecología así como en otras ciencias naturales y sociales es reconocida la dependencia que tienen los patrones y procesos a las diferencias en escala tanto espacial como temporal (Wu y Li, 2006). Por ejemplo, los resultados obtenidos de estudios llevados a cabo a escala regional pueden reflejar patrones que permiten entender fenómenos a escala local, mientras que los procesos locales pueden clarificar el entendimiento de patrones a escala regional (Storch y Gaston, 2004). La escala se define como “la dimensión espacial o temporal de un fenómeno” los efectos de esta deben ser entendidos como los cambios en los resultados de un estudio al cambiar la escala de análisis (Wu y Li, 2006).

Esta dependencia resulta en una influencia de la escala sobre parámetros de las comunidades naturales como la riqueza y abundancia de especies. Para el caso específico de la riqueza de especies, los factores que afectan este parámetro difieren según la escala a la cuál es evaluado y algunos de esos factores como es el caso de la presencia del ser humano y sus actividades se vuelven más relevantes a pequeña escala (Hunter y Hutchinson, 1994, Shurin y Allen, 2001).

Generalmente la escala a la cual se llevan a cabo los estudios ecológicos y la escala a la cual se aplican acciones de conservación específicas derivadas de dichos estudios, suelen carecer de congruencia. Generalmente los estudios son hechos a escalas mayores que aquellas a las que pueden ser implementadas las acciones (Erasmus et al. 1999; Vázquez et al. 2008; Kark et al. 2009). Haciendo referencia a la escala temporal, y aunque no sea un aspecto teórico sino puramente metodológico, el tiempo de muestreo también influye en la riqueza y abundancia de especies registrada en un sitio ya que según se ha comprobado, a mayor tiempo de muestreo, mayor será la riqueza y la abundancia registrada (Gaston y Blackburn 2000) y esto termina influyendo en los patrones observados y por ende en la interpretación de los resultados encontrados.

A pequeñas escalas espaciales, cuando los muestreos se llevan a cabo en áreas pequeñas, la estimación de la riqueza y abundancia se puede ver afectada por la probabilidad de encuentro de las especies, esto influye sobre todo en aquellas especies que tienen ámbitos hogareños amplios en relación el área muestreada y que además son de alta

movilidad y se mantienen en constante movimiento hacia dentro y fuera de dicha área (Gaston y Blackburn 2000). Al trabajar a escala local se debe considerar que el o las áreas muestreadas están indudablemente sumergidas en un contexto regional, por lo que generalmente, lo que se registra a escala local es una representación de lo que hay a escala regional (Gaston y Blackburn 2000). De hecho, al menos al hablar de riqueza de especies, la riqueza regional es uno de los determinantes de la riqueza a local (Gaston y Blackburn 2000).

Riqueza y abundancia de mamíferos en la Selva Lacandona

El bosque tropical es el ecosistema terrestre con mayor riqueza de especies (Gentry 1992, Cuarón 2000). Las características de este ecosistema lo hacen vital para el mantenimiento del planeta y permiten que albergue una alta diversidad y abundancia de especies silvestres (Laurance 1999). Específicamente, el neotrópico es una de las regiones biológicamente más diversas del planeta incluyendo 1,100 especies de mamíferos (Ceballos et al. 2002). Sin embargo, es tal vez el más amenazado, y la tasa a la cual está desapareciendo este ecosistema es alarmante (Gentry 1992, Wake y Vredenburg 2008).

En el caso de los mamíferos, las características físicas, geológicas, geográficas y bióticas de los bosques neotropicales hacen que este grupo sea altamente diverso (August 1983, Terborgh 1992). Los mamíferos juegan un papel importante en el bosque tropical lluvioso tanto en su mantenimiento como en su regeneración (Cuarón 2000). Proveen servicios ecológicos vitales y son clave en la estructuración de las comunidades biológicas a través de la depredación, dispersión de semillas, polinización y frugivoría (Terborgh 1992), además de que juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad arbórea (Asquith y Mejia-Chang 2005) y actúan como sensores del ritmo al cual está siendo afectado este ecosistema (Cuarón 2000).

La Selva Lacandona es el mayor remanente de bosque tropical perennifolio de México (Medellin 1994). A nivel nacional, es uno de los sitios con mayor riqueza de especies de mamíferos, ya que se han registrado 116 especies de las cuales 17 son endémicas de Mesoamérica (Medellin 1994, Medellin et al. 2000). Estudios llevados a cabo

en la Selva Lacandona muestran que en cuanto a la abundancia, las especies de mamíferos herbívoros son dominantes, y los primates y ungulados son los grupos taxonómicos con mayor biomasa (Naranjo 2002).

El conocimiento de la riqueza de especies y la abundancia de éstas de suma importancia para el manejo de vida silvestre, principalmente cuando se trata de estimaciones hechas en el mismo sitio en diferentes años, o en diferentes sitios o hábitats en el mismo año, esto permite hacer inferencias sobre el estado de las poblaciones (Lancia et al. 1996).

Preguntas

1. El disturbio humano, representado en este caso por seis variables, ¿tiene alguna influencia, negativa o positiva sobre la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes en la Selva Lacandona?
2. ¿Es diferente la riqueza de mamíferos medianos y grandes en áreas protegidas y en áreas sin protección en el sur de México a escalas regional y local?
3. Las áreas protegidas en el sureste de México, ¿Son efectivas para representar las especies de mamíferos grandes y medianos?

Hipótesis

1. El disturbio humano afecta la presencia y abundancia de las especies. Tomando en cuenta que los niveles medios de disturbio por lo general resultan en mayor riqueza y abundancia de especies, las especies de mamíferos medianos y grandes se benefician por la presencia de actividades humanas en el sitio en el que dichas actividades se presentan de manera moderada.
2. Las APs son herramientas utilizadas para la conservación de la biodiversidad que contribuyen a frenar en cierto grado las perturbaciones causadas por la

actividad humana y ofrecen condiciones para mantener a las especies que se encuentran dentro de sus límites. La riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes será mayor dentro de las áreas protegidas que fuera de ellas.

Objetivos

1. General:

Evaluar la influencia del disturbio humano y las áreas protegidas sobre la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes en el sureste de México.

2. Específicos

Evaluar y comparar la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferentes condiciones de disturbio humano.

Evaluar la efectividad de las áreas protegidas en el sureste de México a nivel regional y local (en la Reserva de la Biosfera Montes Azules) para representar, en términos de presencia o ausencia, las especies de mamíferos medianos y grandes.

Área de estudio

La Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA) fue creada en 1978 con la finalidad de proteger una de las áreas más extensas de bosque tropical húmedo en México y por consiguiente parte de la alta diversidad que alberga la Selva Lacandona (Decreto de Creación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, publicado en el DOF el 12 de enero de 1978; INE-SEMARNAP 2000). La REBIMA es considerada por el Gobierno Federal como una de las áreas naturales prioritarias para su conservación y manejo (SEMARNAP 1996, Ceballos et al. 2002). Tiene una extensión de 331,200 ha, abarcando así el 0.16% de la superficie de México (INE-SEMARNAP 2000). Está ubicada en la cuenca del río Lacantún y debido a su extensión y biodiversidad es una de las áreas protegidas más importantes de México, en la que se encuentran numerosas poblaciones de especies vegetales y animales raras, amenazadas o en peligro de extinción (Álvarez del Toro 1991).

En el Plan de Manejo de la REBIMA se destacan tres características geomorfológicas para la región de la Selva Lacandona: valles, planicies y lomeríos someros y relieve de origen aluvial en los márgenes de los ríos (INE-SEMARNAP 2000). Esta región se encuentra dentro de una red hidrológica muy extensa cuyo aporte principal proviene de la cuenca formada por el sistema de ríos Grijalva-Usumacinta, particularmente la REBIMA se encuentra dentro de la cuenca del río Lacantún, que junto con los ríos Jataté y Lacanjá forman los límites de la reserva y frenan el avance de los asentamientos humanos hacia la misma (INE-SEMARNAP 2000).

El clima de la región es en general cálido y húmedo con lluvias todo el año (USAID/MÉXICO 2002). Está influenciado por los vientos alisios y contralisios, los primeros se manifiestan de junio a noviembre y provocan el 80% de las precipitaciones del área, los segundos de diciembre a mayo, provocando efectos variados como calor seco o frío seco o húmedo y aportan el 10 o 15% de la lluvia (INE-SEMARNAP 2000). La temperatura media anual para dicha región varía entre 24 y 26°C, siendo las mínimas de 14 a 16°C y las máximas de 32 a 36°C, mientras que la precipitación varía entre los 1500 y los 3500 mm al año, y dentro de la REBIMA se ha registrado precipitación media anual entre los 2500 y los 3500 mm (INE-SEMARNAP 2000).

La vegetación de la Selva Lacandona es importante por su función de banco de germoplasma y, de acuerdo a García-Gil y Lugo (1992) debe ser conservado; los tipos de asociación vegetal presentes en la zona son: la selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia de canacoite, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, bosque ripario, jimales y sabanas (INE-SEMARNAP 2000). Según Martínez et al. (1994) en la Selva Lacandona hay 3,400 especies de plantas vasculares, muchas de ellas de importancia por su valor para aprovechamiento tanto maderable como no maderable (Vásquez-Sánchez et al. 1992).

En cuanto a la fauna, la riqueza de los invertebrados es casi desconocida, USAID/MÉXICO (2002) considera que está registrado sólo el 3% de la diversidad estimada para la región y los grupos más estudiados son los escarabajos y las mariposas, de éstas últimas Medellín (1994) menciona que hay 800 especies diurnas para la Selva Lacandona.

Dentro de los vertebrados, el grupo de los peces también es poco conocido, con sólo 67 especies (USAID/MÉXICO 2002). En el caso de la herpetofauna se han registrado 23 especies de anfibios y 54 de reptiles, aunque se espera, al igual que en los grupos mencionados anteriormente, que el número sea mayor (Lazcano-Barrero et al. 1992). La clase faunística más diversa en la Selva Lacandona son las aves, González-García (1992) reporta 314 especies, el 87.6% del esperado para la zona. En cuanto a los mamíferos, están reportados todos los órdenes de mamíferos terrestres y 27 de las 33 familias presentes en México en un total de 116 especies (casi 25% del total de especies del país para este grupo), 17 de las cuales son endémicas (Medellín et al. 2002). Un número importante de las especies de mamíferos grandes enfrenta problemas de conservación debido principalmente al impacto de las actividades humanas (INE-SEMARNAP 2000).

El presente trabajo se realizó específicamente en el sector sureste de la Selva Lacandona, dentro de la REBIMA (en la zona de uso restringido) y en dos áreas ejidales aledañas: Playón de la Gloria y Reforma Agraria (Figura 1). La mayor proporción de la población humana en la Selva Lacandona corresponde a habitantes provenientes de otras zonas del país, como indígenas provenientes de Oaxaca y pobladores mestizos (USAID/MÉXICO 2002) provenientes de Chiapas y Oaxaca (Naranjo et al. 2004). La tenencia de la tierra es comunal y ejidal, siendo las actividades económicas predominantes la agricultura de básicos como maíz, frijoles y chile, y la ganadería vacuna extensiva (Vásquez-Sánchez et al. 1992), tanto indígenas como mestizos complementan su alimentación con cacería de subsistencia y pesca (Naranjo 2002). En la Selva Lacandona, así como en otras áreas similares, se presentan problemas que amenazan la conservación del bosque como inmigración y colonización acelerada, obras de desarrollo sin planificación ambiental, agricultura migratoria, ganadería extensiva, extracción irracional de recursos, deforestación, cacería furtiva, y comercio ilegal de flora y fauna (Vásquez-Sánchez et al. 1992).

En los ejidos a estudiar se establecen, de acuerdo a los intereses de los pobladores, diferentes tipos de protección o restricciones de uso de los recursos naturales. En el caso del ejido Reforma Agraria, desde hace varios años se estableció una reserva ejidal como parte de un proyecto ecoturístico. En el caso de Playón de la Gloria, los terrenos con cobertura

boscosa fueron reserva ejidal hace algunos años, pero a partir de que se puso en práctica el Programa (PROCEDE) esas tierras fueron parceladas y actualmente una parte son utilizadas por los pobladores para agricultura y otra parte está siendo sometida a venta de servicios ambientales.

**CAPÍTULO 2. INFLUENCE OF HUMAN DISTURBANCE ON MAMMAL
RICHNESS AND ABUNDANCE IN THE MEXICAN LACANDON RAINFOREST.**

Se adjunta manuscrito enviado para publicación en la revista Oryx.

Title: Influence of Human Disturbance on Mammal Richness and Abundance in the Mexican Lacandon Forest

Laura Patricia Porras Murillo^{a1c1}, Luis-Bernardo Vázquez^{a1}, Rausel Sarmiento Aguilar^{a1}, David Douterlungne^{a1}, David Valenzuela-Galván^{a2}, Eduardo J. Naranjo^{a1},

Author affiliation:

^{a1} El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas 29290, México. Tel +52 (967) 6749000. e-mail: lauporras@gmail.com, l.b.vazquez@gmail.com, raussmex@gmail.com, ddouterl@ecosur.mx, enaranjo@ecosur.mx

^{a2} Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México, CP 622090

Tel + 52 (777) 3297019. e-mail: dvalen@uaem.mx

Correspondence:

^{c1} Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional. Apartado Postal 1350-3000, Heredia, Costa Rica. Tel +506 22773598. e-mail: lauporras@gmail.com

Abstract

Human disturbance is currently the most important factor driving biodiversity loss. It causes a loss of equilibrium in natural communities that can have both positive and

negative influence on biodiversity. The intermediate disturbance hypothesis points out that an intermediate level of disturbance facilitates the establishment of more species in a habitat due to the formation of new microhabitats. We evaluated the influence of six human disturbance related variables on richness and abundance of large and medium-sized mammals in the southeastern portion of the Lacandon Rainforest. Our results show that intensity of human disturbance was different in the four sites evaluated and was lower inside the PA. The disturbance variables measured had different influences on mammal richness and abundance. Data do not clearly show if human disturbance is affecting mammalian populations in a generally negative or positive way, given that some variables had positive influences even at higher intensities of disturbance: for example, at intermediate intensities of human density, hunting, protection, and anthropogenic land cover, richness and/or abundance was negatively influenced. Our results show that human activities affected large and medium mammal populations in different ways, and that these indicate both an opportunity for conservation that involves people and their activities, as well an opportunity to support biodiversity conservation in agricultural landscapes by integrating human activities with protected areas and conservation.

Keywords:

Abundance, human disturbance, mammals, Mexico, richness.

Introduction

Some ecological theories point out that natural communities exist in a “stable equilibrium” in which richness and abundance of species are invariable (e.g. the classical competition theory, the equilibrium predation theory, and the spatial variation equilibrium theory (Chesson & Case, 1986; Reice, 1994). Those theories have been broadly questioned, given that constant change in natural systems causes fluctuations in populations. In this context, non-equilibrium theories seem to better explain changes in natural communities.

Non-equilibrium relations refer to any situation causing species richness or abundance to be dynamic over time (Chesson & Case, 1986). Disturbance is “any relatively discrete event in time or space altering attributes of ecosystems, communities, or populations that is reflected in resource availability or physical environment” (Pickett & White, 1985). Disturbance can either change ecosystem environmental heterogeneity in space and time or the relative abundance of species. Those changes are considered fundamental for ecosystem functionality (Sousa, 1984; Pickett & White, 1985; Sloan, 1985).

Human disturbance is the result of resource extraction, change in land use, home and trade construction, or a combination of those and other activities related to human presence in ecosystems (August, 1983; Laidlaw, 2000) that causes environmental degradation (Pimm & Lawton, 1998; Zeng et al., 2005), and affects animals’ ability to use resources, restricts access to nesting sites, or alters habitat quality (Gill, 2007). In recent years, the conversion of natural habitats for agricultural, forestry, and grazing activities has been considered the major threat for biodiversity conservation and the principal disturbance agent for natural communities, and as such, an important cause of ecosystem and species extinction (Terborgh, 1992; Forman, 1995; Hannah et al., 1995; Meffe & Carroll, 1997; Ochoa-Gaona, 2000; Ceballos et al., 2005).

Impact from human disturbance may have both positive and negative influence on biodiversity (Harvey et al., 2008) depending on the type, intensity, and duration of disturbance as well as on species' life history (Pickett & White, 1985). In the specific case of agricultural activities, it is known that some practices can contribute to species conservation (Daily et al., 2003). On this basis, some authors (Harvey et al., 2008; Declerck et al., 2010) proposed a new approach for conservation in Mesoamerica that addresses conservation challenges in human dominated landscapes characterized by constant human disturbance through such means as the integration of sustainable agricultural systems with existing efforts in protected areas.

Protected areas (PAs) are created for habitat and species protection; to achieve that effect, human disturbance impact on wildlife is maintained at a minimum (Wright, 1996; Caro, 2002). Nonetheless, such protection does not guarantee that disturbance is zero (Dompka, 1996; McNeely et al., 1995; Zeng et al., 2005) and wildlife can still be affected even inside the Pas (Blom et al., 2004). Unprotected areas affected by human activities show differences in species abundance and composition compared to PAs where human pressure is lower (Caro, 2002). However, there are cases in which human disturbance may be favorable for some species because of the habitat heterogeneity it promotes (Caro, 2001).

