



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**CONSERVACIÓN DE MAMÍFEROS TERRESTRES MEDIANOS Y GRANDES EN
PAISAJES TROPICALES MODIFICADOS POR EL HUMANO: EL PAPEL DE LA
CONECTIVIDAD DEL PAISAJE Y LAS ÁREAS PROTEGIDAS COMUNITARIAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

CARLOS ERIK MUENCH SPITZER

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

Dr. RODRIGO MEDELLÍN LEGORRETA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ENERO, 2017.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**CONSERVACIÓN DE MAMÍFEROS TERRESTRES MEDIANOS Y GRANDES EN
PAISAJES TROPICALES MODIFICADOS POR EL HUMANO: EL PAPEL DE LA
CONECTIVIDAD DEL PAISAJE Y LAS ÁREAS PROTEGIDAS COMUNITARIAS**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

CARLOS ERIK MUENCH SPITZER

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

Dr. RODRIGO MEDELLÍN LEGORRETA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ENERO, 2017.

Lic. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 14 de noviembre de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS**, al alumno **CARLOS ERIK MUENCH SPITZER**, con número de cuenta **95603702**, con la tesis titulada, "**Conservación de mamíferos terrestres medianos y grandes en paisajes tropicales modificados por el humano: El papel de la conectividad del paisaje y las áreas protegidas comunitarias**", bajo la dirección del **DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS**. Tutor principal.

Presidente: Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla
Vocal: Dr. Eduardo Mendoza Ramirez
Secretario: Dra. Julieta Benitez Malvido
Suplente: Dr. Eduardo Garcia Frapolli
Suplente: Dra. Yvonne Herrerias Diego

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 12 de enero de 2017

M. del Coro Arizmendi

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad de la UNAM, por la formación recibida durante mis estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención otorgada (número de registro 42825); al Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM por el apoyo económico recibido a través del proyecto PAPIIT-UNAM IN 227210; a la Coordinación General de Corredores y Recursos Biológicos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CGCRB-CONABIO) por el financiamiento de esta investigación.

A mi tutor principal, el Dr. Miguel Martínez Ramos. A la Dra. Julieta Benítez Malvido y el Dr. Rodrigo Medellín Legorreta, miembros de mi comité tutor.

Agradecimientos a título personal

El doctorado fue un proceso largo, y mucha gente estuvo conmigo en esta esta etapa de mi vida, acompañándome, apoyándome, enseñándome de distintas maneras. Escribir la sección de agradecimientos siempre me ha parecido muy difícil, hay tanto que agradecer a tantas personas y circunstancias, y la memoria es tan parcial, la capacidad de poner los sentimientos en palabras tan limitada, que el resultado me parece más una muestra de ingratitud que lo contrario. Pero es importante agradecer, así que me arriesgo y pido disculpas por mis omisiones.

A Miguel tengo mucho que agradecerle. Gracias por confiar en mí desde el principio, y por mantener esa confianza a pesar de mis limitaciones y mis errores. Gracias por respetar mi independencia y dejarme hacer las cosas a mi manera. Gracias por la guía, por tus esfuerzos por centrarme y ayudarme a darle estructura a un proceso de investigación que a ratos se perdía en el caos. Gracias por no limitar tu enseñanza al ámbito académico, por transmitir de una manera tan compasiva la belleza de la labor académica, el sentido de reto y aventura ante los desafíos intelectuales que estamos acostumbrados a ver como obstáculos. Gracias por ser un ser humano primero que un investigador.

A Julieta, le agradezco también su confianza inquebrantable. Tu apoyo moral y tus palabras de ánimo fueron de muchísima ayuda para poder seguir en momentos cuando por poco tiro la toalla, y para recogerla y regresar al ring cuando ya la había tirado. Gracias por no decepcionarte de mí cuando tenías toda razón de hacerlo. Gracias por apoyarme en todo momento, por recordarme la motivación última para realizar esta investigación con tu “si no es por ti, hazlo por la selva”, y por empujarme constantemente con tu “¡échale... ganas!”. También, gracias por tu calidad humana.

A Rodrigo, le agradezco haber representado un reto constante durante el doctorado. Tuvo que llegar el final del proceso para que yo pudiera ver el valor de tu postura. Gracias por ayudarme a ver mis fallas de carácter, por ser tan crítico ante ellas como lo soy yo mismo y por ayudarme a ver una parte importante de mis mecanismos de auto-boicot. Gracias por intentar enseñarme un sentido más alto de responsabilidad.

A Eduardo Mendoza, Luis Daniel Ávila, Eduardo García Frapolli e Yvonne Herrerías, les agradezco el tiempo que dedicaron a revisar esta tesis y sus atinados comentarios. Les agradezco también su disposición para tomar parte en el jurado de examen.

A Alfredo Cuarón, le agradezco, en pocas palabras, mi formación. Trabajar contigo durante la maestría definió buena parte de mi perspectiva de trabajo actual, y de nuestras pláticas surgieron muchas de las ideas que componen esta tesis.

A los ejidatarios y pobladores de Reforma Agraria, La Corona, Zamora Pico de Oro, San Lázaro, San Isidro, La Victoria y José López Portillo, a los comuneros y pobladores de Lacanjá Chansayab y Frontera Corozal. Muchas gracias por la hospitalidad que recibí en

sus pueblos y en sus selvas, y por el interés que mostraron en el proyecto. Sobre todo, gracias por las profundas enseñanzas que me permitieron formar o fortalecer mis opiniones sobre la conservación y sus implicaciones. Entre ustedes encontré maestros de vida y ejemplos de compromiso real con la selva: Don Germán, Don Víctor, Irma, Doña Jose, Don Jorge, Don Chuy, Don Damián, Don Toño, y tantos otros.

A Maggie y Gus, les agradezco su compañía y su esfuerzo. Gracias por su enorme disposición al trabajo, por las habilidades que aportaron para que formáramos un equipo tan balanceado, por escuchar mis discursos interminables y soportar mis malos humores, y sobre todo por su amistad. Fue un verdadero placer trabajar con ustedes.

A Emilio, le agradezco su invaluable ayuda y compañía en la última fase del trabajo de campo. Gracias por ser un ejemplo de solidaridad, de generosidad, de entrega a tus principios, de sentido de justicia, y encima de humildad.

A los compañeros del laboratorio, Pachi, Ale, Ángela, Juan Carlos, Omar, Isela, Aline, David, Laura, Saúl, Lilibeth, Iván, Brenda, Germán, Mayra y Martín. Gracias por crear un ambiente de trabajo tan agradable, por ayudarme innumerables veces con innumerables trámites, y por compartir los momentos de estrés y los de gozo. Fue una gran fortuna encontrar tan buenos amigos entre ustedes.

A Xóchitl Ramírez, Pedro Álvarez y Rafael Obregón, gracias por la confianza y por el apoyo que hicieron posible esta investigación.

A mi madre, le agradezco la vida, sus cuidados y su amor. Gracias también por transmitirme tanto de lo que es importante en la vida, desde el sentido de justicia hasta los gustos musicales.

A mi padre, le agradezco también la vida y el amor. Soy muy afortunado de tenerte como ejemplo, de poder aprender de ti, de tus experiencias y tus actitudes, y de sentirme querido y aceptado sin importar lo rebuscado de mi camino.

A Alex, le agradezco todo. Hermanita, eres quizás el pilar más importante en mi vida, la mejor compañera de infancia y la mejor maestra. Es una verdadera bendición tener a alguien con quien abrir el corazón es tan natural e inmediato que se siente casi inevitable.

A Rodrigo, Mariana y Bruno, les agradezco toda la alegría que le ponen a mi vida. Para mí, verlos es sentirme en casa, sus bienvenidas son momentos de felicidad plena.

A Tamara, Andrés y Alana, les agradezco ser mi familia. Gracias por las palabras de aliento o los regaños en los momentos en que más los he necesitado, por las ideas regaladas cuando me faltaba claridad, por las pláticas, las risas, por el amor inquebrantable.

A Adriana, le agradezco su amistad única. Gracias por tu solidaridad, por tu sentido del humor, por tu espontaneidad.

A Kuico y Paloma, les agradezco también la amistad de vida, la solidaridad, la hospitalidad en su casa de Pátzcuaro y la tan agradable compañía en una de las últimas salidas.

A Germán, le agradezco haber sido mi referente más claro de familia y amistad en una etapa clave de este doctorado y de mi vida. Gracias por ser un ejemplo de dedicación y lucha, pero sobre todo por tu cariño tan tangible y por el gozo natural y relajado que provoca estar contigo.

A Quetzalli, le agradezco los años de compañía. Gracias por convencerme de entrar al doctorado, por ser una amiga entrañable tantos años y por el intento. Gracias por los momentos felices, por los aprendizajes que me trajo estar contigo, y por los que aún me falta asimilar.

A Claudia y Fernanda, a Raussel, les agradezco su valiosa amistad en un lugar que quiero tanto pero donde tengo tan poca gente que llamar amigos.

A los dragoneros, Mer, Pato, Chava, Güero, Thorby, les agradezco por reaparecer en mi vida en un momento en que necesitaba tanto la amistad y la alegría del juego.

Al círculo de Reiki, les agradezco el profundo cariño a pesar de que con algunos la convivencia ha sido muy limitada. Gracias por el sentido de pertenencia y de propósito, gracias por mostrarse tan abiertamente con toda su belleza y luminosidad. Dea, gracias por iniciarme en este camino, por compartir tu percepción y tus palabras tan acertadas. Vero, gracias por tu solidaridad, por tu alegría y tu profunda visión. Ana, gracias por tu generosidad incomparable. Isa, gracias por tu compañía y tu ímpetu. Andrea, gracias por tu luz y tu delicadeza. Cris, Fer, Quetzal, Luis, a todos muchas gracias.

A Marina, le agradezco un año de felicidad profunda. Gracias por mostrarme una forma de ver el mundo tan distinta a la que acostumbro, tan llena de esperanza. Gracias por tu generosidad y compasión hacia todos y todo. Gracias por tus esfuerzos por ayudarme a verme más claramente, a quererme y a aceptarme. Gracias por hacerme sentir amado.

Dedicatoria

A la Selva Lacandona, ese rincón de México tan difícil y tan placentero, tan poderoso y tan frágil, tan inspirador y tan desgarrador, tan atendido y tan olvidado.



INDICE

	<u>Página</u>
Lista de figuras y cuadros	2
Resumen	5
Abstract	7
Introducción General	9
Capítulo 1	20
Caracterización de paisajes modificados por el humano para el manejo de la conectividad: identificación de corredores de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas.	
Capítulo 2	48
Structural connectivity matters for tropical mammal conservation even at high levels of remaining native vegetation cover.	
Capítulo 3	89
Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico.	
Discusión general y conclusiones	114
Literatura citada	124

Lista de figuras y cuadros

Capítulo 1

Figura 1. Procedimiento de identificación de corredores mediante el cálculo de distancias de amortiguamiento.....	29
Figura 2. Ejemplo de corredores identificados con distancias de amortiguamiento distintas.....	30
Figura 3. Mapa de cobertura del suelo de la región de Marqués de Comillas elaborado a partir de la clasificación de imágenes de satélite SPOT 5 del año 2011.....	32
Figura 4. Número de fragmentos de vegetación nativa para distintas categorías de tamaño del fragmento en la región de Marqués de Comillas.....	32
Figura 5. Área acumulada en hectáreas de los fragmentos de vegetación nativa para distintas categorías de tamaño del fragmento en la región de Marqués de Comillas.....	33
Figura 6. Cobertura de la vegetación nativa y ubicación de las dos principales redes en que se encuentra distribuida en la región de Marqués de Comillas.....	34
Cuadro 1. Área de los parches en que se dividen las dos redes de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas.....	34
Figura 7. Parches en que se dividen las dos redes de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas de acuerdo al mapa generado con una distancia de amortiguamiento de 480 metros.....	35
Figura 8. Mapa de las áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad del paisaje identificadas en la región de Marqués de Comillas.....	36
Cuadro 2. Área de las 16 áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad del paisaje identificadas en Marqués de Comillas.....	36
Figura 9. Clave de identificación numérica de las 16 áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad estructural del paisaje identificadas en Marqués de Comillas.....	37
Figura 10. Mapa de los corredores de vegetación que mantienen la conectividad estructural entre los principales parches de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas.....	38
Cuadro 3. Área de los 21 corredores identificados en Marqués de Comillas.....	39

Capítulo 2

Table 1. Forest cover, corridor attributes and connectivity index (CI) for the five study landscapes in the Selva Lacandona, with the weight assigned to each variable in the construction of CI.....	61
Table 2. Sampling effort, sample coverage, number of mammal captures, global capture rate, number of captured species, observed (rarefied/extrapolated) richness, estimated richness, diversity and evenness indexes for the study landscapes.....	62
Figure 1. Regression models of (a) Simpson diversity and evenness indices; (b) Functional group richness (polynomic) and Functional divergence index; (c) Bray-Curtis dissimilarity index between	

patches in each landscape (polynomic); as functions of the connectivity index in five study landscapes in the Selva Lacandona.....	63
Figure 2. Relative abundance of terrestrial mammal species captured in five landscapes of the Selva Lacandona with different connectivity levels, from continuous (top panel) to structurally isolated (bottom panel).....	65
Figure 3. Linear regression models of proportional abundance of mammalian functional groups as a function of connectivity in five landscapes in the Selva Lacandona.....	66
Figure 4. Linear regression models of abundance of two mammalian functional groups as a function of proportion of forest cover in the study landscapes.....	67
Figure 5. Non-metric dimensional scaling ordination of patches according to their functional composition (proportional abundance of functional groups), showing associations with functional groups.....	68
Figure S1. Map of the study region, with land cover classification for the study landscapes, corridor areas and sampling locations.....	84
TableS1. List of terrestrial mammal species registered by camera trapping in the Selva Lacandona, México, and their status in the NOM-059 national list of endangered species.....	85
Figure S2. Accumulation curves of terrestrial mammal species in five landscapes of the Selva Lacandona with different connectivity levels.....	86
Figure S3. Number of species in each habitat specialization category as a function of the connectivity index in the study landscapes.....	86
Figure S4. Cluster dendrogram of species based on body mass and trophic guild, used to classify registered mammals in eight functional groups.....	87
Figure S5. Proportional abundance of functional groups in the mammal assemblages present in five landscapes in the Selva Lacandona, Chiapas.....	87
Table S2. List of species found using remnant corridors and the surrounding matrix, and their threat category according to Mexican official norm NOM-059.....	88