Factors affecting biodiversity conservation in the Lacandon Rainforest in the southern part of Mexico include human immigration and colonization, economic development with no environmental impact planning, overexploitation of natural resources, deforestation, poaching, and wildlife smuggling (Vásquez-Sánchez et al., 1992). The objective of this study was to evaluate the impact of human disturbance on richness and

abundance of large and medium sized mammal species at local scale in the Lacandon Rainforest. We expected that large and medium-sized mammal species could benefit from a moderate level of human activities. We also aimed to provide information on how human activity affects richness and abundance of large and medium-sized mammal species at a local spatial scale, of which little is known (Urquiza-Hass et al., 2009).

Methods

Study area

The study was carried out in the southeastern part of the Lacandon Rainforest in Chiapas, Mexico, a tropical rainforest (Rzedowski, 1978) that also includes some areas of cloud forest, savannah, riparian forest, agricultural land, grassland, plantations, and secondary vegetation (March & Flamenco, 1996). Land tenure is community based (known in Mexico as *ejidos*), and the principal economic activities are agriculture and extensive livestock (Vásquez-Sánchez et al., 1992), although fishing and subsistence hunting or collecting are also practiced (Naranjo, 2002).

The Montes Azules Biosphere Reserve (MABR) is located in Chiapas's Lacandon Rainforest and protects one of the largest portions of remaining tropical rain forest in the country (INE-SEMARNAP 2000). It is located at 350 m above sea level, with annual precipitation from 2300 to 2500 mm and a mean annual temperature of 25°C (Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, publicada en el Diario Oficial de la Federación, 28 de enero de 1988). Soils are humic acrisols and local climax vegetation is tropical evergreen forest (Miranda, 1998).

Within the MABR we selected two sampling sites (MA1 and MA2), and outside the MABR, two more in two different *ejidos* (PG and RA; Figure 1). The four sites are located next to the Lacantun River and were selected because of their accessibility, topography, and the information available from previous research (Naranjo, 2002). According to the reserve's management program, sites MA1 and MA2 are located within the "restricted use zone" of the MABR, where human activity is little or nonexistent, resulting in a minimum disturbance level (INE-SEMARNAP, 2000). The two selected areas outside of the MABR present different types and intensities of human activities and land use. At Playon de la Gloria (PG) *ejido* there are multiple anthropogenic pressures, including: no existing restrictions on hunting and logging; changes in land use that affect the area designated for conservation; and finally, no existing land use plan. In contrast, Reforma Agraria *ejido* (RA) is characterized by both a plan for land management as well as established areas for housing, agricultural ranching, and conservation practices. Additionally, no extractive activity is allowed in the conservation area.

Data

Determining medium and large sized mammal richness and abundance

We used Wildiew Xtreme STC-TGL4M digital camera traps in order to estimate the richness and abundance of large and medium sized mammal species. To sample large sized mammals, we placed one camera every 1.5 km along three lineal transects of approximately 3.5 km in each of the four sample sites (Karanth & Nichols, 1998; Sarmiento, 2004; Kauffman et al., 2007). Distance of lineal transects was determined by the site's topography. Medium-sized mammals were sampled with a design modified from Chavez et

al. (2007). At each sample site we placed two grids of 3x3 camera traps, separated by 100-200 m (Figure 2). Camera placement was implemented following the procedure described by Karanth and Nichols (1998).

Data were collected from May-August 2008 and February-May 2009 in order to collect data from both the dry and wet seasons. We used a total of 94 camera traps per season (approximately 22 cameras per site simultaneously) but placed fewer cameras at PG and more at RA due to the accessibility and forest area of each site. Cameras were set to be active 24 hr, with a minimum time interval between photos of five minutes. Sampling period during each season was 30 days for medium mammals and 60 days for large mammals, but cameras were reviewed approximately every 15 days to download pictures and change batteries. Sample area was 23.16 km² in MA1, 18.87 km² in PG, 24.36 km² in MA2, and 40 km² in RA: this represents the area covered for camera traps. Species richness was reported as the total number of medium and large sized mammal species recorded at each sample site. Species abundance was expressed as capture frequency (number of pictures of species/100 camera trap days; Rowcliffe & Carbone, 2008; Tobler et al., 2008).

Human disturbance

To evaluate the impact of human activities on mammals, we considered the intensity of the following qualitative and quantitative variables: tourism, protection, hunting, agriculture/cattle ranching, anthropogenic land cover, and human population.

Due to lack of accurate data on the number of tourists visiting each site, tourism intensity was measured based on previous knowledge of tourism activities in the area gathered through conversations with community leaders. Tourism intensity was categorized as high, medium, or low. These categories were established based on site characteristics as follow: RA communities feature a tourism project with existing designs for infrastructure and tourist packages; sites located inside the MABR (MA1 and MA2) do not feature a tourism program but rather receive mainly scientific tourism; and finally, PG does not have a tourism project and receives few visitors.

Type of land protection was classified as federal, community-based, or unprotected. Hunting intensity was classified as high, medium, or low, based on extraction rate data from Moreno (2009), who reports rates of animal extraction of 2.3 ind/km²/year in PG and 0.7 ind/km²/year in RA for subsistence hunting. Based on MABR restrictions and data presented by Moreno (2009), we assume lower intensity of hunting due to lack of data on hunting inside the reserve.

The anthropogenic land cover was measured as a percentage of the total area of each site evaluated, which was obtained by reclassifying the Vegetation and Land Use map of Mexico (INEGI, 2004). Anthropogenic land cover includes: agricultural areas, grassland, human settlements, and areas without vegetation. Human population density (number of persons/km²) was taken from the Localities Map of Mexico (INEGI, 2000).

Additionally, for each sampling site we also determined the presence or absence of agriculture/livestock practices based on direct observation in the field during camera placement and review surveys.

Analyses

To obtain a total disturbance value (Table 1), the human disturbance variables per site were summed. Values of quantitative variables remained unchanged, while qualitative variables were categorized depending on the intensity of human disturbance as follows: 1) Tourism: low=1, medium=2, high=3; 2) Protection: unprotected=3, community=2, federal=1; 3) Hunting: low=1, medium=2, high=3; 4) Agriculture/Cattle ranching: absence=0, presence=1.

Values of total human disturbance were analyzed using a Kruskal-Wallis test (Sokal & Rohlf, 1981) to identify differences in the intensity of disturbance among sites.

Individual mammal-trap richness and diversity was modeled using generalized linear mixed models (GLMM) with a logarithmic link function and a Poisson variance. Model selection and simplification was based upon the AIC and BIC values which are a combined measure of the fit (log-likelihood) and complexity of the model (depending on the number of parameters and observed values; Sakamoto et al., 1986). When possible we double-crossed our decision with a log Likelihood ratio test or an Anova of the deviances using a Chi-square distribution. Models were determined with maximum likelihood estimation (ML), but final results are reported from restricted maximum likelihood estimated models as recommended by Zuur et al., (2009). Possible violation of variance homogeneity and independency were checked visually in: (i) scatterplots of residuals versus fitted values; (ii) QQ-plots of the residuals and (iii) boxplots of residuals versus each explanatory variable.

All the analyses were done with the open source software R (R development core team, 2010). All additional packages used are cited in the references.

Results

Total sampling effort was 2618 camera-days: 709 at MA1, 632 at MA2, 650 at PG, and 627 at RA. We registered a total of 18 species of medium and large sized mammals. Table 1 shows the list of species registered and species abundance (capture frequency) by sample site. The sites with higher species richness and abundance were MA1 (13 species) and PG (12 species), while 11 species were detected in MA2 and 8 in RA. The species with the highest values for capture frequency were *Cuniculus paca*, *Mazama americana*, *Tapirus bairdii*, and *Tayassu tajacu*.

Human disturbance intensity was different among the four sites sampled in this study (Kruskal-Wallis $\chi^2=68$, $df=3$, $p<0.001$). The two sites located inside the MABR (MA1 and MA2) have little disturbance. PG had the highest value for human disturbance intensity and RA had the intermediate value (Table 2).

The GLM analyses for disturbance variables show different responses of medium and large sized mammal richness and abundance to human disturbance variables (Table 3). Mammal species richness and abundance were influenced in different ways by human disturbance variables. Both richness and abundance of mammal species were significantly lower at intermediate human densities, contrary to expectations, while no differences were detected between high and low densities. High tourism intensity had a negative effect on species richness and abundance compared to intermediate or low tourism intensities.

Camera traps in areas with the highest or lowest hunting intensity recorded similar mammal

abundance and richness, which significantly decreased in areas with intermediate hunting intensities. The protection variable had a similar influence on richness and abundance. Both sites with and sites without protection had a positive influence on mammal richness. For mammal abundance, community-based protection had a negative influence. The presence of cattle ranching and agriculture had no significant influence on mammal richness; however, it did have a negative influence on mammal abundance. For anthropogenic land cover, the intermediate value had a negative influence on both mammal richness and abundance, while a low percentage of anthropogenic land cover had a positive influence in the sites.

Discussion

Human disturbance in the southeastern portion of the Lacandon Rainforest was related principally to small-scale subsistence activities: hunting, tourism, agriculture, and cattle ranching. As was expected, the two sample sites located inside the MABR had lower levels of human disturbance than sites outside the reserve. Porras et al. (2011) presented results about the MABR's effectiveness on the representation of large and medium sized mammal species, and the results of the present study show the MABR to be a useful protection tool for mammal conservation in the Lacandon Rainforest. The MABR also had a positive influence on mammal richness and abundance.

As previously mentioned, we expected that richness and abundance of mammal species should be positively influenced by human activities at intermediate levels in accordance with the "intermediate disturbance hypothesis", which points out that an intermediate level of disturbance facilitates the establishment of more species and

individuals in a habitat due to the role of disturbance in promoting the creation of new microhabitats (Wilson, 1994). However, in this study, results do not coincide with the intermediate disturbance theory, at least for five of the variables analyzed. This does not apply for the variable “agriculture & cattle ranching” because this variable was not measured at an intermediate level. Results indicate neither a positive influence on mammal richness and abundance at the lowest values of disturbance nor a negative influence at higher values. Instead, the two community parameters measured (richness and abundance of mammal species) had different responses to varying expressions and intensities of human disturbance.

For populations of medium-sized mammals, previous studies have shown either positive or negative effects of land use changes and human activities in semi-natural landscapes on species abundance, depending on the species’ habitat preferences (for example endemics and specialists VS generalists, Wijesnghe & Brooke, 2005). Results from other studies agree with our results because they do not reflect a clear influence of human disturbance on animals (Caro, 2002; Collins & Gleen, 2007). In fact, Caro (2001) points out that differences in mammal richness and abundance between PA and human-influenced sites do exist but does not identify causes; similarly, for Mexico, Urquiza-Hass et al. (2009) and Tejeda et al. (2009) found different responses of large vertebrates to varied expressions of human disturbance. Our results don’t show a clear trend in the influence of human disturbance variables on mammal richness and abundance.

In this world where human-dominated landscapes and habitats are constantly expanding, results like those reported here are very relevant and encouraging if we consider: 1)- that species seem to adapt to human presence, and 2)- the opportunity for

biodiversity conservation in agro-landscapes (Harvey & Saenz, 2008). Our data show that some of the large and medium size mammals in the southeastern Lacandon Rainforest may be becoming more tolerant to the presence of humans and their activities: for example, species such as *Cuniculus paca*, *Dasyprocta punctata*, and *Dasytus novemcinctus*. It should be noted that we did not analyze species behavior. This could be the result of a positive influence of hunting and non-protection on mammal populations. Previous studies conducted inside and outside the MABR show that this reserve may be playing a key role as a source of mammals for surrounding areas (Wilson, 1994).

Different results presented here suggest that the environmental heterogeneity caused by human disturbance provides habitats for small and medium sized mammals, at least for the species registered in this study. Environmental heterogeneity in PG and RA is related to community land management, given that each human community determines the proportion of their land dedicated to wildlife protection or to agriculture and cattle ranching activities (Wilson, 1994). Some human activities, such as agricultural practices and land cover changes (principally, natural habitats to grasslands) can result in habitats that are favorable for some generalist and opportunistic species (Olifiers et al., 2005), since those activities result in heterogeneous agrosystems (in space and time; Gentile et al., 2000).

Habitats with increased environmental heterogeneity are characterized by a variety of resources and niches and therefore maintain more diverse and abundant animal populations (Caro, 2002). Life history of species is a relevant factor when evaluating the influence of human disturbance (Pickett & White, 1985) because there is no single or particular response for the mammal community. Species like *Tayassu pecari* and *Odocoileus virginianus* are good examples. *T. pecari* was not registered in the sites located outside of

the MABR (PG and RA), perhaps due to the high sensibility of this species to human pressure, specifically to hunting and to habitat lost [54]. Moreover, *O. virginianus*, was not registered inside the MABR, probably because this species has preference for open habitats, which are more abundant in PG (Tejeda-Cruz et al., 2009; Naranjo & Bodmer, 2007; Weber, 2008).

Our results do not mean that the highest values for human disturbance variables will generate the highest values for richness or abundance of large and medium sized mammals. Human activities affected mammal populations in different ways and to varying degrees; therefore, they should not all be framed within one single category of disturbance. This means that a conservation opportunity involving human activities does exist. However, in Mesoamerica, linking conservation inside protected areas with the agricultural landscape around them (Harvey et al., 2008) is inevitable, and thus it should be considered that PAs with little or null human presence are not by themselves the best option for mammal conservation. Although PAs are an important conservation tool and an individual source for animal populations outside reserves (Naranjo & Bodmer, 2007), efforts can be added and directed towards human-dominated landscapes, which have conservation potential due to their roll as biodiversity reservoirs and the synergistic interactions that exist between biodiversity and human related activities (Daily et al., 2003; Harvey & Saenz, 2008; Harvey et al., 2008; Laurence & Cochrane; 2001).

As Zeng et al. (2005) points out, “*how to reduce human disturbances... is one of the major challenges humanity faces*”. Results from this study illustrate the importance of including local people and their activities in biodiversity conservation actions, using a conservation landscape approach. This could contribute to increased chances of species

conservation outside PAs if proper land management practices are used to protect or to sustainably manage the flow of species and individuals in large patches of natural habitats like PAs. According to Ceballos et al. (2005), in the last 10 years a considerable proportion of species have been shown to survive in human dominated environments: this creates an opportunity to maintain biodiversity in habituated areas provided that some kind of management is used.

Acknowledgements

L. Porras received support from an SRE doctoral fellowship and economic support from El Colegio de la Frontera Sur. L. Porras and R. Sarmiento had support from the Conservation Food and Health Foundation and the Wildlife Conservation Society. We want to thank all the people and institutions that provided data to develop the spatial databases of social initiatives for land conservation, and CONABIO for providing a database and workforce to assist us in obtaining field data.

References

- August, P.V. (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64, 1495- 1507.
- Blom, A., Van Zalinge, R., Mbea, E., Heitkönig, I.M.A. & Prins, H.H.T. (2004) Human impact on wildlife populations within a protected Central African forest. *African Journal of Ecology*, 42, 23-31.

Caro, T.M. (2001) Species richness and abundance of small mammals inside and outside an African national park. *Biological Conservation*, 98, 251-257.

Caro, T.M. (2002) Factors Affecting the Small Mammal Community Inside and Outside Katavi National Park, Tanzania. *Biotropica*, 34, 310-318.

Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J., Medellín, R.A. & Domínguez-Castellanos, Y. (2005) Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9, 21-71.

Chavez, C., Ceballos, G., Medellín, R. & Zarza, H. (2007) Primer censo nacional del jaguar. In *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List & H. Zarza), pp. 133-141. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986) Overview: nonequilibrium communities theories: chance, variability, history and coexistence. In *Community Ecology* (eds J. Diamond & T. Case), pp. 229-239. Harper and Row, Nueva York.

Collins, S.L. & Gleen, S.M. (2007) Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 103-110.

Daily, G.C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G. & Sánchez-Azofeifa, A. (2003) Countryside Biogeography of Neotropical Mammals: Conservation Opportunities in Agricultural Landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology*, 17, 1814-1826.

Declerck, F.A.J., Chazdon, R., Holl, K.D., Milder, J.C., Finegan, B., Martínez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L. & Ramos, Z. (2010) Biodiversity conservation in human-modified

landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation*, 143, 2301-2313.

Dompka, V. (1996) *Human Population, Biodiversity and Protected Areas: Science and Policy Issues*. American Association for the Advancement of Science Publication, Washington, DC.

Forman, R.T. (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10, 133-142.

Gentile, R., D'Andrea, P.S., Cerqueira, R. & Maroja, L.S. (2000) Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five year study. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 34, 1-9.

Gill, J.A. (2007) Approaches to measuring the effects of human disturbance on birds. *Ibis*, 149, 9-14.

Hannah, L., Carr, J.L. & Lankerani, A. (1995) Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4, 128-155.

Harvey, C. & Saenz, J. (eds.) (2008) *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamerica*. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica.

Harvey, C.A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B.G., Finegan, B., Griffith, D.M., Martínez-Ramos, M.A., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M. & Wishnie, M. (2008) Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerican Hotspot. *Conservation Biology*, 22, 8-15.

Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca-INE-SEMARNAP. (2000) *Programa de Manejo, Reserva de la Biósfera Montes Azules, México*. Dirección de Publicaciones INE. México, D.F.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía-INEGI. (2000) *Principales Resultados por Localidad. XII Censo de Población y Vivienda 2000* Escala 1:1000000.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía-INEGI. (2004) *Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Uso del Suelo y Vegetación* Escala 1:250 000 Serie III (Conjunto Nacional).

Karanth, K.U. & Nichols, J.D. (1998) Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79, 2852–2862.

Kauffman, M.J., Sanjayan, M., Lowenstein, J., Nelson, A., Jeo, R.M., Crooks, K.R. (2007) Remote camera-trap methods and analyses reveal impact of rangeland management on Namibian carnivore communities. *Oryx*, 41, 70–78.

Laidlaw, R.K. (2000) Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of Peninsular Malaysia. *Conservation Biology*, 14, 1639-1648.

Laurence, W.F. & Cochrane, M.A. (2001) Synergistic effects in fragmented landscapes. Introduction. *Conservation Biology*, 15, 1488-1489.

Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, publicada en el Diario Oficial de la Federación, 28 de enero de 1988.

March, I.J. & Flamenco, A. (1996) *Evaluación rápida de la deforestación en las áreas naturales protegidas de Chiapas (1970-1993)*. ECOSUR-The Nature Conservancy-USAID. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.

McNeely, J.A., Gadgil, M., Leveque, C., Padoch, C. & Redford, K. (1995) Human influences on biodiversity and protected areas. In *Global Biodiversity assessment* (ed V.H. Heywood), pp. 711–822. Cambridge University Press, New York.

Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (1997) *Principles of Conservation Biology*. Sinauer, Sunderland.

Miranda, F. (1998) *La Vegetación de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas*. CONECULTA. Chiapas, México.

Moreno, L.A.C. (2009) *Tasas de extracción de fauna silvestre en tres comunidades aledañas a la Reserva e la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México*. Graduate Thesis. Benemerita Universidad Autonoma de Puebla. Puebla, México.

Naranjo, E.J. (2002) *Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandona forest, Mexico*. Doctoral Thesis. University of Florida, U.S.A.

Naranjo, E.J. & Bodmer, R. (2007) Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation*, 138, 412-420.

Naranjo, E.J., Bolaños, J.E., Guerra, M.M., Muench, C.E., Sarmiento, R. & Bodmer, R. (2003) Sustentabilidad de la cacería de ungulados en la Selva Lacandona, México. In *Manejo de fauna silvestre en la amazonía y Latinoamérica. Selección de Trabajos V Congreso Internacional* (ed R. Polanco-Ochoa), pp. 292-302. CITES-Fundación Natura. Bogotá, Colombia.

Ochoa-Gaona, S. (2000) *El proceso de fragmentación de los bosques en los Altos de Chiapas y su efecto sobre la diversidad florística*. Doctoral Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.

Olifiers, N., Gentile, R. & Fizon, J.T. (2005) Relation between small-mammal species composition and anthropic variables in the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology*, 65, 495-501.

Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, California, USA.

Pimm, S.L. & Lawton, J.H. (1998) Planning for biodiversity. *Science*, 279, 2068–2069.

Porras, M.L.P., Sarmiento, A.R., Naranjo, E.J. & Vázquez, L-B. (2011) Conservation Effectiveness of Protected Areas in Mexico: Effects on Medium and Large Mammals at Local and Regional Scales. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, In Press.

Reice, S.R. (1994) Nonequilibrium Determinants of Biological Community Structure. *American Scientist*, 82, 424-435.

Rowcliffe J.M. & Carbone, C. (2008) Survey using camera traps: are we looking to a brighter future? *Animal conservation*, 11, 185-186.

Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.

Sakamoto, Y., Ishiguro, M. & Kitagawa, G. (1986) *Akaike Information Criterion Statistics*. Reidel Publishing Company. Norwell, MA, USA.

Sarmiento, R. (2004) *Métodos de estimación poblacional del jaguar (Panthera onca), Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Masters Thesis. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.

Sloan, D.J. (1985) Disturbance-mediated coexistence of species. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (eds S.T.A. Pickett & P.S. White), pp: 307-323. Academic Press, California, USA.

Sokal, R. & Rohlf, J. (1981). *Biometry*. W. H. Freeman and Company. New York.

Sousa, W.P. (1984) The role of disturbance on natural communities. *Annual Review of Ecology Systems*, 15, 353-391.

Tejeda-Cruz, C., Naranjo, E.J., Cuarón, A.D., Perales, H. & Cruz-Burguete, J.L. (2009) Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of Lacandon Forest, Southern Mexico. *Mammalia*, 73, 211-219.

Terborgh, J. (1992) Diversity and the tropical rain forest. *Scientific American Library*, New York, U.S.A.

Tobler, M.W., S.E. Carrillo-Percastegui, R.L. Pitman, R. Mares, & G. Powell. (2008) Further notes on the analysis of mammal inventory data collected with camera traps. *Animal conservation*, 11,187-189.

Urquiza-Hass, T., Peres, C.A. & Dolman, P.M. (2009) Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biological Conservation*, 142, 138-148.

Vásquez-Sánchez, M.A., March, I.J. & Lazcano-Barrero, M.A. (1992) Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. In *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación* (eds M.A. Vásquez-Sánchez & M.A. Ramos), pp. 287–323. Publicación Especial ECOSFERA, México.

Weber, M. (2008) Un especialista, un generalista y un oportunista: uso de tipos de vegetación por tres especies simpátricas de venados en Calakmul. In *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México II* (eds C. Lorenzo, E. Espinoza & J. Ortega), pp. 579-592. AMMAC-ECOSUR, México.

Wijesinghe, M.R. & Brooke, M.L. (2005). Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 661-668.

Wilson, B. (1994) The “intermediate disturbance hypothesis” of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 18, 176-181.

Wright, R.G. (1996) *National parks and protected areas: their role in environmental protection*. Blackwell, Cambridge, Mass.

Zeng, H., Sui, D.Z. & Wu, X.B. (2005) Human disturbances on landscape in protected areas: a case study of the Wolong Nature Reserve. *Ecological Research*, 20, 487-496.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. New York, USA.

Figure 1. Sample sites inside and outside the Montes Azules Biosphere Reserve, Mexico.

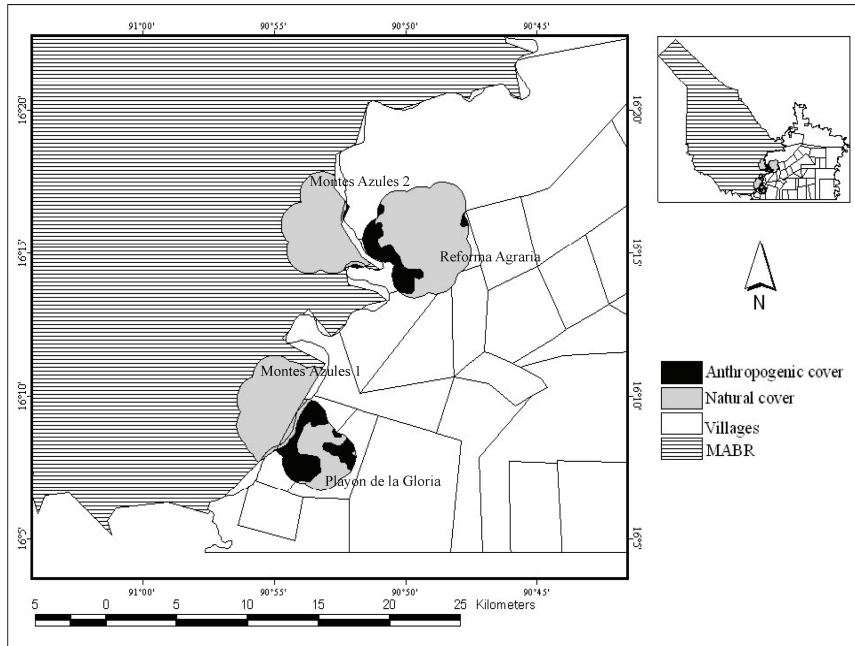


Figure 2. Camera-trapping design for large and medium mammal species used inside and outside the Montes Azules Biosphere Reserve, Mexico.

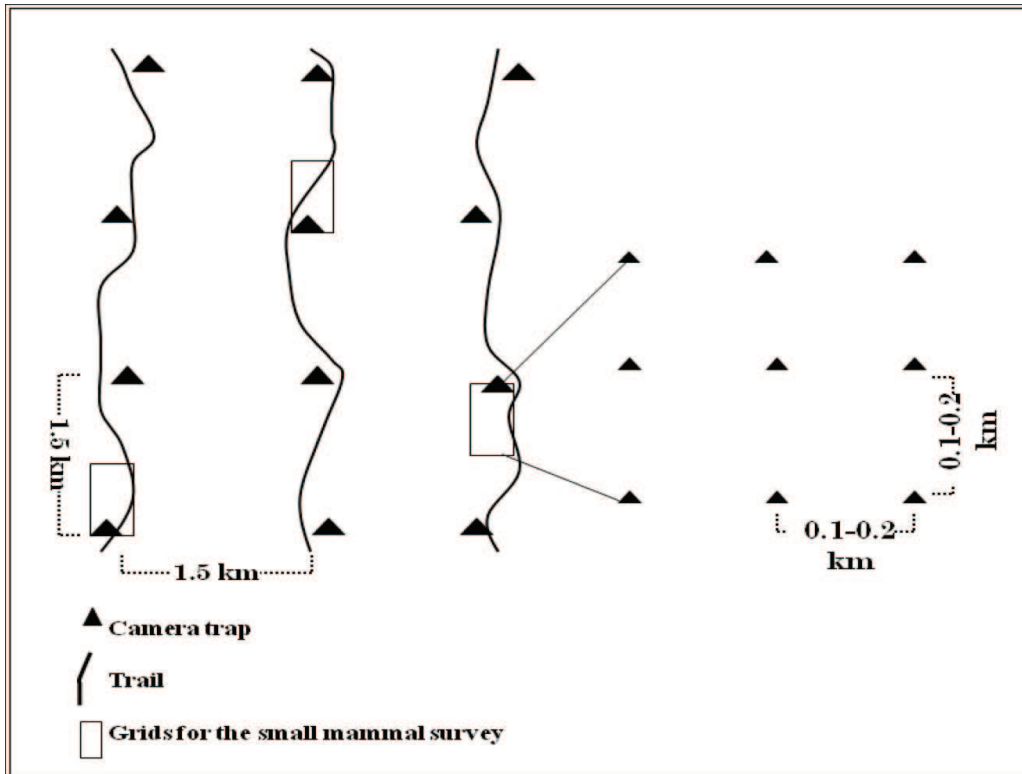


Table 1. Medium and large mammal species capture frequency (Total number of photos / 100 camera trap days) in the four sample sites in the Lacandon Forest.

	MA1	MA2	PG	RA
<i>Cabassous centralis</i>	0	0	1	0
<i>Conepatus semistriatus</i>	1	0	0	0
<i>Cuniculus paca</i>	19	12	56	32
<i>Dasyprocta punctata</i>	1	1	42	1
<i>Dasypus novemcinctus</i>	3	4	15	9
<i>Eira Barbara</i>	0	1	0	0
<i>Galictis vittata</i>	0	0	1	0
<i>Herpailurus yaguaroundi</i>	0	0	1	0
<i>Leopardus pardalis</i>	10	4	1	1
<i>Mazama americana</i>	44	27	0	17
<i>Mephitis macroura</i>	1	0	0	0
<i>Nasua narica</i>	5	2	11	0
<i>Odocoileus virginianus</i>	0	0	4	10
<i>Panthera onca</i>	1	1	1	1
<i>Puma concolor</i>	1	0	0	0
<i>Tapirus bairdii</i>	27	21	2	0
<i>Tayassu pecari</i>	20	59	0	0
<i>Tayassu tajacu</i>	14	27	9	7

Table 2. Mean human disturbance variables in the four sampled sites.

Variable*/Site	MA1	MA2	PG	RA
Human density	0.00	0.00	12.67	6.73
Anthropogenic land-cover	0.00	0.01	0.52	0.17
Tourism	1.00	2.00	1.00	3.00
Protection	1.00	1.00	3.00	2.00
Hunting	1.00	1.00	3.00	2.00
Agriculture/Cattle ranching	0.00	0.00	1.00	1.00
TOTAL	3.00	4.01	21.19	14.90

Table 3. Coefficients of GLM's (with log-link and Poisson variance function) explaining mammal richness and abundance by type and intensity of disturbance.

Type of disturbance		Richness			Abundance		
Variable	Level	Coefficient	Std. Error	p	Coefficient	Std. Error	p
Human density	Low	-	-	NS*	-	-	NS
	Intermediate	- 0.06	0.17	0.01	- 0.73	0.14	< 0.001
	High	0 (reference)	-	-	0 (reference)	-	-
Tourism intensity	Low	0.49	-	0.01	0.66	0.13	< 0.001
	Intermediate	0.57	0.22	0.01	0.96	0.14	< 0.001
	High	0 (reference)	-	-	0 (reference)	-	-
Hunting intensity	Low	-	-	NS	-	-	NS
	Intermediate	- 0.55	0.22	0.01	- 0.73	0.14	< 0.001
	High	0 (reference)	-	-	0 (reference)	-	-
Protection	Community-based	- 0.55	0.22	0.01	- 0.73	-	< 0.001
	Federal	-	-	NS	-	-	NS
	Not protected	0 (reference)	-	-	0 (reference)	-	-
Agriculture & cattle breeding	Present	-	-	NS	-0.36	-	< 0.001
	Absent	0 (reference)	-	-	0 (reference)	-	-
Anthropogenic land cover	None	-	-	NS	-	-	NS
	Low	-	-	NS	0.23	0.12	0.04
	Intermediate	-0.55	0.21	0.01	-0.73	0.14	< 0.001
	High	0 (reference)	-	-	0 (reference)	-	-

*Levels with non-significant values (NS) are not significantly different from the reference level

CAPÍTULO 3. CONSERVATION EFFECTIVENESS OF PROTECTED AREAS IN MEXICO: EFFECTS ON MEDIUM AND LARGE MAMMALS AT LOCAL AND REGIONAL SCALES.

Se adjunta manuscrito aceptado para publicación en la revista *International Journal of Biodiversity and Conservation*.

Full Length Research Paper

Conservation effectiveness of protected areas in Mexico: Effects on medium and large mammals at local and regional scales

Laura Patricia Porras Murillo^{1,2}, Rausel Sarmiento Aguilar¹, Eduardo J. Naranjo¹ and Luis-Bernardo Vazquez^{1*}

¹El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas 29290, México.

²Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional. Apartado Postal 1350-3000, Heredia, Costa Rica.

Accepted 6 July, 2011

Several threats are affecting biodiversity at both spatial and temporal scales. Protected areas (PAs) are one of the most popular conservation tools to protect biodiversity from those threats. However, PAs are often isolated by anthropogenic barriers and are not effective maintaining biodiversity and then it is necessary to assess the effectiveness of current PAs. Here we analyzed the representativeness of medium and large mammals inside and outside PAs in Mexico at regional and local scales. At regional scale there were registered 24 species and at local scale we recorded 18 species. We found no difference between the mammal richness inside and outside PAs at both scales and also we found that PAs had positive influence on mammal richness. We measure other variables and results were different at both scales. At regional scale, human density had positive influence on species richness, and at local scale heterogeneity had negative influence on it. Our results support PAs as effective conservation tool for representing large and medium sized mammals' species. Positive effects of PAs at regional and local scale emphasize the importance of this effective conservation tool at both scales. But it is necessary to make efforts on areas surrounding PAs in order to ensure the effectiveness for a long term.

Key words: Conservation, effectiveness, protected areas, Mexico, mammals, local and regional scales.

INTRODUCTION

The rapid growth of anthropogenic activities has expanded the frontiers of cattle farming and agriculture into natural habitats, transforming ecosystems into fragmented, semi-natural habitats. Most of the threats affecting biodiversity have a direct relationship to human activities. Therefore, human activities are considered the major threat for biodiversity (Terborgh, 1992; Forman, 1995; Meffe and Carroll, 1997). A key strategy for protecting biodiversity from external pressures has been the creation and maintenance of protected areas (PAs). A PA, in the most accepted definition is "a clearly defined

geographical space, recognized, dedicated, and managed through legal or other effective means, to achieve the long term conservation of nature with associated ecosystem services and cultural values" (Dudley, 2008). The relevance of PAs for natural resource conservation has been broadly recognized (Hockings, 2003): they play an important role in conserving and preserving biodiversity by mitigating human disturbance (MacKinnon et al., 1990). However, many PAs remain isolated, surrounded by an anthropogenic matrix that in many places occupies most of the landscape and acts as a filter for the dispersal of animals among forest patches (Gibbs, 1998; Gascon et al., 1999). However, as pointed out by Caro et al. (2009) "human-dominated lands adjacent to heavily protected

*Corresponding autor. E-mail: l.b.vazquez@gmail.com

oportunidades y herramientas ya existentes, como las mencionadas anteriormente, a las que se puede recurrir y maximizar los beneficios que se pueden obtener de ellas. Mas qué seguir tratando de determinar cuál es la mejor manera, queda claro, como ya se he mencionado anteriormente (Harvey y Sáenz 2007, Harvey et al. 2008), que los esfuerzos de conservación deben enfocarse hacia el trabajo conjunto: por un lado, el mantenimiento de las APs existentes, más que crear nuevas que podría significar cercar tierras con múltiples restricciones de uso, y por otro la promoción de la participación de las comunidades para combinar diferentes usos de la tierra como agricultura y ganadería con la conservación de la diversidad.