Capítulo 3

Figure 1. Map of the sampling localities in the human-modified landscape of Marqués de Comillas.....	92
Figure 2. Mean and standard error of species richness and diversity measures for the terrestrial mammal assemblage under different protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	95
Figure 3. Rank-abundance graphs for the mammal assemblage under three protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	96

Figure 4. Non-metric multidimensional scaling ordination of sampling sites based on capture rates of terrestrial mammal species in sites under different protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	97
Figure 5. Non-metric multidimensional scaling ordination of sampling sites based on abundance of terrestrial mammal functional groups in sites under different protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	97
Figure 6. Mean, range and standard error of the relative abundance (n/100 td) of functional groups of terrestrial mammals and community-level weighted mean of body mass (kg) for each protection condition in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	98
Appendix 1. List of mammal species detected by camera trapping in Marqués de Comillas and the Montes Azules Biosphere Reserve, categorized by size, locomotion and conservation status in national and international lists of threatened species.....	107
Appendix 2. Sampling effort, sample coverage, observed number of species and captures, capture rate and estimated total richness for each study site under a given protection condition in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	108
Appendix 3. Incidence matrix of species listed on the Mexican official norm for endangered species (NOM-059) in each sampling site and protection condition studied in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	109
Appendix 4. Pairwise comparisons of species capture rates between protection conditions.....	110
Appendix 5. Cluster dendrogram of species based on body mass and trophic guild, used to define functional groups of terrestrial mammals in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	111
Appendix 6. Values of functional diversity variables obtained for each study site in the Selva Lacandona, southern Mexico.....	112
Appendix 7. Landscape context variables for the study sites in the human-modified landscape.....	113

Resumen

Los bosques tropicales están críticamente amenazados por presentar altas tasas de deforestación a nivel mundial. Algunas de las especies más amenazadas por la deforestación en el trópico pertenecen al grupo de los mamíferos terrestres medianos y grandes (>0.3 kg), y la desaparición de sus poblaciones tiene importantes consecuencias sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

La conservación de la biodiversidad tropical se basa principalmente en el establecimiento de reservas naturales. Sin embargo, aproximadamente un 90% de la superficie de bosque tropical del planeta se encuentra fuera de las reservas, de manera que la biodiversidad tropical depende cada vez más de su conservación en paisajes modificados por el humano (PMH), que presentan mosaicos complejos de remanentes de bosque maduro, bosques secundarios, terrenos agrícolas bajo diferentes sistemas de manejo y tierras degradadas.

Para enfrentar los múltiples retos que plantea la conservación de la biodiversidad en PMH, es prioritario entender cómo la biodiversidad es afectada por diferentes contextos espaciales y socioeconómicos. La presente investigación evalúa dos herramientas que pueden ser ejes fundamentales de un esquema de conservación para PMH: (1) el mantenimiento de la conectividad del paisaje mediante la identificación y manejo de corredores de vegetación remanente, y (2) la inclusión de las comunidades locales como actores centrales de la conservación, mediante su aporte en el mantenimiento de áreas protegidas comunitarias.

En el primer capítulo, presento un método de análisis espacial que permite identificar las áreas clave para el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa en PMH. Este método requiere de un mínimo de insumos y produce una representación de parches y corredores delimitados con criterios objetivos. Para ejemplificar el método, identifiqué los corredores de vegetación que mantienen la conectividad del paisaje en la región de Marqués de Comillas (MC) en la Selva Lacandona, Chiapas. Los resultados permiten concluir que MC conserva un alto grado de conectividad estructural de la vegetación nativa, y que 21 corredores de vegetación que cubren menos del 6% de la superficie de la región son responsables de mantener esta conectividad. El método que presento constituye una herramienta útil para la planeación y priorización espacial para el manejo del paisaje. La caracterización de los corredores permite identificar acciones de manejo pertinentes para cada corredor, así como estimar su funcionalidad en el mantenimiento de la conectividad del paisaje.

En el capítulo dos, evalué la conectividad funcional para los mamíferos terrestres medianos y grandes de cinco paisajes con distintos niveles de conectividad estructural, medida con un índice que integra características topológicas y condiciones de

perturbación de los corredores identificados. Para ello, utilicé trampeo fotográfico en los parches de vegetación, los corredores que los unen y la matriz antropogénica, caracterizando los ensamblajes de mamíferos presentes en cada paisaje en términos de su diversidad, riqueza y composición de especies, así como su diversidad y composición funcional. Los resultados demuestran que la conectividad estructural tiene una influencia importante sobre la riqueza y composición de especies de los ensamblajes de mamíferos terrestres incluso cuando el paisaje mantiene un alto porcentaje de cobertura de bosque nativo. Los paisajes mejor conectados presentaron una mayor riqueza de especies, debido a la retención de especies especialistas de bosque. Al perderse la conectividad, la composición de los ensamblajes cambió hacia un estado dominado por especies generalistas de hábitat. La pérdida de conectividad también provocó cambios en la composición funcional de los ensamblajes, al desaparecer grupos funcionales como los herbívoros y carnívoros mayores y aumentar la abundancia de omnívoros y herbívoros medianos. Los resultados indican que los corredores de vegetación pueden, dependiendo de sus características, actuar como filtros ecológicos, al proveer conectividad diferencial a especies con diferentes atributos funcionales. En particular, las especies de gran tamaño corporal son más sensibles a la pérdida de conectividad estructural.

En el tercer capítulo evalué la efectividad de las áreas protegidas comunitarias (APC) de MC para la conservación de los mamíferos terrestres medianos y grandes. Usando trampeo fotográfico, comparé la abundancia, riqueza, diversidad y composición de especies, así como la composición y diversidad funcional de los ensamblajes de mamíferos encontrados en una reserva de la biósfera, en APC y en parches de bosque no protegidos. No encontré diferencias en riqueza o diversidad de especies de mamíferos entre las diferentes condiciones de protección. Sin embargo, las APC presentaron todos los grupos funcionales de mamíferos terrestres encontrados en la mayor reserva oficial de la región, mientras que en los parches de bosque no protegidos no encontré carnívoros mayores. Las APC también presentaron una menor abundancia de omnívoros e insectívoros generalistas que los parches de bosque sin protección. Estos resultados demuestran la efectividad de las APC para la conservación de algunos de los elementos más frágiles de la biodiversidad tropical.

Finalmente, presento las conclusiones generales de la investigación y discuto la importancia de las dos herramientas de conservación estudiadas para un modelo de conservación viable en PMH, que adopte una perspectiva de paisaje y sea capaz de armonizar los objetivos de conservación de la biodiversidad, producción agrícola y bienestar humano en el territorio a conservar.

Abstract

Tropical forests are critically endangered worldwide by high deforestation rates. Some of the species most threatened by this process are medium to large terrestrial mammals (>0.3 kg). Loss of the populations of these species has important consequences on the ecosystem's structure and function.

Traditionally, biodiversity conservation relies on the establishment of nature reserves. However, 90% of the planet's tropical forests lie outside of reserves, so that tropical biodiversity depends upon its conservation in human-modified landscapes (HML), where mature and secondary forests coexist in complex mosaics with agricultural and degraded lands. A priority to address the complex challenges posed by biodiversity conservation in HML is to understand how biodiversity is affected by different spatial and socioeconomic contexts. The aim of this research is to evaluate two conservation tools that can be fundamental for a conservation scheme in HML: (1) landscape connectivity maintenance by means of identification and management of remnant vegetation corridors, and (2) inclusion of local communities as central conservation actors through their contribution in keeping community-protected areas.

In the first chapter, I present a spatial analysis method that identifies key areas that maintain structural connectivity of native vegetation in HML. This method requires few cartographic input, and uses objective criteria to produce a representation of clearly delimited patches and corridors in the landscape. In order to exemplify this method, I identified the vegetation corridors that maintain landscape connectivity in the Marqués de Comillas (MC) region in the Selva Lacandona, Chiapas. The results show that MC maintains a high degree of structural connectivity of native vegetation, and that 21 vegetation corridors, covering less than 6% of the region's surface, are responsible of this connectivity. The method I present is a useful tool for spatial priority setting and planning of landscape management. Characterization of identified corridors allows for the identification of pertinent management actions for each particular corridor, and permits an estimation of its functionality in maintaining landscape connectivity.

In the second chapter, I evaluate functional connectivity for medium to large terrestrial mammals of five landscapes with different levels of structural connectivity, measured with an index that aggregates topologic attributes and disturbance conditions of identified corridors. For this, I used camera trapping in vegetation patches, connecting corridors and the anthropogenic matrix, characterizing mammal assemblages in each landscape in terms of their species diversity, richness and composition, as well as their functional diversity and composition. Results show that structural connectivity has a strong influence on species richness and composition of terrestrial mammal assemblages, even when the

landscape retains a high percentage of native forest coverage. Better connected landscapes showed higher species richness, due to the retention of forest specialist species. As connectivity was lost composition of the assemblages changed, favoring habitat generalist species. Connectivity loss also induced changes in functional composition of the assemblages. Functional groups such as large herbivores and large carnivores disappeared, while omnivores and medium-sized herbivores increased in abundance. The results indicate that vegetation corridors can, depending on their characteristics, act as ecological filters, providing differential connectivity to species with different functional attributes. Large-bodied species are particularly sensitive to structural connectivity loss.

In the third chapter, I evaluate the effectiveness of MC's community-protected areas (CPA) for the conservation of medium to large terrestrial mammals. Using camera trapping, I compared abundance, species richness, diversity and composition, as well as functional diversity and composition of mammal assemblages found in a biosphere reserve, in four CPA and in four unprotected forest patches. I did not find differences in mammal species richness or diversity among protection conditions. However, CPA showed all terrestrial mammal functional groups found in the largest official reserve of the region, while in unprotected forest patches large carnivores were not detected. CPA also showed lower abundances of generalist omnivores and insectivores than unprotected forest patches. These results demonstrate the effectiveness of CPA for the conservation of some of the most fragile components of tropical biodiversity.

Finally, I present the investigation's general findings and discuss the importance of the studied conservation tools for a viable conservation model in HML, one that adopts a landscape perspective and is able to harmonize biodiversity conservation objectives with agricultural production and human well-being in the territory of interest.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques tropicales cubren aproximadamente 7% de la superficie del planeta, pero albergan más de la mitad de su diversidad biológica, ubicándose como los ecosistemas terrestres más biodiversos y ecológicamente complejos del mundo (Laurance 1999, Dirzo y Raven 2003). Estos bosques están críticamente amenazados por presentar altas tasas de deforestación a nivel mundial (Asner *et al.* 2009), principalmente a causa de la conversión a terrenos agrícolas y ganaderos (Geist y Lambin 2002). Incluso las proyecciones más optimistas de deforestación tropical predicen que los bosques maduros con bajos niveles de perturbación humana serán extremadamente escasos en el futuro próximo (Wright y Muller-Landau 2006). Dada su excepcional biodiversidad, la actual tendencia de deforestación en el trópico amenaza con ocasionar un evento de extinción de especies de proporciones catastróficas (Pimm y Raven 2000, Bradshaw *et al.* 2009).

Entre los mamíferos terrestres medianos y grandes se encuentran algunas de las especies más amenazadas por la deforestación en el trópico, dado que reúnen una serie de características que los hacen particularmente susceptibles a la extinción: gran tamaño corporal, grandes requerimientos espaciales, densidades poblacionales bajas y tasas de reproducción lentas (Cardillo *et al.* 2005). Los mamíferos mayores cumplen funciones cruciales en la estructuración y regulación de los ecosistemas por medio de procesos como depredación, herbivoría, depredación de semillas y dispersión de semillas (Redford 1992, Estes *et al.* 2011). Además, este grupo tiene una gran importancia económica para muchas comunidades rurales de las zonas tropicales, que recurren a la cacería de subsistencia para satisfacer sus requerimientos de proteína animal (Robinson y Bodmer 1999). Actualmente una cuarta parte de las especies de mamíferos terrestres se encuentran en peligro de extinción y la mitad presentan tendencias poblacionales en declive (Schipper *et al.* 2008). La pérdida de las poblaciones de mamíferos mayores tiene importantes consecuencias sobre el funcionamiento de los ecosistemas y su capacidad para proveer servicios clave a las sociedades humanas (Dirzo *et al.* 2014).

Ante esta problemática, la principal acción de conservación emprendida por las sociedades humanas es el establecimiento de áreas naturales protegidas. Actualmente, el

15.4% de la superficie terrestre está bajo algún esquema de protección (Juffe-Bignoli *et al.* 2014), y los bosques tropicales son uno de los ecosistemas mejor representados en este esquema de conservación (Schmitt *et al.* 2009). Sin embargo, aproximadamente un 90% de la superficie de bosque tropical que existe en el planeta se encuentra fuera de las áreas protegidas, de manera que la biodiversidad tropical depende cada vez más de su conservación en paisajes modificados por la actividad humana (Chazdon *et al.* 2009). Este hecho es evidente si se considera que la biodiversidad albergada por las áreas protegidas es afectada por los procesos de degradación que ocurren fuera de sus límites (Hansen y DeFries 2007, Laurance *et al.* 2012). Las áreas protegidas se encuentran cada vez más aisladas por el avance de la deforestación en sus inmediaciones (DeFries *et al.* 2005), lo que se ha identificado como la causa de la extinción local de algunos mamíferos mayores dentro de ellas (Newmark 1996, Woodroffe y Ginsberg 1998). Una estrategia de conservación basada en áreas protegidas aisladas no será capaz de proteger la biodiversidad en el escenario de migraciones de la biota que se avecina ante el cambio climático global (Opdam y Wascher 2004).