Involucrar a las comunidades en la conservación más allá del establecimiento aislado de APs no es una idea nueva, lleva en discusión varias décadas. Las ideas de la conservación a nivel de agropaisajes tampoco son tan recientes. Sin embargo, a pesar de haber disponibles múltiples estudios sobre estos temas, poco se ha llevado a la práctica siendo que es una urgencia en un mundo en el que los agropaisajes y las alteraciones humanas a los hábitats naturales están en aumento.

Aunque puede parecer un “cliché”, combinar diferentes usos de la tierra con la conservación es casi una obligatoriedad en la realidad actual. Las APs, si bien son herramientas efectivas para la conservación, no son la única herramienta ni la única solución a los problemas de conservación que actualmente se enfrentan. Los gobiernos y ONGs en América Latina no cuentan con recursos para comprar tierras para protección, además de que las prohibiciones de uso pueden favorecer la inconformidad de quienes viven en áreas aledañas a las APs.

REFERENCIAS

- Adams, W. M. y J. Hutton. 2007. People, Parks and Poverty: Political Ecology and Biodiversity Conservation. *Conservation and Society*, 5: 147–183.
- Adams, W.M. 2004. *Against Extinction: The Story of Conservation*. Earthscan, London. 256 p.
- Agencia para el Desarrollo Internacional de los Estados Unidos, USAID/MÉXICO. 2002. *Selva Lacandona, Siglo XXI. Estrategia Conjunta para la Conservación de la Biodiversidad*. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. 216 p.
- Álvarez del Toro, M. 1991. *Los Mamíferos de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas. DIF-Chiapas, Instituto Chiapaneco de Cultura. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 133 p.
- Asquith N. M. y M. Mejía-Chang. 2005. Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest Diversity. *Ecology*, 86: 379-390.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. 738 p.
- Belyea, L.R. y J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86:402–416.

- Laidlaw, R. K. 2000. Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of Peninsular Malaysia. *Conservation Biology*, 14: 1639-1648.
- Lancia, R. A., J. D. Nichols and K. H. Pollock. 1996. Estimating the number of animals in wildlife populations. pp. 215-253. En: Bookhout, T. A. (ed.). *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society, Maryland, U. S. A.
- Laurance, W. F. 1999. Gaia's lungs: are the rainforest inhaling earth's excess carbon dioxide? *Natural History*, 108:96.
- Lazcano-Barrero, M.A., L.J. March y M.A. Vásquez-Sánchez, 1992. Importancia y situación actual de la Selva Lacandona: Perspectiva para su conservación. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. ECOSFERA, 1: 393-437.
- Lewis, O. T., R. J. Wilson y M. C. Harper. 1998. Endemic butterflies on Grande Comore: habitat preferences and conservation priorities. *Biological Conservation*, 85: 113-121.
- Ley Agraria, publicada en el Diario Oficial de la Federación el 09 de julio de 1993.
- Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, publicada en el Diario Oficial de la Federación, 28 de enero de 1988.
- LoBue, J. y R. M. Darnell. 1959. Effect of habitat disturbance on a small mammal population. *Journal of Mammology*, 40: 425-437.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist*, 112:23-39
- MacKinnon, J., K. MacKinnon, G. Child y J.Thorsell. 1990. Manejo de áreas protegidas en los trópicos. Unión Mundial para la Naturaleza. Gland, Suiza. 314 p.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8: 780-799.

- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14: 1666-1675.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer, Sunderland.
- Muench, S. C. E. 2006. Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Naranjo, E. J. y R. Bodmer. 2002. Population Ecology and Conservation of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) in the Lacandon Forest, Mexico. *Tapir Conservation*, 11: 25-33.
- Naranjo, E.J. 2002. Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon forest, Mexico. Thesis (Doctor of Philosophy). University of Florida, U.S.A.
- Naranjo, E.J. y R.E. Bodmer. 2007. Source-sink systems of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation* 138:412-420
- Ochoa-Gaona, S. 2000. El proceso de fragmentación de los bosques en los Altos de Chiapas y su efecto sobre la diversidad florística. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Ochoa-Ochoa, L., J. N. Urbina-Cardona, L-B. Vázquez, O. Flores-Villela y J. Bezaury-Creel. 2009. The effects of governmental PAs and social initiatives for land protection on the conservation of Mexican amphibians. *PloS ONE*, 4 :1-9.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15: 1490-1505.
- Pickett, S. T. A., y P. S. White. Eds., 1985: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, 472 pp.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, U.S.A. 435 p.

- Piñol, J. Y J. Martínez-Vilalta. 2006. *Ecología con Números. Una introducción a la ecología con problemas y ejercicios de simulación*. Lynx Ediciones. Barcelona, España. 419 p.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. U.S.A. 564 p.
- Reice, S. R. 1994. Nonequilibrium Determinants of Biological Community Structure. *American Scientist*, 82: 424–435.
- Reyers, B. 2004. Incorporating anthropogenic threats into evaluations of regional biodiversity and prioritisation of conservation areas in the Limpopo Province, South Africa. *Biological Conservation*, 118: 521-531.
- Ritchie. E. G. y C. N. Jonhson. 2009. Predators interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12: 982-998.
- Roemer, G. W., M. E. Gompper y B. Van Valkenburgh. 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience*, 59: 165-173.
- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 1996. Programa de áreas naturales protegidas de México 1995-2000. México, D.F. 158 p.
- Siebert, S. F. 2003. Beyond Malthus and perverse incentives: economic globalization, forest conversion and habitat fragmentation. pp. 19-32. En: G. A. Bradshaw and P. A. Marquet (Eds.). *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer-Verlag, Berlín.
- Singh, S. P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 25: 1-2.
- Sloan, D. J. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. pp: 307-323. En: S. T. A. Pickett and P. S. White (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press.

areas... can still maintain unique and rich assemblies of species..." In this sense, isolated PAs alone are not effective in maintaining biodiversity and the processes that sustain it.

Given that PAs face constant threats, an assessment of goal achievement is important for both identifying problems and for detecting positive aspects and priorities that can improve management practices and policies (Hockings et al., 2000). The need for evaluating the capacity of PAs as conservation tools is currently recognized (Conabio-Conanp-Tnc-Pronatura-Fcf and UANL, 2007). The results of these evaluations could be used as guides, either for highlighting problems and setting priorities for extant PAs, thereby promoting better management policies and practices by agencies (Hockings et al., 2000), or for investing resources to create new, more efficient PAs (Vázquez and Valenzuela-Galván, 2009). The effectiveness of PAs has been evaluated at the individual, portfolio and network levels (Gaston et al., 2006), as well as at different spatial scales [national, regional and worldwide (Vázquez et al., 2008)] and contexts [management, species representation (Bruner et al., 2001; Ervin, 2003; Figueroa and Sánchez-Cordero, 2008; Ochoa-Ochoa et al., 2009; Vázquez and Valenzuela-Galván, 2009)]. In Mexico, different national evaluations showed that 75% of mammal species are represented in 30 PAs (the most important in the country because of their size, habitat types and species richness) and between 82 and 88% of mammal species are represented in all the PAs of Mexico (Ceballos, 2007). These data could be seen as an indicator of the effectiveness of PAs for the conservation of Mexican mammals. However, it is not clear if such areas are properly playing their protective roles in respect to Mexican biodiversity (Ceballos et al., 2002) because: i) almost a third of the endemic and vulnerable mammal species are unprotected; and ii) the geographic distribution of PAs has gaps excluding important sites for these taxa (Ceballos et al., 2002; Ceballos, 2007; Vázquez and Valenzuela-Galván, 2009).

The assessment of conservation actions at several scales has advantages and disadvantages (Vázquez et al., 2008). Studies on conservation assessments are frequently done at scales larger than the scale at which conservation actions can be implemented (Erasmus et al., 1999; Vázquez et al., 2008; Kark et al., 2009). In ecological terms, data resulting from a regional analysis may reveal not only patterns that can be useful for understanding phenomena at local scale, but also local processes that may lead to understanding regional patterns (Storch and Gaston, 2004). Multi-scale analyses maximize the benefits and minimize the disadvantages (Vázquez and Valenzuela-Galván, 2008). This study aims to assess the effectiveness of PAs in Mexico at both regional (southeast) and local (Montes Azules Biosphere Reserve, MABR) scales, evaluating the representativeness (presence) of medium and large

mammal species within and outside PAs and its relationship with protection. We also evaluated the relationship between variables related to human presence and large and medium mammal richness inside and outside the PAs. This work provides the first local and multi-scale (regional and local) assessment of effectiveness of PAs for the conservation of mammal species in Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Data

Regional analyses were based on databases and maps from government agencies in Mexico (National Commission for Biodiversity Knowledge and Use, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO; National Institute of Statistics and Geography, Instituto Nacional de Estadística y Geografía, INEGI). We considered only PAs included in the National System of Natural PAs (SINAP). SINAP is a portfolio (sensu Gaston et al., 2006) comprising only areas of high relevance in some of the following aspects: species richness, presence of endemic species, presence of species with restricted ranges, presence of threatened species, ecosystem richness, presence of relict ecosystems, presence of restricted range ecosystems, presence of fragile natural phenomena, functional integrity of ecosystems, environmental services and social viability (Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente published on Official Federal Act, January 28, 1988). Currently SINAP includes 58 of the 116 federal PAs (http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/sinap.php).

Protected areas from the seven southern states (we consider Southeast Mexico to be the southeastern states of Veracruz, Puebla, Oaxaca, Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatan and Quintana Roo) were selected for the analyses. These states represent 24.3% of the national territory and share ecological and socio-economic characteristics. This is a very important area of Mexico because of its rich and varied ecosystems (tropical and montane forests and mangroves) in which over 70% of the biodiversity of North America is concentrated.

At the same time, this region historically has a higher incidence of poverty and unfavorable social conditions than the rest of the country (Vera, 2003). Protected areas selected for the regional analyses were: Los Tuxtlas Biosphere Reserve (Veracruz), Los Petenes Biosphere Reserve and Calakmul Biosphere Reserve (Campeche), Uaymil Flora and Fauna Protection Area and Yumbalam Flora and Fauna Protection Area (Quintana Roo), Montes Azules Biosphere Reserve, Lacantun Biosphere Reserve, Chan-Kin Flora and Fauna Protection Area, La Sepultura Biosphere Reserve, La Encrucijada Biosphere Reserve, El Ocote Biosphere Reserve and El Triunfo Biosphere Reserve (Chiapas). Marine areas or those with a high percentage of their area on the sea or bodies of water were excluded from the analysis. Because of their mutual proximity, several of these reserves were grouped for the analyses: Montes Azules–Lacantun–Chan-Kin, and El Ocote–La Sepultura–La Encrucijada–El Triunfo (Figure 1). Using a map of PAs in Mexico (INEGI, 2000a) we created three buffer zones at 10, 25 and 50 km around each PA (or group) by means of Arc View Gis 3.3 software (ESRI, 2002). From all the buffer zones areas we excluded surfaces covered by sea as well as Guatemalan territories. We used these three buffer zones as an arbitrary criterion that allowed us to take into account the dynamics of the PAs' surroundings.

Data about large and medium sized mammal species recorded inside the PAs and the buffer zones areas were obtained from the database of the National Commission for Knowledge and Use of

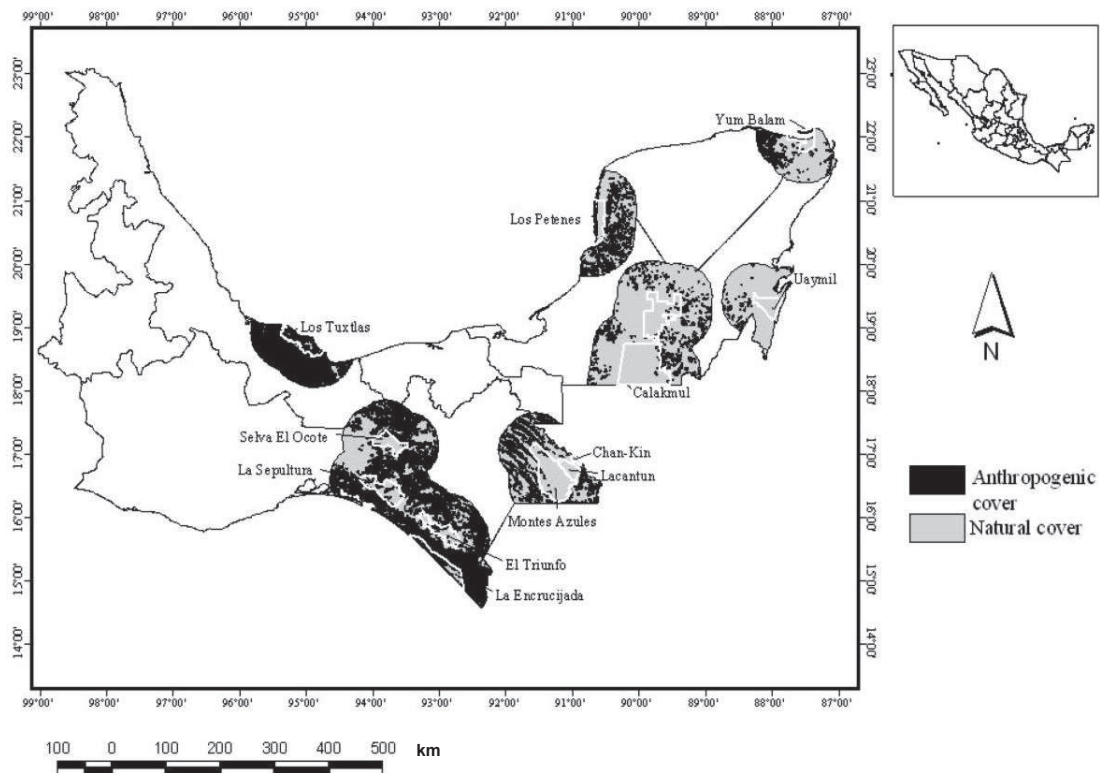


Figure 1. Land cover types inside and outside (including the three buffer zones areas) PAs selected in southeastern Mexico.

Biodiversity (SNIB-CONABIO). From CONABIO database we used those records of mammal species weighting more than 2 kg (Ceballos et al., 2002) registered from the date of creation of each PA to the present. The date of creation of each PA was consulted on the Official Management Program of the PAs (http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/programa_manejo.php). We used data about the presence or absence of mammal species inside the PAs and buffer zones areas. We also used information about land cover types, human population, roads, localities (communities), and heterogeneity index inside the PAs and buffer zones areas. We used the digital map of land use and vegetation map of the Statistics and Geography National Institute (INEGI, 2004) to obtain the percentage of natural land cover (primary and secondary vegetation, and water bodies). Based on the land cover classification from INEGI's map and using Patch Analysis extension of Arc View GIS 3.3, we also estimate a Shannon diversity index for land cover types as a heterogeneity index for each PA and buffer zones zone. We extracted information about the number of localities (INEGI defined locality as "a set of permanent buildings, adjoining or nearby, used mostly as housing, which is associated with a name") and human population from the Map of Localities of Mexico from INEGI (INEGI, 2000b). Roads (total length in kilometers, defined by INEGI as "terrestrial communications via for vehicular traffic, consisting in an embankment, artwork and covers") were obtained from a road map of Mexico (INEGI, 2000). In order to control the effect bias of the total surface (km^2) of PAs and buffer zones over the variables measured, we divided the values of all variables by the total corresponding surface, for example, species registered inside a PA/total surface (km^2) of PA.

The effectiveness at local scale was assessed for Montes Azules Biosphere Reserve (MABR), an area protecting one of the largest

portions of tropical rain forest remaining in the country (INE-SEMARNAP, 2000). MABR is located in northeastern Chiapas, has an extension of 331,200 ha and was created in 1978 (SEMARNAP, 1996). The federal government considers MABR to be one of the priority natural areas for conservation and management (SEMARNAP, 1996; Ceballos et al., 2002). MABR and surrounding areas are part of the Lacandona Forest which consists mainly of tropical rain forests (Rzedowski, 1978) but also includes cloud forest, savanna and riparian forest, transformed areas, pasturelands, plantations and secondary vegetation (March and Flamenco, 1996). The region contains over 3400 species of plants, probably the highest number in Mexico (Vásquez-Sánchez et al., 1992; INE-SEMARNAP, 2000). The vertebrate richness of the Lacandona Forest is the highest in Mexico (Vásquez-Sánchez et al., 1992), comprising all orders (12), 82% of the mammalian families present in Mexico and 112 species [17 endemic (USAID/MÉXICO, 2002)]. Fieldwork was carried out from May 2008 to May 2009 in the southeastern portion of MABR and in two adjacent communities: Playon de la Gloria (PG) and Reforma Agraria (RA, Figure 2). Land ownership in both communities is collective (ejido). The primary economic activities in the area are agriculture and extensive livestock production (Vasquez-Sánchez et al., 1992). Residents also practice subsistence hunting and fishing (Naranjo, 2002). Factors threatening biodiversity conservation in this region include human immigration and colonization, economic development without environmental planning, overexploitation of natural resources, deforestation, poaching and illegal wildlife trade (Vásquez-Sánchez et al., 1992). Four sites were established at local scale: two inside the MABR and two outside, PG and RA. We used Wildiew Xtreme STC-TGL4M camera-traps to estimate the richness of medium and large mammals.