Así, el escenario más común en los paisajes tropicales actuales es un mosaico complejo de remanentes de bosque maduro, bosques secundarios y terrenos agrícolas bajo diferentes sistemas de manejo (Perfecto y Vandermeer 2008). Es en este escenario donde la ciencia de la conservación biológica está obligada a trabajar para asegurar la permanencia y viabilidad de la biodiversidad tropical (Chazdon *et al.* 2009). La conservación en paisajes productivos no sólo es necesaria como complemento de las áreas protegidas, sino que tiene un papel tanto o más importante que la conservación en reservas formales (Fischer *et al.* 2006, Perfecto y Vandermeer 2008).

La conservación de la biodiversidad en paisajes modificados por el humano (PMH) presenta retos complejos en términos tanto ecológicos como sociales. En el contexto de la investigación ecológica, es prioritario entender cómo la biodiversidad es afectada por diferentes contextos espaciales y socioeconómicos (Chazdon *et al.* 2009). En particular, es importante determinar la capacidad de los PMH y los remanentes de bosque que contienen para conservar a las especies con mayor riesgo de extinción (Tschardt *et al.*

2012), que constituyen una prioridad de conservación global. La presente investigación aborda dos de los principales retos para construir un esquema de conservación de la biodiversidad tropical viable y eficiente en PMH: el mantenimiento de la conectividad del paisaje y la inclusión de iniciativas de conservación comunitarias. Con estos ejes temáticos, la investigación se centra en los mamíferos terrestres medianos y grandes (>0.3 kg) de la región de la Selva Lacandona en Chiapas, México.

Conectividad del paisaje

La deforestación modifica no sólo la cantidad de vegetación nativa en los paisajes tropicales, si no su configuración espacial, provocando paulatinamente la subdivisión de esta vegetación en parches, la disminución en el tamaño de los parches y un creciente aislamiento entre ellos (Fahrig 2003). Los efectos nocivos de la pérdida de vegetación nativa sobre la biodiversidad están muy bien documentados (Bennett *et al.* 2006), pero la importancia de los cambios en su configuración espacial ha estado sujeta a controversias recientes (Fahrig 2013), y por ello requiere ser investigada a mayor profundidad. A pesar de estas controversias, es universalmente aceptado por los biólogos de la conservación que el aislamiento o pérdida de conectividad entre remanentes de vegetación nativa acarrea riesgos importantes para la fauna silvestre.

El aislamiento entre los parches de vegetación nativa puede provocar la subdivisión de las poblaciones de muchas especies en poblaciones más pequeñas, restringidas en mayor o menor medida a los parches remanentes. Así, el aislamiento provoca una reducción en el tamaño poblacional (Fahrig y Paloheimo 1988), lo que aumenta el riesgo de extinción debido a diversos fenómenos demográficos y genéticos.

Las poblaciones pequeñas pueden presentar densidad-dependencia negativa o efecto Allee, que consiste en una reducción en la supervivencia o la capacidad reproductiva de los individuos a densidades poblacionales bajas (Lande 1988). Esto puede ser resultado, por ejemplo, de una disrupción de mecanismos de protección ligados a la estructura social de la especie o de una mayor dificultad para encontrar pareja reproductiva. Además, las

poblaciones pequeñas pueden experimentar variaciones demográficas estocásticas que las conduzcan a la extinción (Lande 1993). Las poblaciones pequeñas también presentan un mayor riesgo de extinción ante variaciones estocásticas en las condiciones ambientales y catástrofes climáticas (Stacey y Taper 1992).

Por otro lado, la viabilidad de las poblaciones pequeñas puede reducirse por fenómenos genéticos como los cuellos de botella, dado que poseen sólo una parte del acervo genético original (Young *et al.* 1996). Con esta variabilidad genética reducida, la población puede sufrir de depresión por endogamia, debida al cruzamiento entre parientes cercanos y la consecuente acumulación de alelos deletéreos (Andersen *et al.* 2004). Finalmente, la deriva génica puede provocar una reducción severa de diversidad genética en poblaciones pequeñas (Young *et al.* 1996).

La pérdida de conectividad entre parches de vegetación nativa también puede interrumpir dinámicas regionales que permiten la persistencia de poblaciones espacialmente estructuradas en paisajes fragmentados. Tanto la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1963, 1967) como la teoría de metapoblaciones (Levins 1969) postulan que la inmigración y la extinción local son los factores que gobiernan la dinámica de este tipo de poblaciones. La extinción de poblaciones locales es un fenómeno recurrente, por lo que la inmigración cobra una importancia central al permitir la recolonización de parches de hábitat en los que la especie ha desaparecido (Fahrig y Merriam 1994). En este contexto, el aislamiento entre poblaciones locales provoca una disrupción de esta dinámica, que puede resultar en la extinción de la población regional (Hanski 1998). La inmigración también reduce la probabilidad de extinción de las poblaciones locales al aumentar su tamaño, lo que se conoce como efecto rescate (Brown y Kodric-Brown 1977). Finalmente, la inmigración puede mantener poblaciones en parches de hábitat de baja calidad con individuos provenientes de parches de alta calidad, con mayor éxito reproductivo, en una dinámica de fuente-sumidero (Pulliam 1988).

La pérdida de conectividad puede reducir el acceso a recursos esenciales para algunas especies (Dunning *et al.* 1992). Además, los paisajes fragmentados son más susceptibles a

invasiones biológicas (Laurance *et al.* 2002), que pueden significar una presión adicional para las especies nativas. Finalmente, el aislamiento entre parches de vegetación nativa puede impedir el cambio en las áreas de distribución de las especies que se espera como adaptación al cambio climático global (Soulé *et al.* 2004, Heller y Zavaleta 2009).

Los efectos del aislamiento a nivel poblacional afectan el proceso de ensamblaje de las comunidades, modificando la riqueza y composición de especies en los parches remanentes (Kupfer *et al.* 2006). Estos cambios, a su vez, afectan las interacciones bióticas en los parches, de manera que pueden provocar un aumento en las presiones de competencia, depredación y/o parasitismo, o bien la disrupción de relaciones mutualistas (Fischer y Lindenmayer 2007). Por estos efectos indirectos, la extinción de especies clave o “fuertemente interactuantes” puede ocasionar cascadas de extinción (Soulé *et al.* 2005).

El manejo enfocado a mantener la conectividad del paisaje busca facilitar el movimiento de individuos entre subpoblaciones, reduciendo el riesgo de extinción local y manteniendo la riqueza y composición de la comunidad (Bennett *et al.* 2006). Este manejo puede consistir en el mantenimiento o creación de corredores y pequeños parches intermedios (“stepping-stones”) o incrementando la permeabilidad de la matriz antrópica (Fischer y Lindenmayer 2007). La alternativa de incrementar la permeabilidad de la matriz productiva mediante manejo agroecológico ha ganado atención recientemente en el contexto de conservación en PMH (Donald y Evans 2006, Perfecto y Vandermeer 2008). Sin embargo, esta estrategia puede ser insuficiente para permitir el movimiento de muchas especies, por lo que los corredores de vegetación son la estrategia de manejo más socorrida. La evidencia de la efectividad de los corredores como herramienta de conservación es abundante (Haddad *et al.* 2003, Hilty y Merenlender 2004, Damschen *et al.* 2006), pero hacen falta estudios a nivel de paisaje que evalúen su efectividad para grupos biológicos que incluyan a las especies más sensibles a la fragmentación, como los mamíferos mayores (Beier y Noss 1998, Cushman *et al.* 2013).

Para lograr una conservación efectiva en los PMH es necesaria una mejor comprensión de los patrones de movimiento y persistencia de especies en los remanentes de bosque

nativo tanto como en los tipos de cobertura antrópicos (Daily *et al.* 2003, Fischer y Lindenmayer 2007). Esto permitiría una planeación más efectiva de corredores biológicos, integrando tierras productivas, remanentes de bosque y franjas ribereñas para incrementar la capacidad de estos paisajes de mantener biodiversidad (Chazdon *et al.* 2009). En particular, se requieren herramientas apropiadas para identificar sitios prioritarios para mantener la conectividad del paisaje (DeClerck *et al.* 2010), dado que ciertos elementos del paisaje pueden tener una importancia desproporcionada para esta función dado su contexto espacial (Lindenmayer *et al.* 2008). Además, la evaluación de la funcionalidad de estos elementos es importante para lograr cada vez un mejor diseño y manejo de corredores biológicos (Cushman *et al.* 2013).

Conservación comunitaria

Además de las ya mencionadas limitaciones de las áreas naturales protegidas, esta estrategia de conservación enfrenta una escasa aceptación social, y en ocasiones incluso resistencia activa por parte de las comunidades humanas que habitan estas áreas (Wilshusen *et al.* 2002, Chapin 2004, García-Frapolli *et al.* 2009). Esta actitud es comprensible dado que la creación de áreas protegidas tiene impactos negativos sobre los derechos y las formas de vida de los residentes locales, restringiendo su acceso a los recursos naturales, criminalizando prácticas tradicionales de uso y, en casos extremos, provocando el desplazamiento forzado de comunidades enteras (West *et al.* 2006). De esta manera, mientras las áreas protegidas generan beneficios a escala global, los costos económicos, sociales y culturales de su establecimiento son transferidos a las comunidades locales (Adams y Hutton 2007).

Con mucha frecuencia, el establecimiento de las áreas protegidas por el estado ocurre de manera autoritaria, sin considerar las prácticas, visiones, valores e intereses de las comunidades locales, y por ello genera conflictos entre ellas y las autoridades ambientales (West *et al.* 2006, García-Frapolli *et al.* 2009). Cuando existen espacios de participación local para la toma de decisiones de manejo, éstos no suelen ser efectivos por estar sujetos

a fuertes inequidades de poder (García-Frapolli *et al.* 2009). Las comunidades locales a menudo dependen de la biodiversidad para satisfacer necesidades básicas de alimento, medicina o vivienda (Kaimowitz y Sheil 2007), por lo que sus prioridades suelen ser distintas de las prioridades de conservación globales. La inclusión de la perspectiva local no sólo puede evitar conflictos previsibles, si no generar oportunidades de colaboración hacia objetivos de conservación comunes (Sheil *et al.* 2006).

La discrepancia prevaleciente entre la política de conservación dominante y los intereses de los grupos indígenas y campesinos no es un problema trivial. Se ha calculado que los territorios de comunidades indígenas cubren un 22% de la superficie del planeta, y coinciden con áreas que contienen 80% de su biodiversidad (Kothari *et al.* 2012). En México, alrededor del 80% de las áreas boscosas están bajo tenencia comunal en forma de ejidos y comunidades indígenas (Bray *et al.* 2003). Dado este patrón de tenencia, no es sorprendente que el 95% de la superficie de las áreas naturales protegidas de México sea de propiedad privada o comunal (García-Frapolli *et al.* 2009). Así, la inclusión de las comunidades rurales en los programas de conservación es una necesidad insoslayable.

La coincidencia de alta biodiversidad en territorios indígenas y campesinos ha sido ampliamente documentada (Maffi 2005), e indica que estas comunidades tienen esquemas de conservación efectivos, basados en la generación, acumulación y transmisión de conocimiento ecológico tradicional (Gadgil *et al.* 1993, Berkes *et al.* 2000). Las comunidades manejan y conservan sus territorios desde hace milenios, aunque el reconocimiento del valor de estos esquemas de conservación sea un fenómeno reciente (Kothari *et al.* 2012). Actualmente, se calcula que la superficie del planeta protegida por comunidades rurales o indígenas en áreas protegidas comunitarias (APC) es igual o mayor que el representado por áreas protegidas oficiales (Kothari *et al.* 2012). Aunque los sistemas de manejo y organización de las APC son diversos, el atributo central que las caracteriza es el control local de las decisiones de manejo (Kothari 2006), mediante reglas sociales que regulan el acceso a la tierra y los recursos naturales (Kitamura y Clapp 2013).

El valor de las APC para la conservación ha sido reconocido por la Convención para la Diversidad Biológica, que exige a los gobiernos nacionales reconocer y apoyar estas iniciativas (Kothari 2006). Sin embargo, la conservación comunitaria permanece excluida de las políticas de conservación en la mayoría de los países (Kothari 2006). Las APC enfrentan retos complejos derivados de diversos factores, tales como los proyectos de desarrollo impuestos desde el exterior, las tendencias de los mercados globales, el debilitamiento de las instituciones tradicionales, el cambio de aspiraciones e intereses entre las generaciones jóvenes, el crecimiento poblacional y la erosión de la base de recursos (Kothari *et al.* 2012). Por ello, las APC requieren apoyo externo desde el gobierno y otros sectores sociales, en forma de reconocimiento legal, seguridad en la tenencia de la tierra, apoyo económico y fortalecimiento de capacidades técnicas (Kothari 2006).

Las APC pueden ser más efectivas que las reservas oficiales deteniendo la deforestación en fronteras agrícolas en expansión, como se ha documentado en Brasil (Nepstad *et al.* 2006), Guatemala y México (Bray *et al.* 2008), así como en el trópico en general (Porter-Bolland *et al.* 2012). Sin embargo, existe muy poca información directa sobre el estado de la biodiversidad en estas áreas, y por lo tanto la evidencia científica de su efectividad para la conservación es limitada. Los pocos estudios disponibles que comparan APC con áreas protegidas oficiales suelen reportar la disminución o desaparición de algunas de las especies de mayor interés para la conservación (endémicas, especialistas de hábitat, de gran tamaño corporal o en peligro de extinción) en las APC (Shahabuddin y Rao 2010). Esto puede deberse a que las APC suelen ser más pequeñas y encontrarse más aisladas que las áreas protegidas oficiales (Shahabuddin y Rao 2010). Estos resultados parecen apoyar el planteamiento de quienes abogan por las áreas protegidas estrictas bajo control gubernamental como única alternativa, arguyendo que cualquier nivel de extracción de recursos va en detrimento de la biodiversidad (Redford y Richter 1999) y que la conservación fracasará si depende de la obediencia voluntaria y no de la imposición autoritaria (ver discusión en Wilshusen *et al.* 2002). Uno de los argumentos de los defensores del paradigma proteccionista es que la gente inevitablemente merma las poblaciones de animales de gran tamaño. Sin embargo, este supuesto debe ser puesto a

prueba comparando la composición de especies de fauna mayor en reservas oficiales deshabitadas y reservas comunitarias (Schwartzman *et al.* 2000). Dada la extremada escasez de información, es necesaria más investigación para determinar bajo que contextos de paisaje y políticas de manejo pueden las APC ser más eficientes para la conservación de la biodiversidad.

De cualquier forma, es necesario reconocer la pertinencia de las APC en paisajes tropicales modificados por la actividad humana, donde nuevas áreas protegidas estrictas no son una opción realista y, en palabras de Schwartzman y colaboradores (2000) “... la verdadera elección es entre bosques habitados y defendidos por gente y pastizales ganaderos o agricultura industrial”. El contexto actual no permite soslayar la necesidad de una estrategia de conservación de la biodiversidad con perspectiva más amplia, aplicable a paisajes ecológica y socialmente complejos, en la que las APC deben jugar un papel central no sólo por su valor intrínseco de conservación, si no por aumentar la efectividad de las áreas protegidas oficiales al mantener la conectividad entre ellas y amortiguar presiones externas que las afectan (Shahabuddin y Rao 2010, Kitamura y Clapp 2013).

Planteamiento del estudio

En el presente trabajo de investigación pretendo demostrar la viabilidad de un esquema alternativo de conservación para paisajes tropicales modificados por las actividades humanas, que tenga como ejes fundamentales la conectividad del paisaje y la inclusión de las comunidades locales como actores centrales del manejo del territorio.

En el primer capítulo, expongo un método de análisis espacial que permite identificar las áreas clave para el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa en paisajes modificados por el humano. El método presentado requiere de un mínimo de insumos cartográficos, que pueden obtenerse por percepción remota, y produce una clasificación objetiva de los principales elementos del paisaje de acuerdo al modelo de parche-corredor-matriz de la ecología del paisaje. Este método constituye una herramienta de gran utilidad para la planeación espacial de actividades de manejo a nivel

de paisaje, pues permite identificar áreas prioritarias para realizar actividades de conservación y restauración de ecosistemas, aumentando así la eficiencia de los recursos disponibles para la conservación de la biodiversidad. Para ejemplificar el método propuesto, identifiqué los corredores de vegetación responsables del mantenimiento de la conectividad del paisaje en la región de Marqués de Comillas en la Selva Lacandona, Chiapas. A partir de los resultados de este análisis seleccioné los sitios estudiados en los capítulos subsecuentes.

En el capítulo dos, presento un índice que, a partir de las características topológicas y las condiciones de perturbación de los corredores de vegetación identificados, evalúa su potencial para mantener la conectividad del paisaje. Posteriormente, evalué la conectividad funcional de cinco paisajes con distintos niveles de conectividad estructural, medida con este índice. Con este fin, caractericé los ensamblajes de mamíferos terrestres medianos y grandes presentes en cada paisaje en términos de su diversidad, riqueza y composición de especies, así como su composición y diversidad funcional, utilizando trampeo fotográfico en estaciones fijas distribuidas en los parches de vegetación, los corredores que los unen y la matriz antropogénica que los rodea. Relacionando las características de los ensamblajes con el índice propuesto, evalué la importancia de la conectividad estructural para la conservación de la biodiversidad en paisajes que mantienen niveles altos de cobertura vegetal nativa. Además, analizo la diversidad y composición funcional de los ensamblajes de mamíferos en los paisajes estudiados para determinar si los corredores tienen un efecto de filtro ecológico, al proveer conectividad diferencial a especies con atributos funcionales distintos.

En el tercer capítulo abordé la viabilidad de la conservación comunitaria como estrategia social de conservación de la biodiversidad tropical. Específicamente, evalué la efectividad de las áreas naturales protegidas comunitarias de Marqués de Comillas para la conservación de los mamíferos terrestres medianos y grandes. A partir de datos generados mediante trampeo fotográfico, comparo la abundancia, riqueza, diversidad y composición de especies, así como la composición y diversidad funcional de los ensamblajes de mamíferos encontrados en una reserva de la biósfera, en áreas protegidas

comunitarias y en bosques de acceso libre sujetos extracción forestal y otras actividades humanas. Concluyo el capítulo discutiendo algunas de las limitaciones de las áreas protegidas comunitarias y algunos aspectos en los que la política pública podría incidir para mejorar el desempeño de estas iniciativas en términos de conservación y manejo de la fauna silvestre.

Finalmente, presento las conclusiones generales de la investigación y discuto la importancia de los corredores de vegetación y la conservación comunitaria para un modelo de conservación viable en paisajes modelados por la actividad humana, que adopte una perspectiva de paisaje y sea capaz de armonizar los objetivos de conservación de la biodiversidad, producción agrícola y bienestar humano en el territorio a conservar.

Caracterización de paisajes modificados por el humano para el manejo de la conectividad: identificación de corredores de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas

Carlos Muench^{1*}.

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

*Dirección de correo electrónico: carlosmuench@gmail.com

Resumen

La conservación de la biodiversidad en paisajes con niveles bajos o intermedios de modificación humana requiere de herramientas para identificar los elementos del paisaje claves para el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa. En este trabajo presento un método para identificar corredores de vegetación de acuerdo al umbral de fragmentación específico del paisaje analizado. Mediante la subdivisión progresiva de una red de vegetación en los parches que la componen, este método determina el punto de subdivisión máxima y delimita los corredores que mantienen la conectividad de la red. El método presentado es de fácil aplicación, requiere de pocos insumos cartográficos y utiliza criterios objetivos para delimitar parches y corredores. Para ejemplificar el método propuesto, identifiqué los corredores de vegetación prioritarios en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Los resultados indican que esta región conserva un alto grado de conectividad de la vegetación nativa. Identifiqué 16 áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad entre los principales parches de vegetación nativa, que dividí en 21 corredores con un área total de 11,503 ha, lo que representa el 12% de la vegetación nativa remanente y el 5.7% de la superficie total de la región. Así, el manejo adecuado de una pequeña fracción de la región podría mantener o mejorar su capacidad para conservar la biodiversidad. La caracterización de los corredores permitiría identificar acciones de manejo pertinentes para cada corredor, así como estimar su funcionalidad y su importancia en el mantenimiento de la conectividad del paisaje, facilitando los procesos de planeación para el manejo. El método presentado puede ser de gran utilidad para la investigación ecológica, pues una vez identificados los corredores es posible evaluar su funcionalidad para diferentes grupos de especies y su papel en el mantenimiento de la continuidad espacial de procesos ecológicos.

Palabras clave: Conectividad del paisaje; Corredores de vegetación; Prioridades de conservación; Patrones espaciales; Selva Lacandona.

Abstract

Biodiversity conservation in landscapes with low to intermediate levels of human modification requires adequate tools to identify key landscape elements that maintain structural connectivity of native vegetation. Here, I present a method that identifies vegetation corridors according to a landscape's specific fragmentation threshold. By progressively subdividing a vegetation network in its component patches, this method determines the maximum subdivision degree and delimits the corridors that maintain the net's connectivity. The method I present is easy to apply, requires few cartographic inputs and uses objective criteria to define patches and corridors. To exemplify the method, I identified key vegetation corridors in the Marqués de Comillas region in Chiapas. The results indicate that this region maintains a high level of connectivity of the remaining native vegetation. I identified 16 priority areas for connectivity maintenance among the main native vegetation patches. I divided these areas into 21 corridors with a total area of 11,503 ha, which represents 12% of the region's remaining native vegetation and 5.7% of the region's total area. Thus, adequate management of a small fraction of the region's area could maintain or enhance its capacity for biodiversity conservation. Characterization of these corridors would allow for the identification of pertinent management actions for each corridor, and would also help to estimate their functionality and importance for landscape connectivity, aiding management planning processes. This method can also be useful in ecological research, because once the corridors are identified it is possible to evaluate their functionality for different groups of species, as well as their role in the maintenance of spatial continuity of ecological processes.

Keywords: Landscape connectivity; Vegetation corridors; Conservation priorities; Spatial pattern; Selva Lacandona.

Introducción

El concepto de conectividad del paisaje, definido como “el grado en que el paisaje facilita o impide el movimiento entre parches de recursos” (Taylor *et al.* 1993), se ha vuelto central para la biología de la conservación por su importancia en el mantenimiento de poblaciones, comunidades y procesos ecológicos (Lindenmayer *et al.* 2008). La conectividad del paisaje, de acuerdo a esta definición funcional, depende tanto de la estructura del paisaje como de las características ecológicas y conductuales de una especie determinada.

Por su carácter especie-específico, la medición directa de la conectividad funcional de un paisaje es complicada y costosa, dada la multiplicidad de percepciones y respuestas de diferentes especies a la estructura del paisaje. En el ámbito del manejo de ecosistemas los objetivos de conservación no se restringen a una especie, por lo que los tomadores de decisiones pueden verse abrumados por la complejidad que representa la perspectiva funcional de la conectividad (Saura *et al.* 2011). Así, para fines de manejo es útil conceptualizar la conectividad del paisaje en términos más operativos. Una propuesta en este sentido es la de Fischer y Lindenmayer (2007), quienes definen conectividad del paisaje en términos estructurales, restringiéndola a la escala de percepción humana y a la vegetación nativa del paisaje analizado. Desde una perspectiva estructural, la conectividad se refiere a la continuidad de los elementos del paisaje, sin considerar los requerimientos de una especie particular (Forman y Godron 1986, Collinge y Forman 1998). El aspecto estructural de la conectividad es el más susceptible de manejo, mediante el establecimiento o mantenimiento de corredores de vegetación entre los parches remanentes (Fischer y Lindenmayer 2007). Partiendo de una perspectiva estructural, es posible manejar el paisaje con objetivos más amplios, incluyendo el mantenimiento de la continuidad espacial de procesos ecológicos (Soulé *et al.* 2004), y la conectividad de hábitat para grupos de especies (Opdam *et al.* 2003, Calabrese y Fagan 2004).

Las métricas utilizadas para caracterizar la conectividad estructural pueden ser tan simples como la distancia entre parches de vegetación, la presencia de corredores o la cantidad de

vegetación nativa remanente a cierta distancia de un parche focal, o bien índices que cuantifican patrones espaciales más complejos, tales como la dimensión fractal o la cohesión entre parches (Calabrese y Fagan 2004). En general, una mayor conectividad estructural suele tener efectos positivos sobre las especies nativas (Fischer y Lindenmayer 2007), pero la relación entre distintas métricas estructurales y la conectividad funcional no ha sido adecuadamente examinada (Tischendorf y Fahrig 2000, Kindlmann y Burel 2008). Un paisaje puede estar conectado funcionalmente para una especie aun cuando no exista conectividad estructural entre los parches de hábitat que utiliza, si la especie es capaz de cruzar discontinuidades en su hábitat. Por otro lado, un paisaje puede estar conectado estructuralmente por medio de corredores y tener poca conectividad funcional, si la especie de interés no utiliza los corredores (Taylor *et al.* 2006).

Las métricas estructurales tienen una clara utilidad para propósitos de investigación, donde se busca establecer la relación entre ellas y una variable de respuesta determinada. Sin embargo, en el contexto del manejo de ecosistemas, más que contar con una medida numérica de conectividad, se necesita identificar los elementos del paisaje que tienen una mayor importancia en su mantenimiento (Lindenmayer *et al.* 2008). Por ello, se necesitan herramientas que permitan establecer prioridades espaciales en la planeación de acciones de manejo para mantener o reestablecer la conectividad (DeClerck *et al.* 2010).

La herramienta más ampliamente usada para la planeación y el manejo de la conectividad del paisaje en la actualidad es el modelado de rutas de menor costo (Cushman *et al.* 2013). Esta herramienta permite identificar vías de movimiento potencial entre bloques de vegetación estructuralmente aislados entre sí, y por ello es de gran utilidad para sustentar estrategias de restablecimiento de la conectividad en paisajes con un grado considerable de fragmentación. Sin embargo, las herramientas diseñadas para identificar corredores remanentes, necesarias para sustentar una estrategia de mantenimiento de la conectividad estructural, son sumamente escasas (Vogt *et al.* 2007). Esto puede deberse a que la identificación de corredores puede ser un procedimiento trivial en paisajes que presentan un alto grado de modificación antropogénica, cuya configuración suele ser notoriamente geométrica, con los parches y corredores claramente definidos y

distinguibles de la matriz antropogénica. En paisajes con un nivel menor de modificación antropogénica, sin embargo, es común encontrar bloques de vegetación nativa con formas muy complejas, que presentan angostamientos, penínsulas y otras irregularidades que dificultan la descripción del paisaje en términos del modelo parche-corredor-matriz de la ecología del paisaje (Forman y Godron 1986). En estos paisajes, el establecimiento de límites claros entre parches y corredores se dificulta, por lo que se requieren métodos que utilicen criterios objetivos para definir qué constituye un corredor y qué un angostamiento del parche, o cuándo una península de vegetación es un corredor que conecta a un parche pequeño.