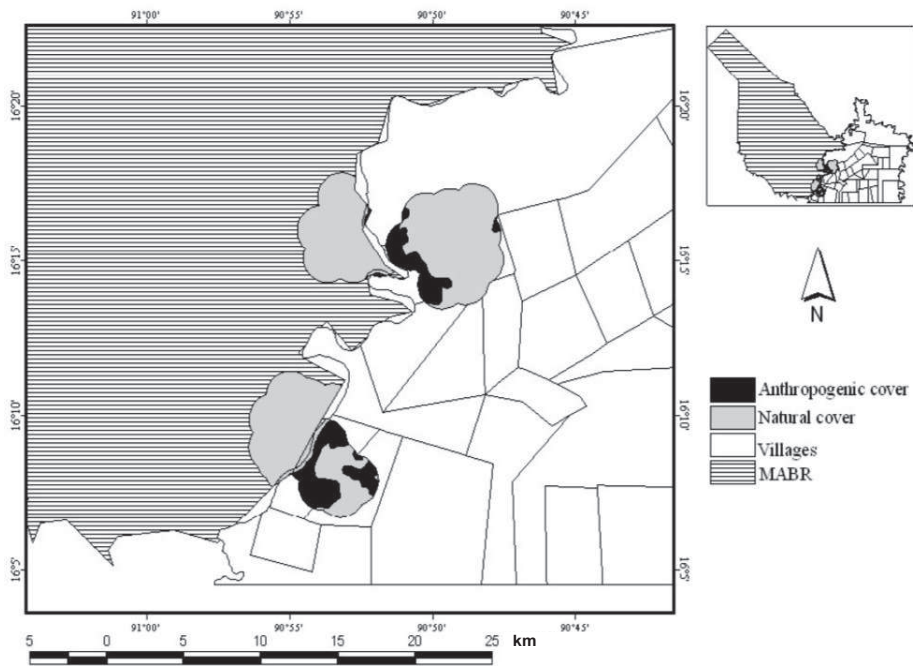


Figure 2. Land cover types in the samples sites inside and outside Montes Azules Biosphere Reserve, Mexico.

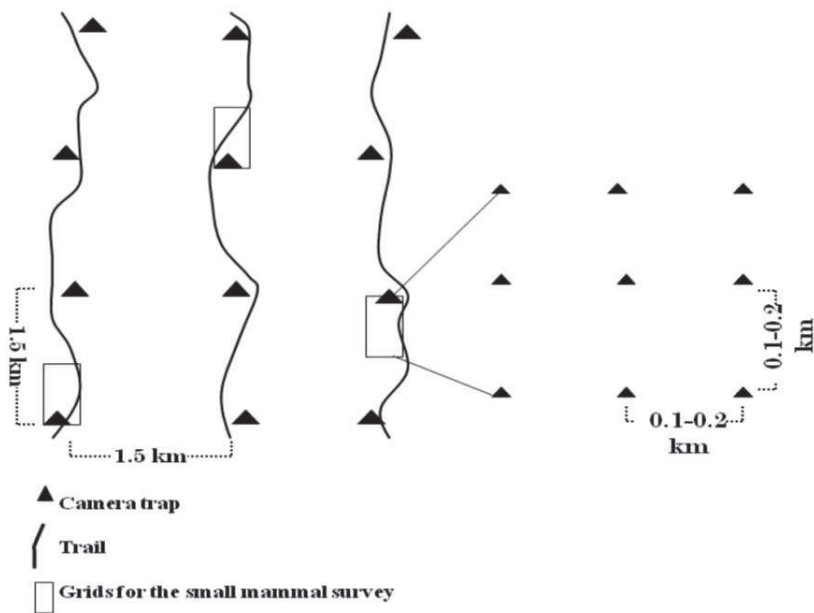


Figure 3. Camera-traps sample design for large and medium mammal species used inside and outside Montes Azules Biosphere Reserve, Mexico.

In order to survey large mammals, cameras were placed every 1.5 km along three lines transects on each site [Figure 3 (Karanth and Nichols, 1998; Sarmiento, 2004; Kauffman et al., 2007)]. For medium-sized species, a sample design modified from Chavez et

al. (2007) was used, placing two 3 x 3 camera grids in each site at 100 to 200 m from each other within grids (Figure 3). Cameras were attached to trees at approximately 50 cm from the floor of the forest, placed in sites with previous records of some mammal tracks and

separated by distance as described earlier. For a detailed explanation on how to place cameras, we refer to Karanth and Nichols (1998). Cameras were active 24 h a day and were programmed to take pictures every 5 min. A total of 94 cameras were placed each season (wet and dry): 52 inside MABR and 42 in surrounding villages. Trapping time was 30 and 60 days per season for medium- and large-sized mammals, respectively. Surveys were carried out from May through August 2008 and from February through May 2009. The area surveyed was 47.52 km² inside MABR and 60.12 km² in neighboring communities. We use data on the presence or absence of species to report species richness as the number of species of medium and large mammals on each site. Species richness was used to assess mammal species representativeness of MABR.

Land cover, heterogeneity index, human density and roads were calculated in the same way as were done for the regional analyses, in this case using data only from the MABR area and its surrounding villages.

Analysis

At regional scale we did analyses of variance [ANOVA or Kruskal-Wallis depending on the data (Sokal and Rohlf, 1981)] in order to explore differences (among PAs and the three buffer zones) for the variables measured: species richness, human population, roads, localities, natural land cover and heterogeneity index. We modeled the data using a GLM with quasi-Poisson distribution and log link in order to assess the effectiveness of PAs for representativeness of large and medium mammal richness. We added species richness as a/the dependent variable to the model and site category (PA, Buffer zones 10 km, Buffer zones 25 km, Buffer zones 50 km) as a/the independent variable). We also modeled species richness data with other explicative variables: roads, localities, human population, natural land cover and heterogeneity index. We used the variance inflation factors (VIF) to identify and eliminate collinear variables before starting the analyses, eliminating variables one by one until we obtained a variables set with VIF lower than three (Zuur et al., 2009). At local scale we did the same analyses used at regional scale, but using data from inside and outside MABR. We did not include two variables for the local scale analyses: localities and roads; because each study site was located inside one locality and the road maps used had no records for sites at local scale: MABR, PA and RA. Analyses were run using Rcmdr package on R software v.1.5-4 (Fox, 2009).

RESULTS

Regional scale

24 species of medium and large mammal species were registered in the CONABIO database for southeastern Mexico (Table 1). Of these species, 23 (95.83%) were distributed in one or more of the PAs selected in this study, as well as in the 10 and 50 km buffer zones. In 25 km buffer zones, 22 species were registered (91.67%). The species richness among PAs and the three buffer zones were not significantly different (Kruskal-Wallis Chi² = 0.955, df = 3, p = 0.812). Localities (Kruskal-Wallis Chi² = 4.705, df = 3, p = 0.195), natural land cover (Kruskal-Wallis Chi² = 5.7849, df = 3, p = 0.123), and heterogeneity index (F = 2.244, df = 3, p = 0.104) were also similar between PAs and the buffer zones. Human

density (Kruskal-Wallis Chi² = 9.312, df = 3, p = 0.025) and roads (Kruskal-Wallis Chi² = 12.319, df = 3, p = 0.006) were significantly different between the PAs and the three buffer zones. As expected, natural cover was the best represented cover type within the PAs (F = 25.7, df = 1, p = <0.001), except for the group: Ocote-Sepultura-Encrucijada-Triunfo, which had just 28% of their area under natural land cover. The same occurs in buffer zones areas of 10 km (F = 6.7, df = 1, p = 0.023), 25 km (F = 5.7, df = 1, p = 0.034) and 50 km (F = 6.3, df = 1, p = 0.028; Figure 1). Through the VIF, we selected three independent variables for the GLM analysis: heterogeneity index (VIF = 1.173522), human density (VIF = 1.613424) and natural land cover (VIF = 1.431972). Although species richness showed no differences between values inside and outside the PAs at regional scale, the GLM showed site category and human density as having significant positive effect on medium and large mammal species and human density had significant positive effect on medium and large mammal species (Table 2).

Mammal species richness (measured as species density) is negatively influenced outside the PAs and positively influenced by higher values of human density. Natural land cover and heterogeneity index had no significant influence on species richness.

Local scale

Sampling effort was 1850 camera-days for large mammals and 1832 camera-days for medium mammals inside MABR, while 1582 and 1658 camera-days were logged for large- and medium-sized mammals outside the reserve, respectively. The camera trap survey allowed us to record a total of 18 species of large- and medium-sized mammals (Table 3). We recorded 13 (72.22%) species in MABR and 13 outside. There was no significant difference between the species richness (Kruskal-Wallis Chi² = 1.819, df = 1, df = 1, p = 0.177) recorded inside and outside MABR. At local scales, human density, natural land cover, and heterogeneity index were different inside and outside MABR. Human density inside MABR was zero, as expected for the restricted zone of a PA, while 21.3 persons/km² density was estimated outside (Kruskal-Wallis Chi² = 60.199, df = 1, p<0.000). Natural land cover inside the reserve corresponds 98% of the sampled area while outside the reserve it comprises 70% (Kruskal-Wallis Chi² = 54.451, df = 1, p<0.000). Heterogeneity index was higher outside the reserve (Kruskal-Wallis Chi² = 14.496, df = 1, p = 0.000). Data from roads inside and outside of MABR was not included in the analysis because there were no records of roads in the map we used. Variables selected through VIF were: heterogeneity index (VIF = 1.053209) and natural land cover (VIF = 1.053209)

Species richness was positively influenced by

Table 1. Large and medium-sized mammal species registered in CONABIO database inside PAs and buffer zones in southeastern Mexico.

Species	Inside Pas	Buffer 10 km	Buffer 25 km	Buffer 50 km
<i>Cabassous centralis</i>	*P	P	P	P
<i>Canis latrans</i>	P	A	A	A
<i>Conepatus leuconotus</i>	A	A	A	P
<i>Conepatus mesoleucus</i>	P	P	P	P
<i>Conepatus semistriatus</i>	P	P	P	P
<i>Cuniculus paca</i>	P	P	P	P
<i>Dasyprocta mexicana</i>	P	P	P	P
<i>Dasyprocta punctata</i>	P	P	P	P
<i>Dasybus novemcinctus</i>	P	P	P	P
<i>Eira barbara</i>	P	P	P	P
<i>Galictis vittata</i>	P	P	A	P
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	P	P	P	P
<i>Leopardus pardalis</i>	P	P	P	P
<i>Leopardus wiedii</i>	P	P	P	P
<i>Mazama americana</i>	P	P	P	P
<i>Nasua narica</i>	P	P	P	P
<i>Odocoileus virginianus</i>	P	P	P	P
<i>Panthera onca</i>	P	P	P	P
<i>Pecari tajacu</i>	P	P	P	P
<i>Procyon lotor</i>	P	P	P	P
<i>Puma concolor</i>	P	P	P	P
<i>Tapirus bairdii</i>	P	P	P	P
<i>Tayassu pecari</i>	P	P	P	P
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	P	P	P	P

*Presence (P), Absence (A).

Table 2. Generalized lineal models for the mammal species richness at regional scale. (a) protection effects on large and medium mammal species richness, (b) other explicative variables effects on large and medium mammal species richness.

Coefficients	Estimate	Std. error	t value	Pr(> t)
(a) (Intercept)	-5.102	0.305	-16.862	<2e-16***
Site category – B10 ¹	-0.901	0.563	-1.600	0.120
Site category – B25 ²	-1.139	0.707	-1.611	0.118
Site category – B50 ³	-1.499	0.823	-1.822	0.078
Deviance residuals				
Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.110	-0.061	-0.025	0.025	0.176
(b) (Intercept)	-7.901218	1.315590	-6.006	1.37e-06***
Heterogeneity index	-0.017317	0.535196	-0.032	0.9744
Human density	0.012317	0.005574	2.210	0.0349*
Natural land cover	2.356252	1.354663	1.739	0.0922
Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.087502	-0.054016	-0.027461	-0.000593	0.173516

(a) Null deviance: 0.18709 on 33 degrees of freedom; residual deviance: 0.15129 on 30 degrees of freedom. ¹B10: Buffer zone at 10 km, ²B25: Buffer zone at 25 km, ³B50: Buffer zone at 50 km. (b) Null deviance: 0.18709 on 33 degrees of freedom; Residual deviance: 0.14729 on 30 degrees of freedom.

Table 3. Large and medium mammal species registered inside and outside of Montes Azules Biosphere Reserve.

Species	Inside	Outside
<i>Cabassous centralis</i>	A	P
<i>Conepatus semistriatus</i>	P	A
<i>Cuniculus paca</i>	P	P
<i>Dasyprocta punctata</i>	P	P
<i>Dasyplus novemcinctus</i>	P	P
<i>Eira Barbara</i>	P	A
<i>Galictis vitata</i>	A	P
<i>Herpailurus yaguaroundi</i>	A	P
<i>Leopardus pardalis</i>	P	P
<i>Mazama americana</i>	P	P
<i>Nasua narica</i>	P	P
<i>Odocoileus virginianus</i>	A	P
<i>Panthera onca</i>	P	P
<i>Pecari tajacu</i>	P	P
<i>Procyon lotor</i>	P	A
<i>Puma concolor</i>	P	A
<i>Tapirus bairdii</i>	P	P
<i>Tayassu pecari</i>	P	A

A = Ausence, P = Precense.

Table 4. Generalized lineal models for the mammal species richness at local scale. (a) influence of protection on large and medium mammal species richness, (b) influence of other explicative variables on large and medium mammal species richness.

Coefficients	Estimate	Std. error	t value	Pr(> t)
(a) (Intercept)	-2.396	0.122	-19.618	<2e-16***
Site category-PA1	0.158	0.167	0.944	0.349
Deviance residuals:				
Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.259	-0.221	-0.0784	0.163	0.467
(b) (Intercept)	-0.337	0.439	-0.767	0.445671
Heterogeneity index 1	-1.886	0.492	-3.836	0.000283***
Natural land cover	-1.041	0.336	-3.099	0.002852**
Deviance residuals:				
Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.277	-0.131	-0.054	0.046	0.530

(a) Null deviance: 3.045 on 68 degrees of freedom; residual deviance: 3.003 on 67 degrees of freedom; 1:PA = protected area. (b) Null deviance: 3.045 on 68 degrees of freedom; Residual deviance: 2.259 on 66 degrees of freedom; Signif. codes: 0****, 0.001***.

protection and negatively influenced by factors related with human presence as high heterogeneity index. MA1 and MA2 sites had no human presence and this produced a low heterogeneity index. These results are contrary to the regional scale results (Table 4).

DISCUSSION

At regional and local scale the species richness inside and outside the PAs were not different and protection at both scales had positive influence on mammal species

richness. Our results reveal that PAs were effective for representing large and medium mammal species in southeast Mexico, at regional and local scale. Mammal species richness was similar inside and outside the PAs. However, it is important to note that, how different species respond to conservation actions, habitat conversion and human use of land and resources (Caro et al., 2009) is still poorly understood. Moreover, as mentioned by Caro (2002), although it is expected that any species responds positively to the conservation practices, some of them can be adversely affected. At local scale our findings are similar to those found by Caro (1999). In our case, some species have not been registered inside or outside the reserve during recent years (Naranjo, 2002): for example, *Odocoileus virginianus* has not been registered inside MABR, while *Tayassu pecari* had not been registered outside, due primarily to habitat preference and hunting pressure, respectively. The similarity of mammal richness in both sites could be the result of modification in forest structure in areas surrounding the reserve and of the heterogeneity of the habitats, favorable for most of the mammal species (Medellín and Equihua, 1998; Begon et al., 2006). PAs around the world have shown to be both effective and ineffective depending on the feature evaluated. In Mexico, previous studies at national scale found that SINAP currently protects 84.9% of the terrestrial mammal richness of the country; therefore, increasing the percentage of areas under protection is necessary in order to ensure representativeness of all mammal species (Vázquez and Valenzuela-Galván, 2009). Likewise, Ceballos (2007), reports that 82% of the mammal species are represented in the biggest PA in the country. Our results show that the 12 PAs evaluated represent 95.83% of medium- and large-sized mammal species registered for the Southeastern Mexico region. This high percentage of species representativeness in the PAs evaluated is an indicator of effectiveness.