Un procedimiento para la identificación de corredores que ha sido utilizado en procesos de planeación para el manejo de bosques es el análisis morfológico de patrones espaciales (MSPA, Morphological Spatial Pattern Analysis). Este método permite clasificar automáticamente mapas binarios (*e. g.* bosque - no bosque) en categorías de patrones espaciales, entre los que destacan los “puentes” que conectan parches de vegetación (Saura *et al.* 2011). Este modelo requiere únicamente de un parámetro de anchura del borde, definido por el usuario, para el procedimiento de clasificación. Dada la sensibilidad del método a este parámetro (Ostapowicz *et al.* 2008), su uso requiere de conocimiento previo de la dinámica ecológica del sistema o especie de interés. La definición arbitraria de la anchura de borde puede ser una limitación de este método, que no cuenta con criterios claros para establecer este parámetro de acuerdo a los objetivos del análisis.

Un método de identificación de corredores muy similar al MSPA (Muench 2006) considera de manera explícita la importancia de la anchura de borde sobre los resultados, y permite determinar el valor ideal de este parámetro de acuerdo a los objetivos del análisis. Este método fue diseñado para identificar corredores claves para el mantenimiento de la conectividad de hábitat de una especie determinada, considerando sus preferencias de hábitat y requerimientos espaciales. De este modo, el método puede considerar información ecológica básica de una especie para producir descripciones del paisaje con una perspectiva de conectividad potencial (Muench 2006, Domínguez 2011, Roldán 2012).

En el presente trabajo presento una adaptación del método de Muench (2006) para identificar los elementos del paisaje claves en el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa de acuerdo al “umbral de fragmentación” específico del paisaje analizado, sin considerar las necesidades de una especie determinada. Mediante la subdivisión progresiva de una red de vegetación en los parches que la componen, este método permite determinar el punto de subdivisión máxima e identificar los vínculos estructurales responsables del mantenimiento de la conectividad de la red. El método presentado es de fácil aplicación, requiere de pocos insumos cartográficos y utiliza criterios objetivos para la delimitación parches y corredores en paisajes con un nivel bajo o intermedio de modificación antropogénica. Así, este método produce descripciones del paisaje compatibles con el concepto de conectividad del paisaje de Fischer y Lindenmayer (2007), referentes a la vegetación nativa y a la escala de percepción del humano, y por lo tanto intuitivas y útiles para la toma de decisiones de manejo.

Métodos

Área de estudio

Para ejemplificar el método propuesto, identifiqué las áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa en la región de Marqués de Comillas, en la Selva Lacandona, Chiapas. La Selva Lacandona (16°, 17° N y 90° 30', 91° 30' W) es el mayor reducto de bosque tropical perennifolio en Norteamérica, y mantiene una alta diversidad biológica, por lo que es prioritaria para la conservación (Mendoza y Dirzo 1999). La región de Marqués de Comillas, al este de la Selva Lacandona, es una extensa planicie con lomeríos bajos (<300 msnm) (García-Gil y Lugo 1992), delimitada por los ríos Lacantún, al oeste, y Usumacinta, al este y norte. El clima es cálido húmedo con lluvias en verano, con una temperatura media anual entre 24 y 26°C, y una precipitación anual superior a los 2,500 mm. La vegetación predominante es el bosque tropical perennifolio, con distintas asociaciones vegetales que se desarrollan en

condiciones topográficas, hidrológicas y edáficas particulares (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002).

Marqués de Comillas fue colonizada a partir de la década de 1970, con flujos migratorios provenientes de distintos estados de México, que continuaron hasta mediados de los años 80. El tipo de tenencia de la tierra es ejidal, con 36 ejidos establecidos en los dos municipios que conforman la región (Marqués de Comillas y Benemérito de las Américas). En las últimas décadas, la región ha presentado altas tasas de deforestación (Castillo 2009) debido a la apertura de terrenos para actividades agropecuarias. El tipo de cobertura dominante en la actualidad es el pastizal cultivado para ganadería, y la deforestación continúa, principalmente para el establecimiento de plantaciones extensivas de palma de aceite. Estos cambios en la cobertura del suelo han provocado cambios importantes en la configuración del paisaje, con una tendencia a la fragmentación de los tipos de vegetación nativos.

Elaboración del mapa de cobertura del suelo

Como primer paso para caracterizar la estructura espacial del paisaje en la región de Marqués de Comillas, realicé una clasificación supervisada de imágenes satelitales SPOT 5 tomadas en marzo del 2011. Para ello, definí polígonos con cobertura vegetal conocida como sitios de entrenamiento, y utilicé el algoritmo de máxima probabilidad para asignar cada celda en la imagen a uno de los cuatro tipos de cobertura previamente definidos: (1)- Bosque maduro y vegetación secundaria arbórea; (2)- Vegetación secundaria arbustiva y herbácea; (3)- Coberturas antrópicas; y (4)- Agua. Estos procedimientos, así como todos los análisis espaciales que se describen en el presente trabajo, se llevaron a cabo utilizando el programa de código abierto GRASS GIS 6.4.2, disponible en la dirección electrónica <http://grass.osgeo.org/>.

Para reducir la dispersión de celdas individuales aisladas en la clasificación resultante, en preparación para los análisis posteriores, apliqué un filtro para asignar a cada celda en la imagen clasificada el valor modal en una ventana de análisis de 7 X 7 celdas.

Posteriormente, recorté la imagen filtrada para hacerla coincidir con los límites de la

región de Marqués de Comillas. La imagen resultante constituye el mapa de cobertura del suelo utilizado en los análisis posteriores para caracterizar la estructura del paisaje en términos de la conectividad de la vegetación nativa.

A partir del mapa resultante calculé métricas básicas para caracterizar la estructura espacial del paisaje: el porcentaje de la superficie representada por cada tipo de cobertura y el número y área de los parches de vegetación nativa remanente.

Identificación de puntos clave para el mantenimiento de la conectividad del paisaje

Como primer paso para la identificación de corredores de vegetación nativa remanente, realicé una reclasificación del mapa de cobertura del suelo en dos categorías: (1)- Vegetación nativa (bosques maduros y vegetación secundaria arbórea), y (2)- Coberturas antrópicas (vegetación secundaria arbustiva y herbácea, áreas de cultivo, potreros, poblados y caminos). Las zonas clasificadas como agua en el mapa de cobertura elaborado se restringen a los límites de la región de estudio, en los ríos Lacantún y Usumacinta, y fueron incorporados a la categoría de coberturas antrópicas para evitar que fueran identificadas como áreas de conectividad de la vegetación nativa.

Para los análisis posteriores, establecí un área mínima cartografiable de 4 hectáreas, reclasificando todas las áreas menores a este tamaño al tipo de cobertura que las circunda, ya que el exceso de detalle en un análisis a nivel regional complica la interpretación de los resultados. Las áreas reclasificadas fueron incorporadas de nuevo al producto cartográfico final, para mantener la precisión en los cálculos de área de parches y corredores.

Con este mapa como insumo, el procedimiento de identificación de corredores comienza realizando una erosión de los fragmentos de vegetación nativa, mediante el cálculo de distancias de amortiguamiento (buffer) a partir del borde del fragmento hacia el interior del mismo. El mapa resultante está compuesto de tres clases: coberturas antrópicas, vegetación nativa a menos de la distancia de amortiguamiento a partir del borde, y vegetación nativa a más de esta distancia del borde (Figura. 1B). Esta última clase, que representa los fragmentos “erosionados” (Figura 1C), es dilatada nuevamente mediante el

cálculo de una segunda distancia de amortiguamiento igual a la primera, esta vez hacia el exterior (Figura 1D). De este modo se restablecen las dimensiones reales de cada parche (Figura 1E), excluyendo celdas que pueden agruparse en dos tipos de superficies distintas: aquellas que son una extensión del parche principal y no conectan a otro parche (penínsulas de vegetación), y aquellos que conectan dos o más parches. Estos últimos constituyen los corredores (Figura 1F).

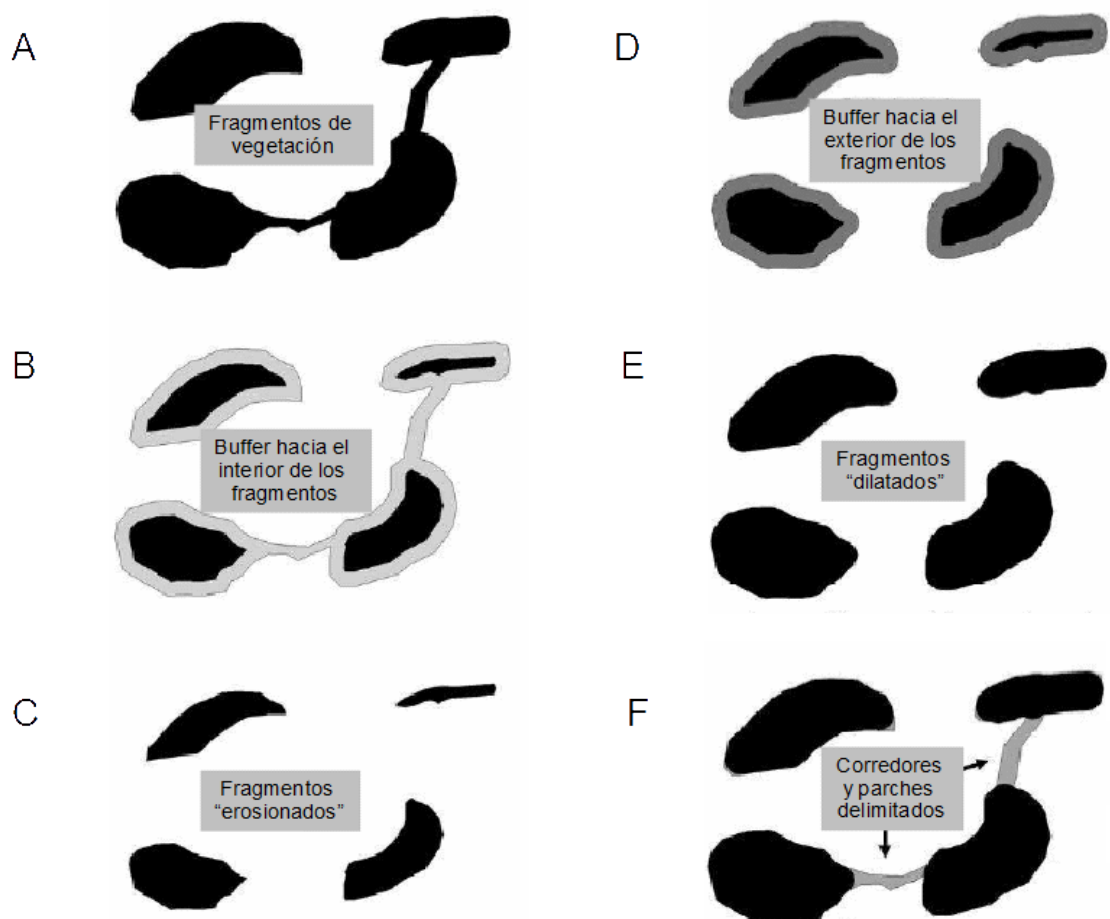


Figura 1. Procedimiento de identificación de corredores mediante el cálculo de distancias de amortiguamiento.

Realicé este procedimiento de manera iterativa con distintas distancias de amortiguamiento, iniciando con 60 metros y continuando en intervalos regulares hasta los 900 metros (60, 120, 180... 840, 900). De este modo, obtuve distintos mapas de posibles

parches y corredores. Los mapas obtenidos con las distancias de amortiguamiento pequeñas identifican corredores delgados que conectan a pequeños parches periféricos, mientras que con distancias de amortiguamiento mayores se identifican corredores más anchos y que descomponen la red de vegetación nativa en parches de mayor superficie (Figura 2).

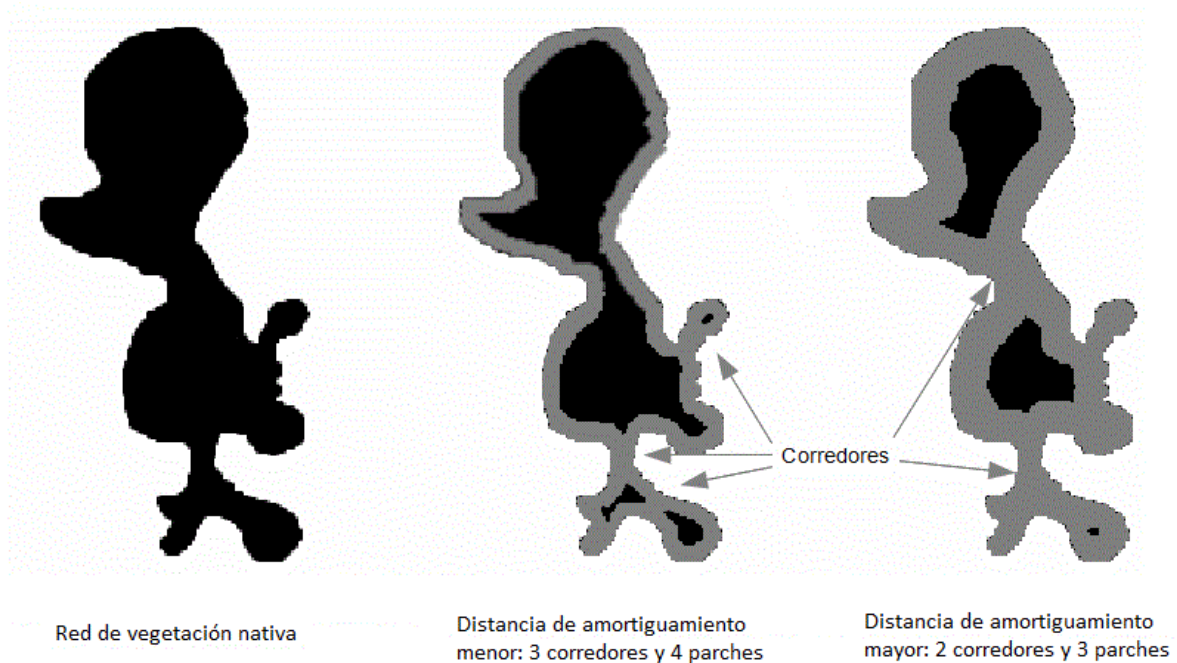


Figura 2. Ejemplo de corredores identificados con distancias de amortiguamiento distintas. Las flechas indican los corredores: áreas de vegetación nativa dentro de la distancia de amortiguamiento que conectan dos o más parches.