Besides the representativeness of mammal species, other evaluations showed that nine of the 12 PAs evaluated in this study are effective or moderately effective for the conservation of primary vegetation and the deterrent of land uses changes (Figueroa and Sánchez-Cordero, 2008). Several studies have concluded that PAs with strong restrictions are effective for the mammal conservation (Caro, 1999; Stoner et al., 2007) and others point out that PAs are not working because of growing pressure from humans (Bruner et al., 2001). However, our results support the importance of surrounding areas for biodiversity conservation. Environmental conditions in such areas can sometimes lead with an increase in species diversity due to the variety of microhabitats and niches, which deters for example, competitive exclusion (Begon et al., 2006). For this study, results indicate that surrounding areas are offering conditions to contain medium- and large-sized mammal species in similar proportions to PAs. Hockings

(2003) points out that PAs preserve biodiversity and ecosystems but also are wildlife refuges and can contribute to maintaining the wildlife populations in surrounding areas, which is precisely where a considerable number of priority sites for the conservation of Mexican mammals are located; a considerable number of priority sites for the conservation of Mexican mammals (Conabio-Conanp-Tnc-Pronatura-Fcf and UANL, 2007). This is particularly important when considering that some human communities, for example in areas around MABR, maintain a percentage of their land under communitarian protection which contributes to biodiversity conservation because said areas serve as buffer zones, thus reducing anthropogenic pressure. This represents good news for mammal conservation because although PAs are supposedly created for the purposes of conserving a part of the country's biological richness and natural resources (www.iucn.org), most of the PAs in Mexico have been created for reasons not necessarily related directly to the conservation of biodiversity and without taking into account either biological or ecological factors or studies on the identification of priority sites for conservation (Ordoñez-Díaz and Flores-Villela, 1995; Ochoa-Ochoa et al., 2009; Vázquez and Valenzuela-Galván, 2009). This may be a limiting factor for the achievement of the conservation objectives of these areas.

Another important point is that at regional scale, higher values of human density cause high levels of mammal species richness, reaffirming the historical positive co-variation between human density and species richness. At broad scales species richness of several taxonomic groups are related in a positive way to the human presence (Balmford et al., 2001; Araujo, 2003; Gaston, 2005; Vázquez and Gaston 2006). According to Araujo (2003) it is possible that "areas preferred by humans coincide with the areas preferred by many other species". The most widely accepted explanation for the co-occurrence between wild animals and humans is related to the historic response of both to spatial variation of the environmental conditions, principally of levels of environment energy (Gaston, 2005; Vázquez and Gaston, 2006). Historically humans is established in warm areas with high productivity due to the high availability of resources (Evans and Gaston, 2005; Gaston, 2005) while the same areas with higher levels of available energy produce more biomass and can maintain more species and abundant populations of animals (Wright, 1983; Currie, 1991; Begon et al., 2006).

At a national scale, previous work found that Mexican mammal species richness is positively correlated with human density although this positive relationship may be suggesting a conservation problem in respect to Mexican mammals (Vázquez and Gaston, 2006). Moreover, the relationship between human density and species richness at local scale is usually negative (Parks and Harcourt, 2002; Pautasso, 2007). The difference between this relationship at regional (positive correlation) and local

(negative correlation) is because the species richness at regional and local level is leading by different factors, in fact richness patterns at regional scale can be the result of the factors acting locally (Currie, 1991). In this study, at regional scale medium- and large-sized mammal richness also has a positive relationship with human density and it could be expected that both variables are responding positively to environmental variables.

The response of conservation actions and species richness to different processes depends upon the scale of analysis and it is possible that regional patterns reflect a sum of local effects (Storch and Gaston, 2004). Positive effects of PAs at regional scale emphasize the importance of conservation actions at this scale (including a greater variety of land uses) and at Biosphere Reserves in Mexico (including anthropogenic activities). Also, at regional scale, factors determining mammal species richness are related to water-energy dynamic (primary productivity), weather and its physiographic variants, historic patterns and latitude. At local scale, species richness is determined mostly by micro-environmental and biotic interactions such as food availability, competition and hunting (Whittaker et al., 2001; Vázquez and Gaston, 2006). Conditions inside and outside MABR are different. Inside, the habitat reflects the protection it has benefited since 1978, maintaining most of its natural cover and almost 100% of the original mammal richness. In contrast, outside the effect of human activity is notable: most of the 30% of land cover is from anthropogenic origin and increases each year for productive purposes. MABR has been assessed previously, and these evaluations show that the reserve is effective for the conservation of mammals (Ceballos, 2007; Vázquez and Valenzuela-Galván, 2009). PAs are powerful conservation tools and can mitigate local extinction of species (Bruner et al., 2001), and the results presented here support this. But it is also important to strongly point out that management and conservation actions outside PAs should be taken in order to ensure the effectiveness of these PAs, especially considering that current Mexican PAs network has gaps left unprotected species and habitats (Valenzuela-Galván and Vázquez, 2008).

Specifically regarding medium- and large-sized mammals, this study confirms the relevance of PAs' role in southeastern Mexico in maintaining species richness inside and outside their boundaries (Conabio-Conanp-Tnc-Pronatura-Fcf and UANL, 2007). The success of PAs depends not only upon an increase in their number and/or coverage, but also upon their quality and connectivity with adjacent natural areas. If PAs are established as a network of "green islands", their failure in the long term is possible; as such adjacent areas can be a key factor in ensuring PAs' success. Therefore it is recommended that environmental authorities make a greater conservation effort (through effective economic support programs and conservation projects) toward the

sites around PAs in order to increase PAs' effectiveness and value. If we consider the positive influence of PAs and human density on the medium and large mammal species, then in the future we will have to address and embark upon conservation actions in a holistic way, as is duly noted by Adams and Hutton (2007), considering PAs as multiple use areas that, ultimately, are intimately linked with human welfare.

ACKNOWLEDGMENTS

L. Porras had support from SRE doctoral fellowship. R. Sarmiento had support from CONACYT. L. Porras and R. Sarmiento had support from Conservation Food and Health Foundation and Wildlife Conservation Society. Authors are grateful to ECOSUR for Institutional support. We want to thank CONABIO for providing a database and all the persons that collaborate and assist us in obtaining field data.

REFERENCES

- Adams WM, Hutton J (2007). People, parks and poverty: political ecology and biodiversity conservation. *Conserv. Soc.*, 5(2): 147-183.
- Araujo MB (2003). The coincidence of people and biodiversity in Europe. *Global Ecol. Biogeogr.*, 12: 5-12.
- Balmford A, Moore JL, Brooks T, Burgess N, Hansen LA, Williams P, Rahbek C (2001). Conservation conflicts across Africa. *Science*, 291: 2616-2619.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006). *Ecology From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bruner AG, Gullison RE, Rice RE, da Fonseca GAB (2001). Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, 291: 125-128.
- Caro T (1999). Densities of mammals in partially protected areas: the Katavi ecosystem of western Tanzania. *J. Appl. Ecol.*, 36: 205-217.
- Caro TM (2002). Factors affecting the small mammal community inside and outside Katavi National Park, Tanzania. *Biotropica*, 34: 310-318.
- Caro TM, Gardner TA, Stoner C, Fitzherbert E, Davenport TRB (2009). Assessing the effectiveness of protected areas: paradoxes call for pluralism in evaluating conservation performance. *Diversity Distrib.*, 15: 178-182.
- Ceballos G (2007). Conservation priorities for mammals in megadiverse Mexico: the efficiency of reserve networks. *Ecol. Appl.*, 17: 569-578.
- Ceballos G, Arroyo-Cabrales J, Medellín RA (2002). Mamíferos de México. In: Ceballos G, Simonetti JA (eds) *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*, CONABIO-UNAM, México, D.F., pp 377-413. (Please translate to English).
- Chavez C, Ceballos G, Medellín R, Zarza H (2007). Primer censo nacional del jaguar. In: Ceballos G, Chávez C, List R, Zarza H (eds) *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*, CONABIO-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., pp 133-141. (Please translate to English).
- CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA-FCF, UANL (2007). *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad terrestre de México: espacios y especies*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, A.C., Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. (Please translate to English).
- Currie DJ (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species diversity. *Amer. Nat.*, 137(1): 27-49.
- Dudley N (2008). Guidelines for applying protected area management

- categories. IUCN, Switzerland.
- Erasmus BFN, Freitag S, Gaston KJ, Erasmus BH, van Jaarsveld AS (1999). Scale and conservation planning in the real world. London. Proc. R. Soc., 266: 315-319.
- Ervin J (2003). Rapid assessment of PA management effectiveness in four countries. Bioscience, 53: 833-841.
- ESRI (2002). ArcView GIS the geographic information system for everyone. Environmental Systems Research Institute Inc. U.S.A.
- Figueroa F, Sánchez-Cordero V (2008). Effectiveness of natural PAs to prevent land use and land cover change in Mexico. Biodivers. Conserv., 17: 3223-3240.
- Forman RT (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. Landscape Ecol., 10: 133-142.
- Gascon KJ, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcolm JR, Stouffer PC, Vasconcelos H, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S (1999). Matrix habitat and species persistence in tropical forest remnants. Biol. Conserv., 91: 23-229.
- Gaston KJ, Charman K, Jackson SF, Armsworth PR, Bonn A, Briens RA, Callaghan CSQ, Catchpole R, Hopkins J, Kunin WE, Latham J, Opdam P, Stoneman R, Stroud DA, Tratt R (2006). The ecological effectiveness of PAs: The United Kingdom. Biol. Conserv., 132: 76-87.
- Gaston KJ (2005). Biodiversity and extinction: species and people. Prog. Phys. Geogr. 29: 239-247.
- Gibbs JP (1998). Distribution of woodland amphibians along forest fragmentation gradient. Landscape Ecol., 13: 263-268.
- Hockings M (2003). Systems for assessing the effectiveness of Management in PAs. BioScience, 53: 823-832.
- Hockings M, Stolton S, Dudley N (2000). Evaluating Effectiveness: A Framework for Assessing the Management of PAs. IUCN, Switzerland.
- INE-SEMARNAP (Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca) (2000). Programa de Manejo, Reserva de la Biósfera Montes Azules. México D.F. (Please translate to English).
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) (2000a). Áreas Protegidas de México. Conjunto de Datos Vectoriales de la Serie Topográfica Escala 1:1000000. (Please translate to English).
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) (2000b). Principales Resultados por Localidad. XII Censo de Población y Vivienda 2000 Escala 1:1000000. (Please translate to English).
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) (2004). Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Uso del Suelo y Vegetación escala 1:250000 Serie III (Conjunto Nacional). (Please translate to English).
- Evans KL, Gaston KJ (2005). People, energy and avian species richness. Global Ecol. Biogeogr., 14: 187-196.
- Fox J, Andronic L, Ash M, Boye T, Calza S, Chang A, Grosjean P, Heiberger R, Kerns GJ, Lancelot R, Lesnoff M, Ligges U, Messad S, Maechler M, Muenchen R, Murdoch D, Neuwirth E, Putler D, Ripley B, Ristic M, Wolf P (2009). Rcmdr: R Commander. R package version 1.5-4. <http://CRAN.R-project.org/package=Rcmdr>.
- Karanth KU, Nichols JD (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. Ecology, 79: 2852-2862.
- Kark S, Levin N, Grantham HS, Possingham HP (2009). Between-country collaboration and consideration of costs increase conservation planning efficiency in the Mediterranean Basin. PNAS 106: 15368-15373.
- Kauffman MJ, Sanjayan M, Lowenstein J, Nelson A, Jeo RM, Crooks KR (2007). Remote camera-trap methods and analyses reveal impact of rangeland management on Namibian carnivore communities. Oryx, 41: 70-78.
- MacKinnon J, MacKinnon K, Child G, Thorsell J (1990) Manejo de áreas protegidas en los trópicos. IUCN, Switzerland.
- March IJ, Flamenco A (1996). Evaluación rápida de la deforestación en las áreas naturales protegidas de Chiapas (1970-1993). ECOSUR-The Nature Conservancy-USAID. México. (Please translate to English).
- Medellín RA, Equihua M (1998). Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. J. Appl. Ecol., 35: 13-23.
- Meffe GK, Carroll CR (1997) Principles of Conservation Biology. Sinauer, Sunderland.
- Naranjo EJ (2002). Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandona forest, Mexico. Ph.D dissertation, University of Florida, Gainesville, USA.
- Ochoa-Ochoa L, Urbina-Cardona JN, Vázquez L-B, Flores-Villela O, Bezaury-Creel J (2009). The effects of governmental PAs and social initiatives for land protection on the conservation of Mexican amphibians. PLoS ONE 4: 1-9.
- Ordoñez-Díaz MJ, Flores-Villela O (1995). Áreas Naturales Protegidas. Serie de Cuadernos de Conservación 4: 11-37. (Please translate to English).
- Parks SA, Harcourt AH (2002). Reserve Size, local human density, and mammalian extinctions in U.S. PAs. Conserv. Biol., 16: 800-808.
- Pautasso M (2007). Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. Ecol. Lett., 10: 16-24.
- Rzedowski J (1978). Vegetación de México. Limusa, México D.F.
- Sarmiento R (2004). Métodos de estimación poblacional del jaguar (*Panthera onca*), Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. MSc dissertation, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. (Please translate to English).
- SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca) (1996). Programa de áreas naturales protegidas de México 1995-2000. México D.F.
- Sokal R, Rohlf J (1981). Biometry. W. H. Freeman and Company, Nueva York.
- Stoner KE, Vulinec V, Wright SJ, Peres CA (2007) Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. Biotropica, 39: 385-392.
- Storch D, Gaston KJ (2004). Untangling ecological complexity on different scales of space and time. Basic Appl. Ecol., 5: 389-400.
- Terborgh J (1992). Maintenance of diversity in tropical forest. Biotropica, 24: 283-292.
- Vázquez-Sánchez MA, March IJ, Lazcano-Barrero MA (1992). Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. ECOSFERA 1: 287-323. (Please translate to English).
- Vázquez LB, Gaston KJ (2006). People and mammals in Mexico: conservation conflicts at a national scale. Biodiv. Conserv., 15: 2397-2414.
- Vázquez LB, Rodríguez P, Arita HT (2008). Conservation planning in a subdivided world. Biodivers. Conserv., 17: 1367-1377.
- Vázquez LB, Valenzuela-Galván D (2009). ¿Qué tan bien representados están los mamíferos mexicanos en la red federal de áreas naturales protegidas del país? Rev. Mex. Biodivers., 80: 249-258. (Please translate to English).
- Vera CG (2003). Estado de la diversidad biológica de los árboles y bosques en el Sur y Sureste de México. Documentos de Trabajo: Recursos Genéticos Forestales. FGR/61S. FAO, Roma. (Please translate to English).
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001). Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. J. Biogeogr., 28: 453-470.
- Wright DH (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. Oikos, 41:496-506.
- Zuur AF, Mira A, Carvalho F, Ieno EN, Saveliev AA, Smith GM, Walker NJ (2009). Negative Binomial GAM and GAMM to Analyze Amphibian Roadkills. In: Zuur AF et al. (eds) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York, pp. 383-397.

CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Áreas protegidas y comunidades locales: Integración para la conservación

Las APs son una de las herramientas más utilizadas para la conservación de la biodiversidad, ya que controlan los efectos de la influencia humana y frenan el aumento de la frontera agrícola y urbana (MacKinnon et al. 1990). La primer AP del mundo fue creada en 1871 en Estados Unidos, pero luego de que se puso fin a la segunda guerra mundial se dio un auge en la creación de APs a nivel mundial (Adam y Hutton 2007). Muchas de estas APs han sido establecidas por razones de tipo político y son delimitadas sin atender necesariamente a un problema ecológico o de conservación. Aún así, hay que destacar que la relevancia y efectividad de las APs para la conservación de los recursos naturales ha sido ampliamente reconocida (Hockings 2003).

Sin embargo, las múltiples restricciones asociadas a las APs por lo general dejan por fuera de sus límites a las comunidades humanas y en parte las aíslan de los planes y programas de conservación. La necesidad de involucrar a las comunidades locales en la conservación de la biodiversidad es una idea que tomó auge en la década de 1980, y lo que se ha propuesto es básicamente que las personas que viven en las áreas aledañas a las APs puedan hacer uso regulado y sostenido de los recursos protegidos (Adam 2004). Esta idea se maneja actualmente en muchos países y para el caso de México se hace principalmente a través de las Reservas de la Biósfera, por ejemplo específicamente dentro de los límites de la RBMA están establecidas aproximadamente 35 comunidades humanas (CONANP 2008); aún hay quienes sostienen que los recursos para la conservación deben canalizarse en la protección restrictiva, para un análisis profundo de este tema ver Adams y Hutton (2007).

Las APs existentes sin duda han sido una buena estrategia para la conservación de la biodiversidad como se ha reiterado en este trabajo. Sin embargo, en la actualidad comprar y expropiar tierras para la creación de nuevas APs puede no ser una buena solución, debido a la escases tanto de tierras poco alteradas y de dinero para comprar dichas tierras. Sin duda en la creación de APs debe considerarse dentro de sus programas de manejo a los

propietarios de los terrenos aledaños, o en el caso de las Reservas de las Biósfera en México a los propietarios de los terrenos incluidos dentro de la reserva, como se ha hecho ya en reservas como Selva El Ocote, Sepultura, Encrucijada, Sierra Gorda, Laguna de Términos, Manantlán.