Para cada uno de los mapas generados con distintas distancias de amortiguamiento, calculé el número de parches en que se dividió la red de vegetación nativa y el área promedio de estos parches.

Concluí el proceso de identificación de corredores seleccionando el mapa que descompone la red de vegetación nativa en el mayor número de parches del mayor tamaño promedio. Este mapa identifica los principales parches de vegetación nativa de la región analizada, así como las áreas que mantienen la conectividad estructural entre ellos.

A partir del mapa seleccionado, calculé el área de los parches y las áreas de conectividad identificadas. Dada la complejidad del paisaje analizado, algunas de las áreas de conectividad de mayor extensión tienen una gran complejidad topológica y constituyen amplias zonas de conectividad entre varios parches, que pueden dividirse en corredores más pequeños. Por ello, y para generar una propuesta de unidades de manejo de la conectividad más simple, simplifiqué el trazo original de estas grandes áreas de conectividad eliminando penínsulas de vegetación y pequeños parches periféricos y manteniendo la continuidad vegetal entre los parches principales. De esta manera, generé el mapa final de corredores de vegetación y calculé el área de los corredores identificados.

Resultados y discusión

Caracterización de la estructura del paisaje en la región de estudio

De acuerdo con la imagen de satélite clasificada, en marzo del año 2011 la región de Marqués de Comillas conservaba un alto porcentaje (47.7%) de su superficie cubierta por vegetación nativa (bosque maduro y bosques secundarios), con poco más de 95,600 hectáreas asignadas a este tipo de cobertura (Figura 3).

La vegetación nativa remanente en Marqués de comillas se encuentra repartida en un gran número de fragmentos, cuyo tamaño es muy variable (Figura 4). Aunque los fragmentos pequeños son por mucho los más abundantes, contribuyen sólo de manera marginal al área total de este tipo de cobertura (Figura 5). Es notable que los dos fragmentos de mayor tamaño, de aproximadamente 67,800 y 6,400 hectáreas, representan el 77.6% de toda la vegetación nativa remanente en la región. Así, puede afirmarse que en el año 2011 el paisaje en Marqués de Comillas conservaba un alto grado de conectividad estructural de la vegetación nativa.

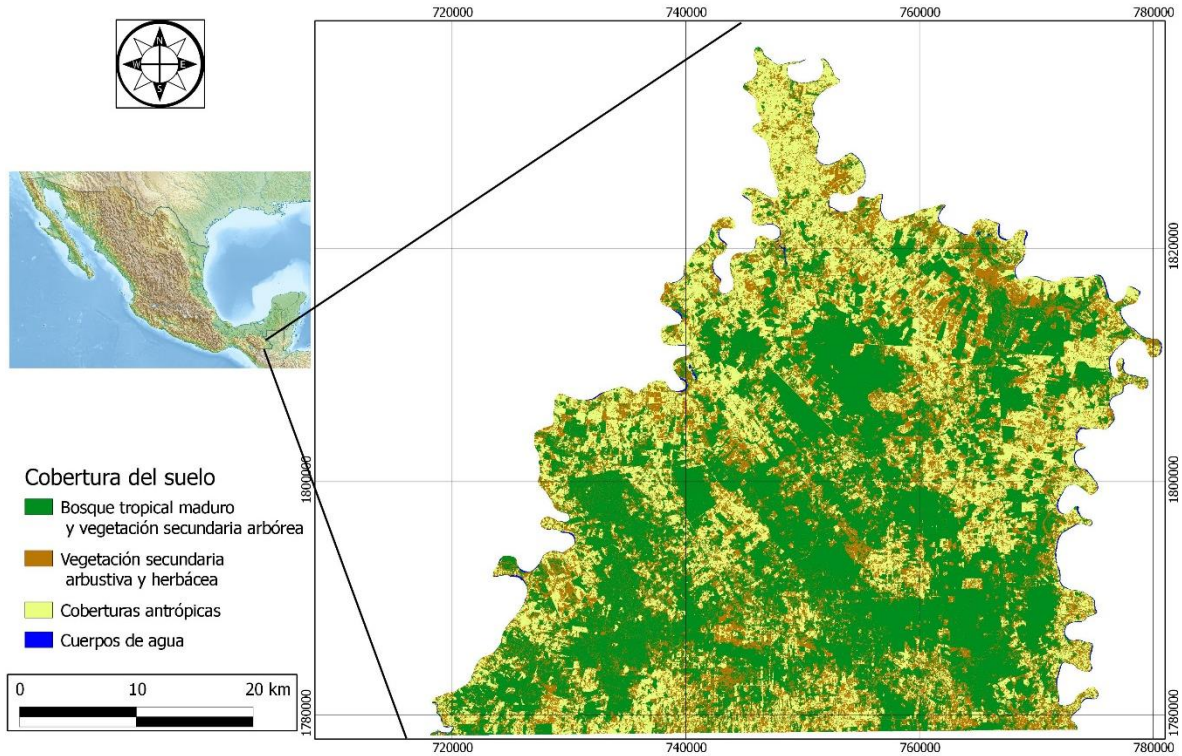


Figura 3. Mapa de cobertura del suelo de la región de Marqués de Comillas elaborado a partir de la clasificación de imágenes de satélite SPOT 5 del año 2011.

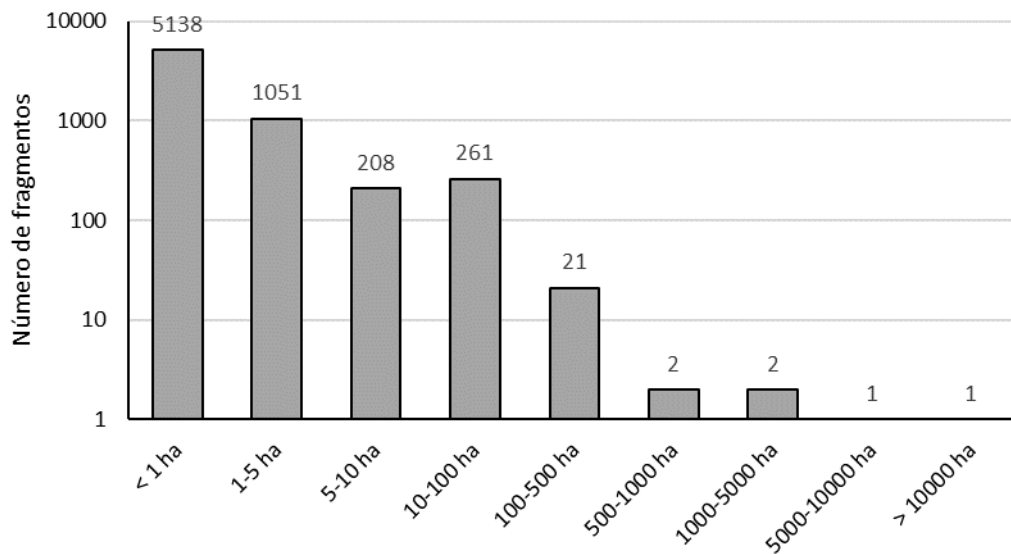


Figura 4. Número de fragmentos de vegetación nativa para distintas categorías de tamaño del fragmento en la región de Marqués de Comillas.

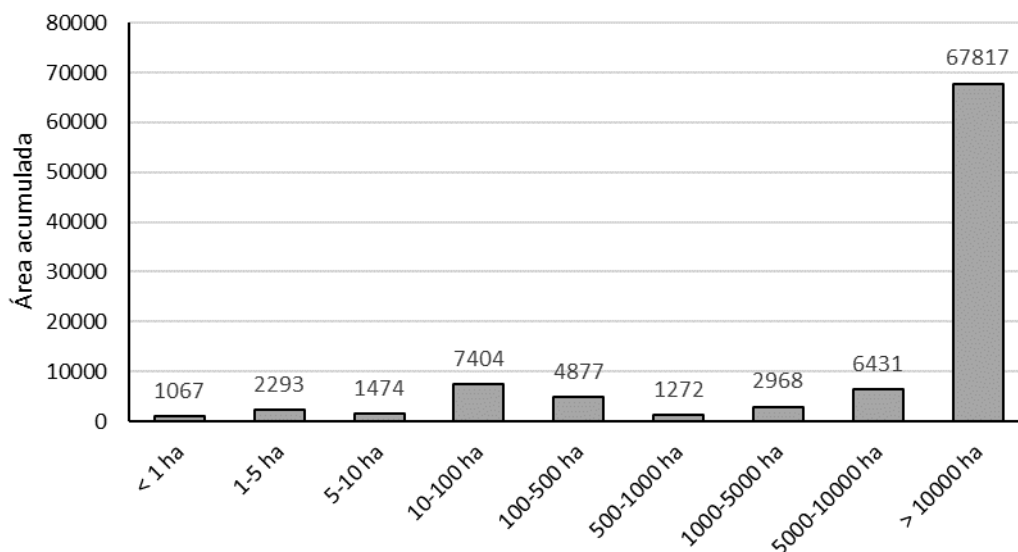


Figura 5. Área acumulada en hectáreas de los fragmentos de vegetación nativa para distintas categorías de tamaño del fragmento en la región de Marqués de Comillas.

Áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad de la vegetación nativa

Los dos fragmentos de vegetación nativa de mayor superficie identificados en la región de Marqués de Comillas constituyen grandes redes de parches de interconectados de manera compleja. La mayor de estas redes, de 67,817 ha, se extiende por prácticamente toda la región, aunque toca sólo de manera marginal los ejidos ubicados hacia el norte y en la periferia: Benemérito de las Américas, Quiringuicharo, Zamora Pico de Oro, Roberto Barrios y Nuevo Chihuahua. La segunda red, de 6,431 ha, se ubica entre Benemérito de las Américas y Roberto Barrios (Figura 6).

El tercer fragmento en tamaño, de 1,784 ha y que es compartido por los ejidos de Quiringuicharo y Zamora Pico de Oro, guarda también importancia estratégica en términos de conectividad del paisaje, ya que se ubica entre la red principal de vegetación nativa y la Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA). Este fragmento puede estar facilitando el tránsito de fauna entre la RBMA y Marqués de Comillas al proveer refugio temporal para especies con cierta capacidad de cruzar discontinuidades en su hábitat, en un efecto conocido como “stepping stones” o trampolín (Forman 1995, Hilty *et al.* 2006).

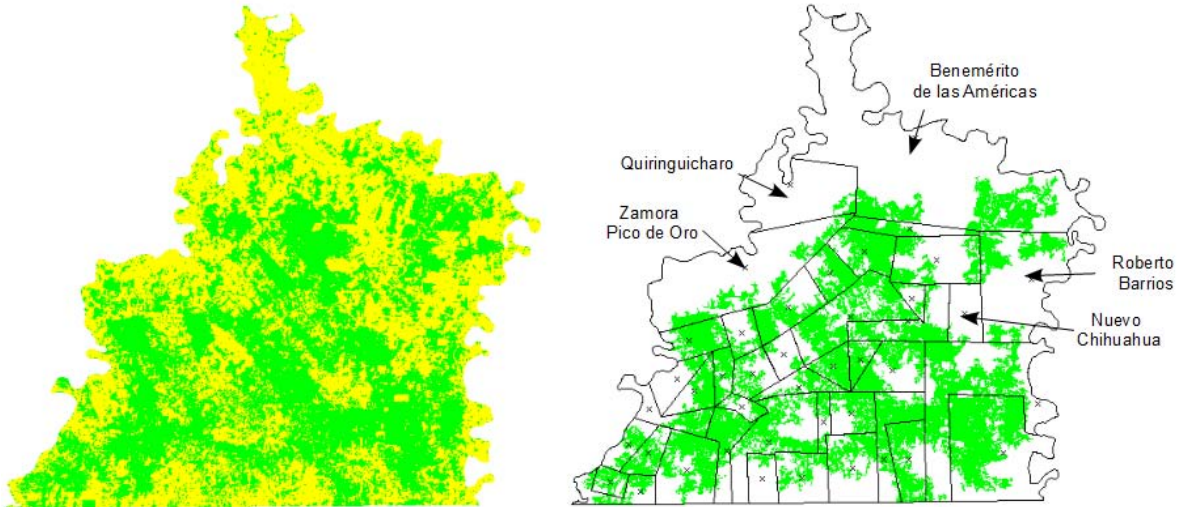


Figura 6. Cobertura de la vegetación nativa (en color verde) y ubicación de las dos principales redes en que se encuentra distribuida en la región de Marqués de Comillas.

Todos los corredores identificados con el procedimiento descrito en la sección de métodos forman parte de las dos redes de vegetación de mayor tamaño, manteniendo la continuidad vegetal entre los parches que las conforman. Estas redes se descomponen en el mayor número de parches del mayor tamaño promedio en el mapa generado con una distancia de amortiguamiento de 480 metros (Figura 7), por lo que este mapa es el que se utilizó para definir los parches principales y las áreas responsables de mantener la conectividad estructural entre ellos. Los parches identificados como principales en este trabajo miden entre 245 y 9,969 ha (promedio = 2,516 ha, D.E. = 2,723 ha), y suman un área total de 52,852 ha (Cuadro 1).

Cuadro 1. Área de los parches en que se dividen las dos redes de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas.

Parche	Área (ha)	Parche	Área (ha)	Parche	Área (ha)
1	7577	8	1020	15	1280
2	837	9	871	16	1712
3	713	10	2094	17	562
4	532	11	2385	18	245
5	1727	12	2422	19	2302
6	1626	13	1642	20	9969
7	7564	14	5428	21	346

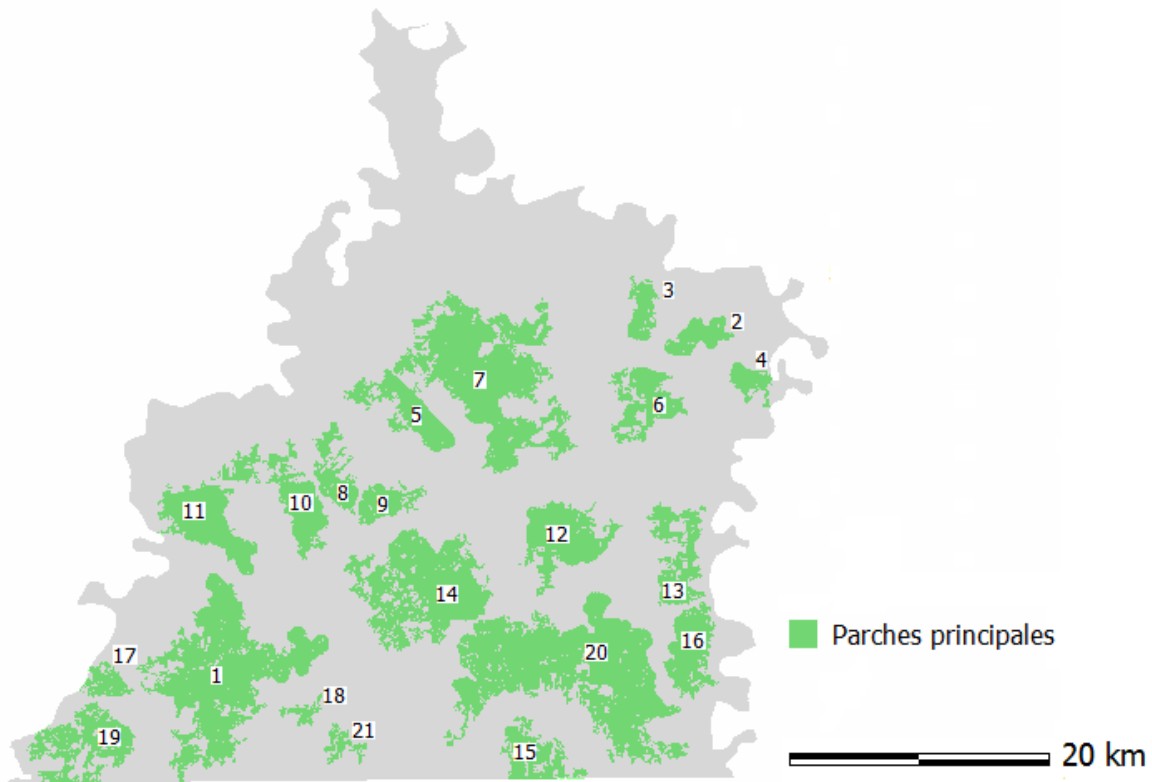


Figura 7. Parches en que se dividen las dos redes de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas de acuerdo al mapa generado con una distancia de amortiguamiento de 480 metros.

El mapa que representa la configuración espacial de la vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas en términos de los elementos del modelo parche-corredor-matriz de la ecología del paisaje, es el principal producto del análisis de identificación de corredores realizado (Figura 8). En este mapa se identifican un total de 16 áreas responsables de mantener la conectividad estructural entre los parches principales de vegetación nativa de la región. Las áreas identificadas presentan una gran variación en cuanto a su tamaño, con superficies que van de las 8 a las 6, 439 ha (promedio = 1,280 ha, D.E. = 1,857 ha, cuadro 2). En total, las áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad (APMC) suman una superficie de 20,488 ha, lo que representa un 21% de la superficie cubierta por vegetación nativa, y un 10% de la superficie total de la región.

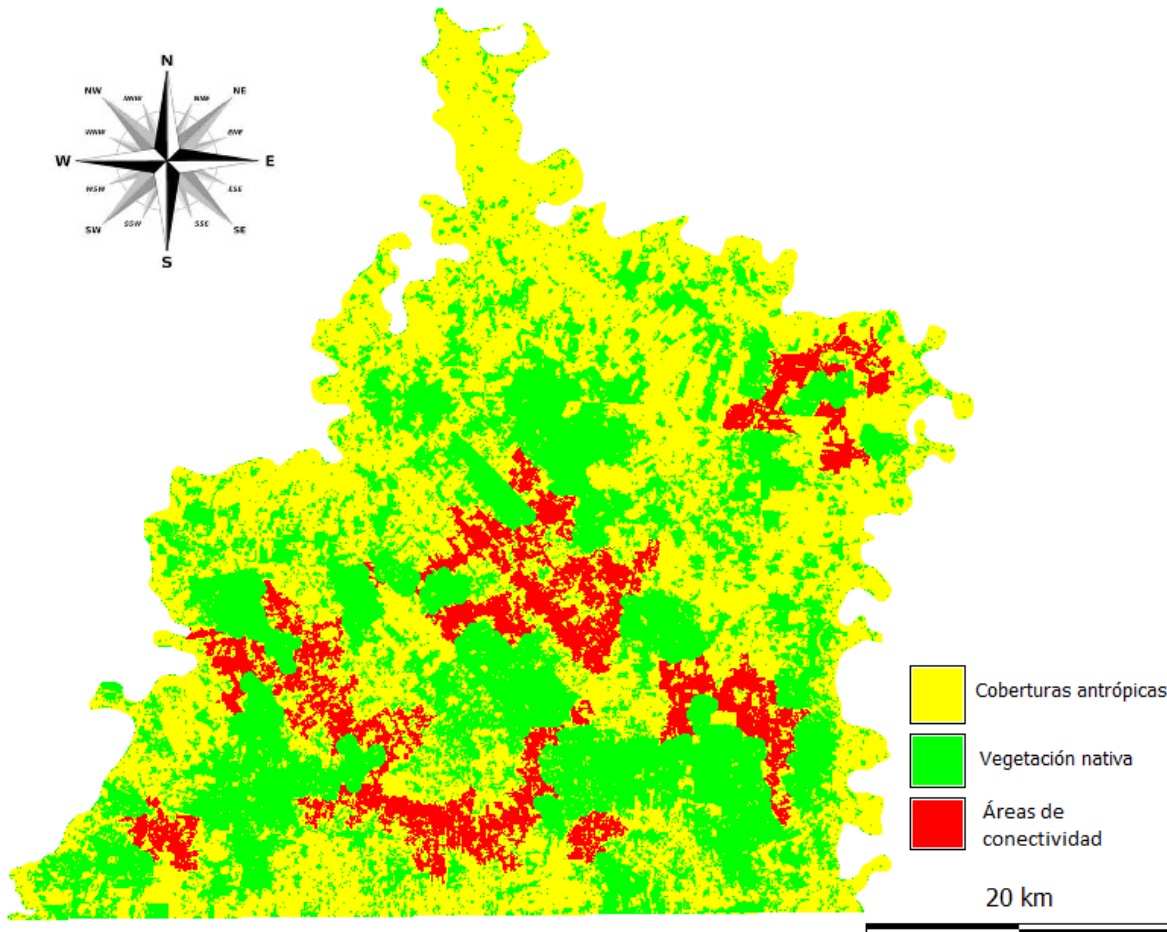


Figura 8. Mapa de las áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad del paisaje identificadas en la región de Marqués de Comillas.

Cuadro 2. Área de las 16 áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad del paisaje (APMC) identificadas en Marqués de Comillas.

APMC	Área (ha)	APMC	Área (ha)	APMC	Área (ha)
1	1998	7	13	13	121
2	633	8	10	14	960
3	296	9	4714	15	612
4	24	10	982	16	6439
5	1004	11	119		
6	8	12	2554		

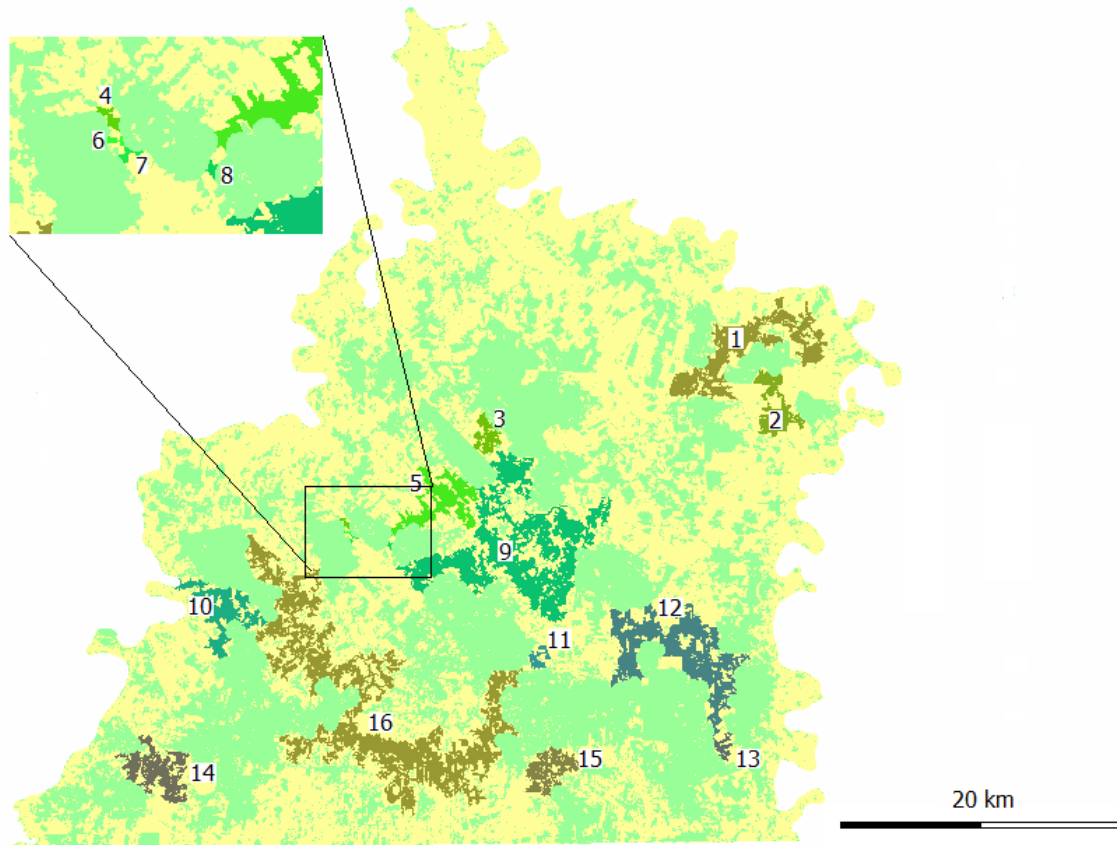


Figura 9. Clave de identificación numérica de las 16 áreas prioritarias para el mantenimiento de la conectividad estructural del paisaje identificadas en Marqués de Comillas.

Entre las APMC identificadas, las de mayor superficie tienen formas muy complejas, y se extienden por grandes porciones de la región de estudio (APMC 1, 9, 12 y 16). Además de conectar parches de vegetación nativa, estas APMC podrían estar aumentando la permeabilidad de grandes áreas de matriz antropogénica, facilitando el acceso de muchas especies de fauna a recursos presentes en la matriz, en un proceso de suplementación del paisaje (Dunning *et al.* 1992). El APMC 16 es la única que mantiene la continuidad vegetal entre dos grandes porciones de la red de vegetación de mayor área, una al suroeste y otra al norte y este de la región. A pesar de ser la de mayor tamaño, esta APMC presenta angostamientos severos en puntos claves en los que mantiene la continuidad entre estas dos subredes. La importancia, fragilidad y complejidad interna de las APMC de mayor superficie plantearon la necesidad de un segundo nivel de priorización para este grupo

(APMC 1, 9, 12 y 16), ya que incluyen tanto zonas que mejoran la permeabilidad de la matriz, como zonas de importancia crítica para la continuidad vegetal de dos o más parches principales. Estas características permiten una mayor flexibilidad en la delimitación de la unidad territorial a manejar como corredor. Modificando el trazo original de estas APMC para eliminar penínsulas de vegetación y pequeños parches periféricos, y priorizando las zonas que mantienen la continuidad vegetal entre los parches principales, generé el mapa final de corredores prioritarios para Marqués de Comillas, con una propuesta más precisa para fines de manejo de la conectividad del paisaje (Figura 10).