Los resultados presentados en este trabajo proveen materia prima para alimentar la discusión en cuanto a la efectividad de las APs y cómo orientar los recursos para la conservación de la biodiversidad en la actualidad, sobre todo en países latinoamericanos donde los recursos económicos son limitados y el aumento de la frontera agrícola es una constante. Por un lado quienes defienden a las APs como única herramienta efectiva para la conservación, y por otros quienes más bien apelan a la conservación comunitaria y en agropaisajes.

En este trabajo queda claro que las APs en el Sureste de México son efectivas para la representación de especies de mamíferos medianos y grandes (ver Capítulo III). Al igual que este, otros trabajos han confirmado la efectividad de esas y otras APs en México en el cumplimiento de los objetivos de conservación (Figueroa and Sánchez-Cordero, 2008). Para algunas especies de mamíferos medianos y grandes como *Tayassu pecari* las APs han garantizado su permanencia y en este caso específico la REBIMA es buen ejemplo tomando en cuenta que esta especie no se registra desde hace algunos años en los hábitats que se encuentran fuera de dicha reserva (Naranjo 2002, Ver Capítulo III). Sin embargo, los resultados obtenidos en áreas sin protección y con influencia humana son igualmente importantes ya que reflejan el papel amortiguador que esas áreas desempeñan. Algunos de los datos reportados en este trabajo apoyan esta afirmación. Por ejemplo, *Cuniculus paca* una especie que se encuentra dentro de las más cazadas en la zona de estudio (Moreno 2009) fue registrada con mayor frecuencia fuera de la REBIMA (Ver Capítulo II). Aunque los resultados de este trabajo podrían parecer en general inconclusos sobre todo respecto a la influencia del disturbio humano sobre las poblaciones de mamíferos medianos grandes. Sin embargo queda claro dichas poblaciones responden de manera diferencial ante la presencia humana y sus actividades.

Si se toma en cuenta que actualmente las APs son (en su mayoría) parches aislados unos de otros e inmersos en matrices antropogénicas cuyas barreras limitan el movimiento

de especies (Epps et al. 2007), y si la conservación en las APs se dirige hacia adentro de sus límites y no se toma en cuenta la el paisaje en el que se encuentran inmersas, entonces los objetivos de conservación pueden no ser alcanzados (Adams 2004). Cobran importancia entonces las iniciativas comunales como el establecimiento de reservas ejidales para el caso particular de México, además de por ejemplo, la certificación de tierras para protección y el pago de servicios ambientales por conservación de hábitat (www.conanp.gob.mx, www.conafor.gob.mx) que alivian en cierto modo la carga gubernamental en cuanto a conservación se refiere.

Algunos de los esfuerzos comunitarios para la conservación de la biodiversidad llevados a cabo en el área de estudio de este trabajo han resultado ser positivos. En el caso específico de la comunidad de Reforma Agraria (sitio analizado en este trabajo), quienes por varios años han vivido de la conservación de una fracción del territorio ejidal y del turismo, los resultados presentados (tanto en el Capítulo II como en el Capítulo III) dejan en evidencia la importancia de esa reserva. Otras áreas protegidas comunitarias han mostrado una contribución a la conservación de la biodiversidad. Por ejemplo para el caso específico de los anfibios, a nivel nacional, los esfuerzos de conservación comunitarios están incluyendo especies que se quedan por fuera del sistema de APs gubernamental (Ochoa-Ochoa et al. 2009). La protección comunitaria en México debe ser vista por las autoridades gubernamentales como una aliada en la protección de la biodiversidad a nivel nacional, ya que, aunque el sistema de áreas protegidas federal protege un porcentaje alto de especies (poco más del 80% en el caso de los mamíferos por ejemplo), aún deja por fuera especies endémicas y en peligro de extinción (Ceballos et al. 2002).

Otro punto importante a reconocer es que las APs, gubernamentales o comunitarias, están inmersas, como se mencionó anteriormente, en una matriz por lo general agrícola y ganadera (al menos para el caso de Mesoamérica, Harvey et al. 2008) y el éxito en conservación de dichas áreas está vinculado a la forma en que se maneja ese paisaje (Vandermer et al. 2007). Se vuelve evidente entonces la necesidad de enfocar los esfuerzos de conservación a nivel de paisaje, a escala regional más que local.

Los resultados presentados en el Capítulo II evidencian que no todas las actividades relacionadas al ser humano impactan negativamente sobre los recursos naturales, en este

caso específico, sobre la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes. De las actividades humanas desarrolladas en el sureste de la Selva Lacandona y evaluadas en este trabajo, la mayoría no tuvieron ninguna influencia sobre las poblaciones de mamíferos medianos y grandes, en general las especies reaccionan de manera diferencial al disturbio, dependiendo de las características propias de cada especie y del tipo e intensidad del disturbio. (Ver Capítulo II). Esto sin duda es una puerta abierta a hacia un nuevo enfoque en cuanto a conservación se refiere, tal como sugieren Harvey et al. (2008): un enfoque en paisajes dominados por el ser humano, que sume la agricultura sostenible a los esfuerzos que actualmente se hacen a través de las APs para alcanzar resultados a largo plazo tanto a nivel local como regional (a nivel Mesoamericano). Según Muench (2006) bajo una perspectiva de paisaje es posible manejar las áreas aledañas a la REBIMA identificando las áreas prioritarias con un nivel de conservación y funcionamiento de ecosistemas adecuado en regiones con alto nivel de ocupación y modificación humana, lo cual toma relevancia si se considera que esas áreas conforman una red de corredores biológicos.

Las áreas protegidas comunales (o ejidales) y los diferentes esfuerzos de conservación que llevan a cabo las comunidades (como someter terrenos a pago por servicios ambientales) deben ser en la actualidad el punto hacia el cual dirigir los recursos y esfuerzos de conservación. Además se debe fomentar e incentivar el manejo del paisaje a favor de la conservación, con actividades como la utilización de cercas vivas con especies nativas y mantener los potreros arbolados (Harvey et al. 2005, Harvey y Sáenz 2007).

En el caso de México existe una herramienta oficial que puede aprovecharse de mejor manera y explotarse para lograr la conexión entre conservación y comunidades sin dejar de lado el uso de los recursos naturales a los que las comunidades humanas están acostumbrados a acceder. Las Unidades de Manejo Ambiental (UMAs) son una buena alternativa al igual que el Pago por Servicios Ambientales para involucrar y comprometer a las comunidades humanas en la conservación se encuentra en el Pago por Servicios Ambientales.

La creación de nuevas APs ya no debe considerarse como la estrategia de conservación que resuelva los problemas de conservación actuales, cada vez hay menos tierra para conservar y más necesidad de tierra para cultivos y actividades humanas. Hay

- Braña, J. y A. Martínez. 2005. El PROCEDE y su impacto en la toma de decisiones sobre los recursos de uso común. *Gaceta Ecológica*, 75: 35-49.
- Bodmer, R. E., J. F. Eisenberg y K. H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11: 460-466.
- Bruner, A. G., R. E. Gullison, R. E. Rice y G. A. B. Fonseca. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, 291:125-128.
- Brunt, D. 1992. *Mastering the Struggle. Gender, actors and agrarian chance in a Mexican ejido*. CEDLA. Amsterdam. 226 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002. Mamíferos de México. pp. 377-413. En: Ceballos, G. y J. A. Simonetti (eds.). *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. CONABIO-UNAM. México, D. F.
- Chesson, P. L. y T. J. Case. 1986. Overview: nonequilibrium communities theories: chance, variability, history and coexistence. pp. 229-239. En: J. Diamond y T. Case (Eds.). *Community Ecology*. Harper and Row. Nueva York.
- Chiarello, A. G. 2000. Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology*, 14: 1649–1657.
- CONABIO. 2000. *Estrategia nacional sobre biodiversidad de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forest and Coral Reefs. *Science*, 199:1302-1310.
- 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.
- Cuaron, A. D. 2000. Effects of Land-Cover Changes on Mammals in a Neotropical Region: a Modeling Approach. *Conservation Biology*, 14: 1676–1693.

- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M.A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. A. Cairns. 2000. Carbon Flux and Patterns of Land-Use/Land-Cover Change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio*, 29:504-511.
- Decreto de Creación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, publicado en el Diario Oficial de la Federación el 12 de enero de 1978.
- Epps, C. W., J. D. Wehausen, y V. C. Bleich. 2007. Optimising dispersal and corridor models using landscape genetics. *Journal of Applied Ecology*. 44: 714–724.
- Ernest, S. K. M. y J. H. Brown. 2001. Homeostasis and compensation: The role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology*, 82: 2118-2132.
- Figueroa, F. y V. Sánchez-Cordero. 2008. Effectiveness of natural PAs to prevent land use and land cover change in Mexico. *Biodiversity Conservation*, 17: 3223-3240.
- Flores, V. O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. CONABIO-UNAM. México, D. F.
- Forman, R. T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10: 133-142.
- García-Gil, J.G. y J. Lugo H. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.) Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. *ECOSFERA*, 1: 39-49.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Wiley-Blackwell. Oxford, UK. 377 p.
- Gentile, O. N. y J. T. Fizon. 2005. Relation between small-mammal species composition and anthropic variables in the Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology*, 65: 495-501.
- Gentry, A. H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63: 19-28.

- González-García, F. 1992. Avifauna de la Selva Lacandona, Chiapas, México. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.) Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. ECOSFERA, 1: 173-200.
- Goodyear, N. C. 1992. Spatial overlap and dietary selection of native rice rats and exotic black rats. *Journal of Mammalogy*, 73: 186-200.
- Gustafson, E. J. y N. Diaz. 2002. Landscape pattern, timber extraction, and biological conservation. pp. 244-265. En: Gutzwiller, J. (Ed.), *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer. Nueva York.
- Harvey, C. A. y J. C. Sáenz. 2007. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. 620 p.
- Harvey, C. A., O. Komar, R. Chazdon, B. G. Ferguson, B. Finegan, D. M. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel y M. Wishnie. 2008. Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerica Hotspot. *Conservation Biology*, 22: 8–15.
- Hobbs, R. J. y L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implication for conservation. *Conservation Biology*, 6: 324-337.
- Hockings, M. 2003. Systems for assessing the effectiveness of Management in PAs. *BioScience* 53: 823-832.
- Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (INE-SEMARNAP). 2000. Programa de Manejo, Reserva de la Biósfera Montes Azules, México. Dirección de Publicaciones, INE. México, D.F.
- Johst, K. y A. Huth. 2005. Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? *Diversity and Distributions*, 11:111-120.
- Kaminski, J. A., M. L. Davis y M. Kelly. 2007. Disturbance effects on small mammal species in a managed Appalachian Forest. *American Midland Naturalist*, 157: 385-397.

CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Áreas protegidas y comunidades locales: Integración para la conservación

Las APs son una de las herramientas más utilizadas para la conservación de la biodiversidad, ya que controlan los efectos de la influencia humana y frenan el aumento de la frontera agrícola y urbana (MacKinnon

et al. 1990). La primer AP del mundo fue creada en 1871 en Estados Unidos, pero luego de que se puso fin a la segunda guerra mundial se dio un auge en la creación de APs a nivel mundial (Adam y Hutton 2007). Muchas de estas APs han sido establecidas por razones de tipo político y son delimitadas sin atender necesariamente a un problema ecológico o de conservación. Aún así, hay que destacar que la relevancia y efectividad de las APs para la conservación de los recursos naturales ha sido ampliamente reconocida (Hockings 2003).

Sin embargo, las múltiples restricciones asociadas a las APs por lo general dejan por fuera de sus límites a las comunidades humanas y en parte las aíslan de los planes y programas de conservación. La necesidad de involucrar a las comunidades locales en la conservación de la biodiversidad es una idea que tomó auge en la década de 1980, y lo que se ha propuesto es básicamente que las personas que viven en las áreas aledañas a las APs puedan hacer uso regulado y sostenido de los recursos protegidos (Adam 2004). Esta idea se maneja actualmente en muchos países y para el caso de México se hace principalmente a través de las Reservas de la Biósfera, por ejemplo específicamente dentro de los límites de la RBMA están establecidas aproximadamente 35 comunidades humanas (CONANP 2008); aún hay quienes sostienen que los recursos para la conservación deben canalizarse en la protección restrictiva, para un análisis profundo de este tema ver Adams y Hutton (2007).

Las APs existentes sin duda han sido una buena estrategia para la conservación de la biodiversidad como se ha reiterado en este trabajo. Sin embargo, en la actualidad comprar y expropiar tierras para la creación de nuevas APs puede no ser una buena solución, debido a la escases tanto de tierras poco alteradas y de dinero para comprar dichas tierras. Sin duda en la creación de APs debe considerarse dentro de sus programas de manejo a los propietarios de los terrenos aledaños, o en el caso de las

Reservas de las Biósfera en México a los propietarios de los terrenos incluidos dentro de la reserva, como se ha hecho ya en reservas como Selva El Ocote, Sepultura, Encrucijada, Sierra Gorda, Laguna de Términos, Manantlán.

Los resultados presentados en este trabajo proveen materia prima para alimentar la discusión en cuanto a la efectividad de las APs y cómo orientar los recursos para la conservación de la biodiversidad en la actualidad, sobre todo en países latinoamericanos donde los recursos económicos son limitados y el aumento de la frontera agrícola es una constante. Por un lado quienes defienden a las APs como única herramienta efectiva para la conservación, y por otros quienes más bien apelan a la conservación comunitaria y en agropaisajes.

En este trabajo queda claro que las APs en el Sureste de México son efectivas para la representación de especies de mamíferos medianos y grandes (ver Capítulo III). Al igual que este, otros trabajos han confirmado la efectividad de esas y otras APs en México en el cumplimiento de los objetivos de conservación (Figuroa and Sánchez-Cordero, 2008). Para algunas especies de mamíferos medianos y grandes como *Tayassu pecari* las APs han garantizado su permanencia y en este caso específico la REBIMA es buen ejemplo tomando en cuenta que esta especie no se registra desde hace algunos años en los hábitats que se encuentran fuera de dicha reserva (Naranjo 2002, Ver Capítulo III). Sin embargo, los resultados obtenidos en áreas sin protección y con influencia humana son igualmente importantes ya que reflejan el papel amortiguador que esas áreas desempeñan. Algunos de los datos reportados en este trabajo apoyan esta afirmación. Por ejemplo, *Cuniculus paca* una especie que se encuentra dentro de las más cazadas en la zona de estudio (Moreno 2009) fue registrada con mayor frecuencia fuera de la REBIMA (Ver Capítulo II). Aunque los resultados de este trabajo podrían parecer en general inconclusos sobre todo respecto a la influencia del disturbio humano sobre las poblaciones de mamíferos medianos grandes. Sin embargo queda claro dichas poblaciones responden de manera diferencial ante la presencia humana y sus actividades.

Si se toma en cuenta que actualmente las APs son (en su mayoría) parches aislados unos de otros e inmersos en matrices antropogénicas cuyas barreras limitan el movimiento de especies (Epps et al. 2007), y si la conservación en las APs se dirige hacia adentro de sus límites y no se toma en cuenta la el paisaje en el que se encuentran inmersas, entonces los objetivos de conservación pueden no ser alcanzados (Adams

2004). Cobran importancia entonces las iniciativas comunales como el establecimiento de reservas ejidales para el caso particular de México, además de por ejemplo, la certificación de tierras para protección y el pago de servicios ambientales por conservación de hábitat (www.conanp.gob.mx, www.conafor.gob.mx) que alivian en cierto modo la carga gubernamental en cuanto a conservación se refiere.

Algunos de los esfuerzos comunitarios para la conservación de la biodiversidad llevados a cabo en el área de estudio de este trabajo han resultado ser positivos. En el caso específico de la comunidad de Reforma Agraria (sitio analizado en este trabajo), quienes por varios años han vivido de la conservación de una fracción del territorio ejidal y del turismo, los resultados presentados (tanto en el Capítulo II como en el Capítulo III) dejan en evidencia la importancia de esa reserva. Otras áreas protegidas comunitarias han mostrado una contribución a la conservación de la biodiversidad. Por ejemplo para el caso específico de los anfibios, a nivel nacional, los esfuerzos de conservación comunitarios están incluyendo especies que se quedan por fuera del sistema de APs gubernamental (Ochoa-Ochoa et al. 2009). La protección comunitaria en México debe ser vista por las autoridades gubernamentales como una aliada en la protección de la biodiversidad a nivel nacional, ya que, aunque el sistema de áreas protegidas federal protege un porcentaje alto de especies (poco más del 80% en el caso de los mamíferos por ejemplo), aún deja por fuera especies endémicas y en peligro de extinción (Ceballos et al. 2002).

Otro punto importante a reconocer es que las APs, gubernamentales o comunitarias, están inmersas, como se mencionó anteriormente, en una matriz por lo general agrícola y ganadera (al menos para el caso de Mesoamérica, Harvey et al. 2008) y el éxito en conservación de dichas áreas está vinculado a la forma en que se maneja ese paisaje (Vandermer et al. 2007). Se vuelve evidente entonces la necesidad de enfocar los esfuerzos de conservación a nivel de paisaje, a escala regional más que local.

Los resultados presentados en el Capítulo II evidencian que no todas las actividades relacionadas al ser humano impactan negativamente sobre los recursos naturales, en este caso específico, sobre la riqueza y abundancia de mamíferos medianos y grandes. De las actividades humanas desarrolladas en el sureste de la Selva Lacandona y evaluadas en este trabajo, la mayoría no tuvieron ninguna influencia sobre las poblaciones de mamíferos medianos y grandes, en general las especies reaccionan de

manera diferencial al disturbio, dependiendo de las características propias de cada especie y del tipo e intensidad del disturbio. (Ver Capítulo II). Esto sin duda es una puerta abierta a hacia un nuevo enfoque en cuanto a conservación se refiere, tal como sugieren Harvey et al. (2008): un enfoque en paisajes dominados por el ser humano, que sume la agricultura sostenible a los esfuerzos que actualmente se hacen a través de las APs para alcanzar resultados a largo plazo tanto a nivel local como regional (a nivel Mesoamericano). Según Muench (2006) bajo una perspectiva de paisaje es posible manejar las áreas aledañas a la REBIMA identificando las áreas prioritarias con un nivel de conservación y funcionamiento de ecosistemas adecuado en regiones con alto nivel de ocupación y modificación humana, lo cual toma relevancia si se considera que esas áreas conforman una red de corredores biológicos.

Las áreas protegidas comunales (o ejidales) y los diferentes esfuerzos de conservación que llevan a cabo las comunidades (como someter terrenos a pago por servicios ambientales) deben ser en la actualidad el punto hacia el cual dirigir los recursos y esfuerzos de conservación. Además se debe fomentar e incentivar el manejo del paisaje a favor de la conservación, con actividades como la utilización de cercas vivas con especies nativas y mantener los potreros arbolados (Harvey et al. 2005, Harvey y Sáenz 2007).

En el caso de México existe una herramienta oficial que puede aprovecharse de mejor manera y explotarse para lograr la conexión entre conservación y comunidades sin dejar de lado el uso de los recursos naturales a los que las comunidades humanas están acostumbrados a acceder. Las Unidades de Manejo Ambiental (UMAs) son una buena alternativa al igual que el Pago por Servicios Ambientales para involucrar y comprometer a las comunidades humanas en la conservación se encuentra en el Pago por Servicios Ambientales.

La creación de nuevas APs ya no debe considerarse como la estrategia de conservación que resuelva los problemas de conservación actuales, cada vez hay menos tierra para conservar y más necesidad de tierra para cultivos y actividades humanas. Hay oportunidades y herramientas ya existentes, como las mencionadas anteriormente, a las que se puede recurrir y maximizar los beneficios que se pueden obtener de ellas. Mas qué seguir tratando de determinar cuál es la mejor manera, queda claro, como ya se he mencionado anteriormente (Harvey y Sáenz 2007, Harvey et al. 2008), que los esfuerzos de conservación deben enfocarse hacia el trabajo conjunto: por un lado, el

mantenimiento de las APs existentes, más que crear nuevas que podría significar cercar tierras con múltiples restricciones de uso, y por otro la promoción de la participación de las comunidades para combinar diferentes usos de la tierra como agricultura y ganadería con la conservación de la diversidad.

Involucrar a las comunidades en la conservación más allá del establecimiento aislado de APs no es una idea nueva, lleva en discusión varias décadas. Las ideas de la conservación a nivel de agropaisajes tampoco son tan recientes. Sin embargo, a pesar de haber disponibles múltiples estudios sobre estos temas, poco se ha llevado a la práctica siendo que es una urgencia en un mundo en el que los agropaisajes y las alteraciones humanas a los hábitats naturales están en aumento.

Aunque puede parecer un “cliché”, combinar diferentes usos de la tierra con la conservación es casi una obligatoriedad en la realidad actual. Las APs, si bien son herramientas efectivas para la conservación, no son la única herramienta ni la única solución a los problemas de conservación que actualmente se enfrentan. Los gobiernos y ONGs en América Latina no cuentan con recursos para comprar tierras para protección, además de que las prohibiciones de uso pueden favorecer la inconformidad de quienes viven en áreas aledañas a las APs.

REFERENCIAS

- Adams, W. M. y J. Hutton. 2007. People, Parks and Poverty: Political Ecology and Biodiversity Conservation. *Conservation and Society*, 5: 147–183.
- Adams, W.M. 2004. *Against Extinction: The Story of Conservation*. Earthscan, London. 256 p.
- Agencia para el Desarrollo Internacional de los Estados Unidos, USAID/MÉXICO. 2002. *Selva Lacandona, Siglo XXI. Estrategia Conjunta para la Conservación de la Biodiversidad*. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. 216 p.
- Álvarez del Toro, M. 1991. *Los Mamíferos de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas. DIF-Chiapas, Instituto Chiapaneco de Cultura. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 133 p.
- Asquith N. M. y M. Mejía-Chang. 2005. Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest Diversity. *Ecology*, 86: 379-390.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. 738 p.
- Belyea, L.R. y J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86:402–416.
- Braña, J. y A. Martínez. 2005. El PROCEDA y su impacto en la toma de decisiones sobre los recursos de uso común. *Gaceta Ecológica*, 75: 35-49.
- Bodmer, R. E., J. F. Eisenberg y K. H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11: 460-466.
- Bruner, A. G., R. E. Gullison, R. E. Rice y G. A. B. Fonseca. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, 291:125-128.
- Brunt, D. 1992. *Mastering the Struggle. Gender, actors and agrarian chance in a Mexican ejido*. CEDLA. Amsterdam. 226 p.

- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002. Mamíferos de México. pp. 377-413. En: Ceballos, G. y J. A. Simonetti (eds.). *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. CONABIO-UNAM. México, D. F.
- Chesson, P. L. y T. J. Case. 1986. Overview: nonequilibrium communities theories: chance, variability, history and coexistence. pp. 229-239. En: J. Diamond y T. Case (Eds.). *Community Ecology*. Harper and Row. Nueva York.
- Chiarello, A. G. 2000. Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology*, 14: 1649–1657.
- CONABIO. 2000. *Estrategia nacional sobre biodiversidad de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forest and Coral Reefs. *Science*, 199:1302-1310.
- 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.
- Cuaron, A. D. 2000. Effects of Land-Cover Changes on Mammals in a Neotropical Region: a Modeling Approach. *Conservation Biology*, 14: 1676–1693.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M.A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. A. Cairns. 2000. Carbon Flux and Patterns of Land-Use/Land-Cover Change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio*, 29:504-511.
- Decreto de Creación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, publicado en el Diario Oficial de la Federación el 12 de enero de 1978.
- Epps, C. W., J. D. Wehausen, y V. C. Bleich. 2007. Optimising dispersal and corridor models using landscape genetics. *Journal of Applied Ecology*. 44: 714–724.
- Ernest, S. K. M. y J. H. Brown. 2001. Homeostasis and compensation: The role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology*, 82: 2118-2132.
- Figuroa, F. y V. Sánchez-Cordero. 2008. Effectiveness of natural PAs to prevent land use and land cover change in Mexico. *Biodiversity Conservation*, 17: 3223-3240.

- Flores, V. O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. CONABIO-UNAM. México, D. F.
- Forman, R. T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10: 133-142.
- García-Gil, J.G. y J. Lugo H. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.) Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. *ECOSFERA*, 1: 39-49.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Wiley-Blackwell. Oxford, UK. 377 p.
- Gentile, O. N. y J. T. Fiszon. 2005. Relation between small-mammal species composition and anthropic variables in the Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology*, 65: 495-501.
- Gentry, A. H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63: 19-28.
- González-García, F. 1992. Avifauna de la Selva Lacandona, Chiapas, México. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.) Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. *ECOSFERA*, 1: 173-200.
- Goodyear, N. C. 1992. Spatial overlap and dietary selection of native rice rats and exotic black rats. *Journal of Mammalogy*, 73: 186-200.
- Gustafson, E. J. y N. Diaz. 2002. Landscape pattern, timber extraction, and biological conservation. pp. 244-265. En: Gutzwiller, J. (Ed.), *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer. Nueva York.
- Harvey, C. A. y J. C. Sáenz. 2007. Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. 620 p.
- Harvey, C. A., O. Komar, R. Chazdon, B. G. Ferguson, B. Finegan, D. M. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel y M.

- Wishnie. 2008. Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerica Hotspot. *Conservation Biology*, 22: 8–15.
- Hobbs, R. J. y L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implication for conservation. *Conservation Biology*, 6: 324-337.
- Hockings, M. 2003. Systems for assessing the effectiveness of Management in PAs. *BioScience* 53: 823-832.
- Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (INE-SEMARNAP). 2000. Programa de Manejo, Reserva de la Biósfera Montes Azules, México. Dirección de Publicaciones, INE. México, D.F.
- Johst, K. y A. Huth. 2005. Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? *Diversity and Distributions*, 11:111-120.
- Kaminski, J. A., M. L. Davis y M. Kelly. 2007. Disturbance effects on small mammal species in a managed Appalachian Forest. *American Midland Naturalist*, 157: 385-397.
- Laidlaw, R. K. 2000. Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of Peninsular Malaysia. *Conservation Biology*, 14: 1639-1648.
- Lancia, R. A., J. D. Nichols and K. H. Pollock. 1996. Estimating the number of animals in wildlife populations. pp. 215-253. En: Bookhout, T. A. (ed.). *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society, Maryland, U. S. A.
- Laurance, W. F. 1999. Gaia's lungs: are the rainforest inhaling earth's excess carbon dioxide? *Natural History*, 108:96.
- Lazcano-Barrero, M.A., L.J. March y M.A. Vásquez-Sánchez, 1992. Importancia y situación actual de la Selva Lacandona: Perspectiva para su conservación. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. ECOSFERA, 1: 393–437.

- Lewis, O. T., R. J. Wilson y M. C. Harper. 1998. Endemic butterflies on Grande Comore: habitat preferences and conservation priorities. *Biological Conservation*, 85: 113-121.
- Ley Agraria, publicada en el Diario Oficial de la Federación el 09 de julio de 1993.
- Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, publicada en el Diario Oficial de la Federación, 28 de enero de 1988.
- LoBue, J. y R. M. Darnell. 1959. Effect of habitat disturbance on a small mammal population. *Journal of Mammology*, 40: 425-437.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist*, 112:23-39
- MacKinnon, J., K. MacKinnon, G. Child y J.Thorsell. 1990. Manejo de áreas protegidas en los trópicos. Unión Mundial para la Naturaleza. Gland, Suiza. 314 p.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8: 780–799.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14: 1666-1675.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer. Sunderland.
- Muench, S. C. E. 2006. Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Naranjo, E. J. y R. Bodmer. 2002. Population Ecology and Conservation of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) in the Lacandon Forest, Mexico. *Tapir Conservation*, 11: 25-33.
- Naranjo, E.J. 2002. Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon forest, Mexico. Thesis (Doctor of Philosophy). University of Florida, U.S.A.

- Naranjo, E.J. y R.E. Bodmer. 2007. Source-sink systems of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation* 138:412-420
- Ochoa-Gaona, S. 2000. El proceso de fragmentación de los bosques en los Altos de Chiapas y su efecto sobre la diversidad florística. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Ochoa-Ochoa, L., J. N. Urbina-Cardona, L-B. Vázquez, O. Flores-Villela y J. Bezaury-Creel. 2009. The effects of governmental PAs and social initiatives for land protection on the conservation of Mexican amphibians. *PloS ONE*, 4 :1-9.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15: 1490-1505.
- Pickett, S. T. A., y P. S. White. Eds., 1985: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, 472 pp.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, U.S.A. 435 p.
- Piñol, J. Y J. Martínez-Vilalta. 2006. *Ecología con Números. Una introducción a la ecología con problemas y ejercicios de simulación*. Lynx Ediciones. Barcelona, España. 419 p.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. U.S.A. 564 p.
- Reice, S. R. 1994. Nonequilibrium Determinants of Biological Community Structure. *American Scientist*, 82: 424-435.
- Reyers, B. 2004. Incorporating anthropogenic threats into evaluations of regional biodiversity and prioritisation of conservation areas in the Limpopo Province, South Africa. *Biological Conservation*, 118: 521-531.
- Ritchie. E. G. y C. N. Jonhson. 2009. Predators interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12: 982-998.

- Roemer, G. W., M. E. Gompper y B. Van Valkenburgh. 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience*, 59: 165-173.
- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 1996. Programa de áreas naturales protegidas de México 1995-2000. México, D.F. 158 p.
- Siebert, S. F. 2003. Beyond Malthus and perverse incentives: economic globalization, forest conversion and habitat fragmentation. pp. 19-32. En: G. A. Bradshaw and P. A. Marquet (Eds.). *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer-Verlag, Berlín.
- Singh, S. P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 25: 1-2.
- Sloan, D. J. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. pp: 307-323. En: S. T. A. Pickett and P. S. White (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance on natural communities. *Annual Review of Ecology Systems*, 15: 353-391.
- Stouffer, P. C., R. O. Bierregaard Jr., C. Strong y T. E. Lovejoy. 2006. Long-Term Landscape Change and Bird Abundance in Amazonian Rainforest Fragments. *Conservation Biology*, 20: 1212–1223.
- Terborgh, J. 1992. *Diversity and the tropical rain forest*. Scientific American Library, New York, U.S.A. 242 p.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Shwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79–92.
- Vandermeer, J., I. Perfecto, S. Philpott, y M. J. Chappell. 2007. Reenfocando la conservación en el paisaje: la importancia de la matriz. pp. 75–104. En: Harvey, C. A. y J. C. Sáenz (Eds.). *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Editorial INBio, Heredia, Costa Rica.

- Vásquez-Sánchez., M. A., I. J. March y M. A. Lazcano-Barrero. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. ECOSFERA, 1: 287–323.
- Vázquez, L-B y D. Valenzuela-Galván. 2009. ¿Qué tan bien representados están los mamíferos mexicanos en la red federal de áreas naturales protegidas del país? *Rev Mex Biodiv*, 80: 249-258.
- Vega, E. y E. Peters. 2003. Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. pp.137-150. En: Sánchez, O., E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (Eds.). Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F.
- 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: 983-990.
- Wake, D. B. Y V. T. Vredenburg. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *PNAS*, 105:11466-11473.
- Wenguan, Z., H. Yuanman, H. Jinchu, C. Yu, Z. Jing y L. Miao. 2008. Impacts of land-use change on mammal diversity in the upper reaches of Minjiang River, China: Implications for biodiversity conservation planning. *Landscape and Urban Planning*, 85: 195–204.
- Wijesinghe, M. R. y M. de L. Brooke. 2005. Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 661-668.
- Wu, J. y H. Li. 2006. Concepts of Scale and Scaling. pp. 3-15. En: Wu, J., K. B. Jones, H. Li y O. L. Louks (Eds.). *Scaling and Uncertainty Analysis in Ecology. Methods and Applications*. Springer, Dordrecht.

- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance on natural communities. *Annual Review of Ecology Systems*, 15: 353-391.
- Stouffer, P. C., R. O. Bierregaard Jr., C. Strong y T. E. Lovejoy. 2006. Long-Term Landscape Change and Bird Abundance in Amazonian Rainforest Fragments. *Conservation Biology*, 20: 1212–1223.
- Terborgh, J. 1992. Diversity and the tropical rain forest. *Scientific American Library*, New York, U.S.A. 242 p.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Shwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79–92.
- Vandermeer, J., I. Perfecto, S. Philpott, y M. J. Chappell. 2007. Reenfocando la conservación en el paisaje: la importancia de la matriz. pp. 75–104. En: Harvey, C. A. y J. C. Sáenz (Eds.). *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Editorial INBio, Heredia, Costa Rica.
- Vásquez-Sánchez., M. A., I. J. March y M. A. Lazcano-Barrero. 1992. Características socioeconómicas de la Selva Lacandona. En: Vásquez-Sánchez, M.A. y M.A. Ramos (eds.). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. ECOSFERA, 1: 287–323.
- Vázquez, L-B y D. Valenzuela-Galván. 2009. ¿Qué tan bien representados están los mamíferos mexicanos en la red federal de áreas naturales protegidas del país? *Rev Mex Biodiv*, 80: 249-258.
- Vega, E. y E. Peters. 2003. Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. pp.137-150. En: Sánchez, O., E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (Eds.). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F.

- 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: 983-990.
- Wake, D. B. Y V. T. Vredenburg. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *PNAS*, 105:11466-11473.
- Wenguang, Z., H. Yuanman, H. Jinchu, C. Yu, Z. Jing y L. Miao. 2008. Impacts of land-use change on mammal diversity in the upper reaches of Minjiang River, China: Implications for biodiversity conservation planning. *Landscape and Urban Planning*, 85: 195–204.
- Wijesinghe, M. R. y M. de L. Brooke. 2005. Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 661-668.
- Wu, J. y H. Li. 2006. Concepts of Scale and Scaling. pp. 3-15. En: Wu, J., K. B. Jones, H. Li y O. L. Louks (Eds.). *Scaling and Uncertainty Analysis in Ecology. Methods and Applications*. Springer, Dordrecht.