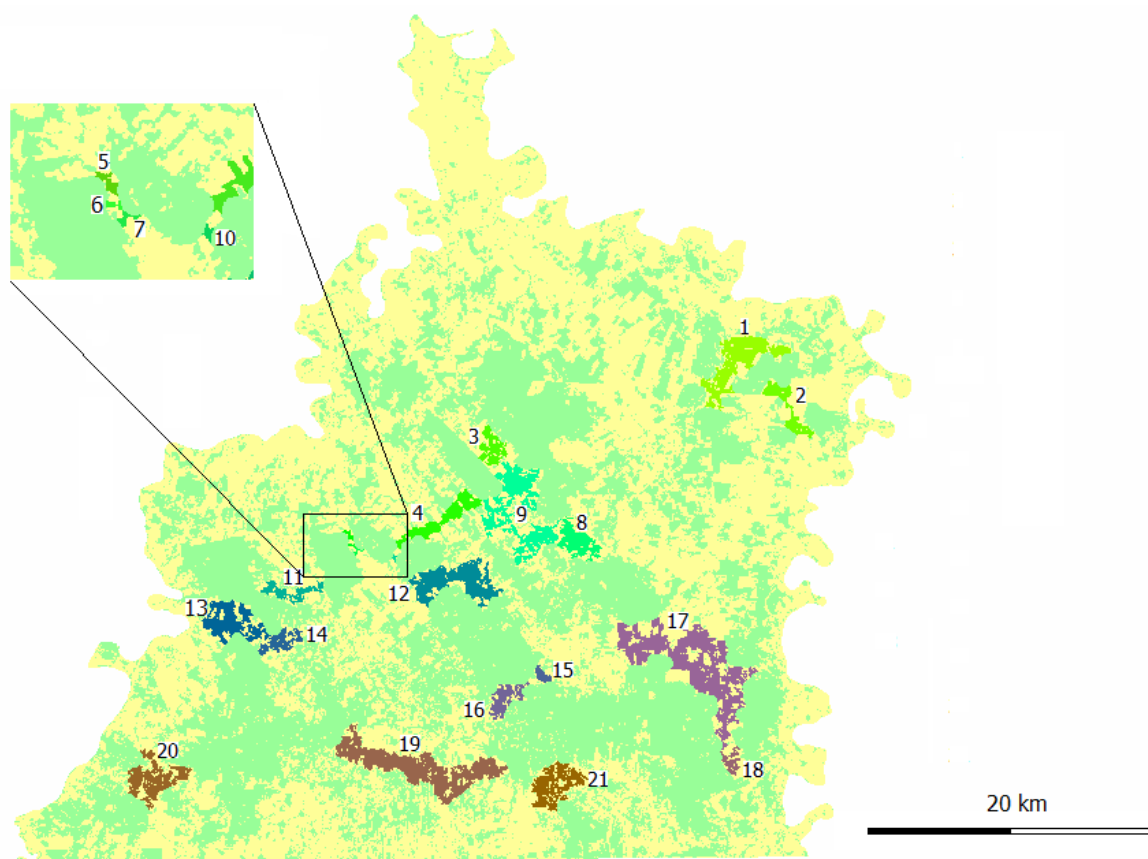


Figura 10. Mapa de los corredores de vegetación que mantienen la conectividad estructural entre los principales parches de vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas.

Después de este segundo ejercicio de priorización, identifiqué 21 corredores de vegetación, con superficies entre las 8 y las 2,250 ha (promedio = 548 ha, D. E. = 591 ha,

cuadro 3). En conjunto, estos corredores cubren un área total de 11,503 ha, lo que representa el 12% de la superficie con vegetación nativa remanente en Marqués de Comillas, y el 5.7% de la superficie total de la región.

Cuadro 3. Área de los 21 corredores identificados en Marqués de Comillas.

Corredor	Área (ha)	Corredor	Área (ha)	Corredor	Área (ha)
1	913	8	409	15	74
2	323	9	1227	16	287
3	296	10	10	17	2250
4	488	11	235	18	121
5	24	12	946	19	1722
6	8	13	658	20	641
7	13	14	245	21	612

Aunque los corredores son un componente importante de la conectividad de un paisaje, el grado en el que facilitan el movimiento de la biota y la continuidad de los procesos ecológicos depende de las características de cada corredor, de la naturaleza de la matriz antrópica y de la respuesta de las distintas especies a estos elementos del paisaje (Tischendorf y Fahrig 2000). Así, la importancia de cada corredor para el mantenimiento de la conectividad del paisaje puede estimarse a partir de diversas características que pueden afectar su funcionalidad. Un acercamiento posible para una estimación rápida de la importancia de cada corredor es a partir de sus características topológicas y su ubicación en la red de vegetación (*e. g.* Muench 2006).

Los corredores de vegetación identificados en este trabajo varían en cuanto a su forma y la extensión del territorio que ocupan. Algunos son pequeños y compactos, como los corredores 5, 6, 7 y 10 (Ver figura 10). Estos corredores son probablemente muy eficientes en proveer conectividad funcional para la fauna, pues cubren distancias cortas entre parches cercanos. Sin embargo, su tamaño determina que sean corredores frágiles, pues un evento de deforestación en pequeña escala puede acabar con la continuidad vegetal que estos elementos proveen al paisaje. Al ser angostos, estos corredores pueden estar dominados por efectos de borde (Laurance *et al.* 2011), lo que puede comprometer su

funcionalidad para algunas especies. El ancho del corredor es determinante en la funcionalidad de un corredor (Harris y Scheck 1991). De acuerdo a ejercicios de simulación de movimiento, el éxito de dispersión aumenta de manera asintótica con el ancho del corredor (Soulé y Gilpin 1991, Tischendorf y Wissel 1997). Además, existe evidencia observacional de que el número de especies especialistas de bosque aumenta con el ancho del corredor (Saunders y de Rebeira 1991).

Los efectos de borde son especialmente relevantes para corredores ligeramente más largos y que también son angostos en casi toda su extensión (corredores 15 y 18), lo que probablemente determina una menor funcionalidad. El efecto de la longitud de un corredor sobre su funcionalidad está relacionado con la vagilidad y la capacidad de dispersión de cada especie. Un corredor demasiado largo puede actuar como un sumidero poblacional para especies de escasa vagilidad, al aumentar el tiempo de tránsito y el riesgo de mortandad (Soulé y Gilpin 1991).

Entre los corredores de tamaño intermedio, algunos presentan angostamientos muy severos en algún punto, por lo que la fragilidad ante la deforestación y la prevalencia de efectos de borde son también factores relevantes en estos casos (corredores 1, 2, 3, 4, 8, 9, 11 y 14). Otros corredores de dimensiones similares tienen formas más compactas y mantienen una anchura más constante, lo que aumenta la posibilidad de mantener vegetación de interior libre de efectos de borde (corredores 12, 13, 16, 20 y 21). Estos corredores son probablemente los que permiten el movimiento de una mayor fracción de la biota nativa entre los parches que conectan, y son menos frágiles ante la deforestación.

De los dos corredores de mayor tamaño, el corredor 19 es especialmente largo y presenta angostamientos severos. Estas características pueden comprometer seriamente la funcionalidad de este corredor para especies especialistas de hábitat de interior (bosque maduro libre de efectos de borde), así como para especies de escasa vagilidad. De manera similar, el corredor 17 presenta angostamientos severos en varios puntos. Sin embargo, ambos corredores son muy importantes por su ubicación en la red de vegetación. En este sentido, un indicador clave de la importancia de cada corredor es el área de los parches

que mantiene conectados. Entre mayor sea el área de los parches conectados por un corredor particular mayor será su contribución a la supervivencia de la biota regional, al mantener una red más grande de vegetación continua (Gurd *et al.* 2001). Además, es posible clasificar los corredores de acuerdo a su posición dentro de la red de vegetación: si conecta a un parche periférico, si es parte de un circuito de parches y corredores, si presenta redundancia con otro corredor al conectar la misma pareja de parches, o si mantiene conectados a más de dos parches (Muench 2006). El corredor 19 tiene una posición central en la red de vegetación nativa, y conecta a los dos parches de mayor superficie de la región, por lo que es de alta prioridad para la conservación. El corredor 17, por su parte, es prioritario por conectar 4 parches de vegetación nativa.

Otras características de los corredores importantes para estimar su funcionalidad pueden también obtenerse de manera sencilla con ayuda de un sistema de información geográfica. Entre estas características destacan la presencia dentro del corredor de barreras que impidan o dificulten el movimiento de la fauna, tales como carreteras (Forman y Alexander 1998, Trombulak y Frissell 2000), así como de elementos del paisaje que lo faciliten, como ríos y arroyos (Spackman y Hughes 1995, Hilty y Merenlender 2004). La distancia a centros de población puede ser un indicador de la intensidad de la perturbación por actividades humanas, tales como la cacería o la extracción de recursos forestales. Finalmente, otras variables que pueden tener un efecto importante sobre la funcionalidad de los corredores, como la estructura y composición florística de la vegetación, así como la distribución espacial de otros elementos del hábitat (fuentes de agua y alimento, sitios de refugio), deben ser caracterizadas en campo.

Conclusiones y recomendaciones

La identificación de corredores es un ejercicio importante de planeación territorial, que genera prioridades espacialmente explícitas para la conservación de la biodiversidad. Al identificar las áreas que más contribuyen a la conectividad estructural del paisaje a nivel regional, es posible dirigir los esfuerzos de manejo hacia segmentos territoriales

específicos, aumentando la eficiencia de los recursos disponibles. De acuerdo a los resultados del presente trabajo, Marqués de Comillas conserva un alto grado de conectividad estructural de la vegetación nativa, de manera que el manejo adecuado de menos del 6% de la superficie de la región traería beneficios considerables a la capacidad de todo el paisaje para conservar la biodiversidad. Esta estrategia de priorización espacial se sustenta en el supuesto de que la desaparición de los corredores tendría un efecto desproporcionado sobre la biota regional en comparación a un área equivalente en otro punto del paisaje (Tewksbury *et al.* 2002).

El método presentado en este trabajo produce una representación espacialmente explícita de la configuración de la vegetación nativa en la región analizada, delimitando con criterios objetivos los corredores responsables de mantener la conectividad estructural del paisaje. Una vez identificados los corredores, su caracterización se convierte en un proceso sencillo con ayuda de un sistema de información geográfica, de tal manera que es posible obtener de manera rápida información relevante para el manejo de estas áreas. De esta manera es posible identificar acciones pertinentes para mejorar la funcionalidad de cada corredor particular. Estas acciones pueden incluir, de acuerdo a cada caso, restauración ecológica en angostamientos severos, construcción de pasos para fauna donde los corredores son atravesados por carreteras, mejoramiento del hábitat dentro de corredores muy perturbados, y establecimiento de sistemas productivos más amigables para la fauna en las inmediaciones del corredor, entre otras.

Además, con una caracterización de este tipo es posible estimar la funcionalidad y la importancia de cada corredor en el mantenimiento de la conectividad del paisaje, permitiendo una priorización más fina en procesos de planeación para el manejo del territorio. Un ejercicio de priorización que integre variables no conmensurables, como las propuestas en este trabajo, puede realizarse utilizando un método multicriterio de toma de decisiones, lo que permitiría contar con un indicador numérico de la importancia o funcionalidad de cada corredor.

Además de ser una herramienta valiosa para el manejo a nivel de paisaje, el método presentado puede ser de gran utilidad para la investigación ecológica. Tras identificar los corredores, es posible evaluar directamente su funcionalidad para el mantenimiento de la conectividad funcional para diferentes especies o grupos de especies, así como su papel en el mantenimiento de la continuidad espacial de diversos procesos ecológicos. Así, este método puede ayudar a explorar la relación entre la configuración del paisaje y diferentes aspectos de la conectividad ecológica.

Literatura citada

- Calabrese, Justin M., y William F. Fagan. 2004. "A Comparison-Shopper's Guide to Connectivity Metrics." *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (10): 529–36.
- Castillo, Miguel Angel. 2009. "Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: Un estudio de caso en Marqués de Comillas." Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Collinge, Sharon K., y Richard T. T. Forman. 1998. "A Conceptual Model of Land Conversion Processes: Predictions and Evidence from a Microlandscape Experiment with Grassland Insects." *Oikos* 82 (1): 66–84.
- Cushman, Samuel A., Brad McRae, Frank Adriaensen, Paul Beier, Mark Shirley, y Kathy Zeller. 2013. "Biological Corridors and Connectivity." Págs. 384–404 en: *Key Topics in Conservation Biology 2*. Macdonald David W., y Katherine J. Willis (eds). John Wiley and Sons.
- DeClerck, Fabrice A. J., Robin Chazdon, Karen D. Holl, Jeffrey C. Milder, Bryan Finegan, Alejandra Martínez-Salinas, Pablo Imbach, Lindsay Canet, y Zayra Ramos. 2010. "Biodiversity Conservation in Human-Modified Landscapes of Mesoamerica: Past, Present and Future." *Biological Conservation* 143 (10): 2301–13.
- Domínguez, Elva. 2011. "Disponibilidad y conectividad de hábitat, y viabilidad poblacional para los felinos silvestres de la Selva Lacandona." Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dunning, John B., Brent J. Danielson, y H. Ronald Pulliam. 1992. "Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes." *Oikos* 65 (1): 169–75.
- Fischer, Joern, y David B. Lindenmayer. 2007. "Landscape Modification and Habitat Fragmentation: A Synthesis." *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–80.
- Forman, Richard T. T. 1995. "Some General Principles of Landscape and Regional Ecology." *Landscape Ecology* 10 (3): 133–42.
- Forman, Richard T. T., y Michel Godron. 1986. "Landscape Ecology." John Wiley & Sons.

- Forman, Richard T. T., y Lauren E. Alexander. 1998. "Roads and their Major Ecological Effects." *Annual Review on Ecology and Systematics* 29: 207–31.
- García-Gil, Gerardo, y J. Lugo. 1992. "Las formas de relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona." Págs. 34-39 en: Vásquez M.A. y M.A. Ramos (eds.) *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Publicaciones especiales Ecosfera no. 1. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales, A. C.
- Gurd, D. Brent, Thomas D. Nudds, y Donald H. Rivard. 2001. "Conservation of Mammals in Eastern North American Wildlife Reserves: How Small Is Too Small?" *Conservation Biology* 15 (5): 1355–63.
- Harris, L. D. y J. Scheck. 1991. "From Implications to Applications: The Dispersal Corridor Principle Applied to the Conservation of Biological Diversity." Págs. 189-220 en: *Nature conservation 2: The role of corridors*. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons.
- Hilty, Jodi A., y Adina M. Merenlender. 2004. "Use of Riparian Corridors and Vineyards by Mammalian Predators in Northern California." *Conservation Biology* 18 (1): 126–35.
- Hilty, Jodi A., William Z. Lidicker Jr, and Adina M. Merenlender. 2006. "Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation." Island Press.
- Ibarra-Manríquez, Guillermo, y Miguel Martínez-Ramos. 2002. "Landscape Variation of Liana Communities in a Neotropical Rain Forest." *Plant Ecology* 160 (1): 91–112.
- Kindlmann, Pavel, y Françoise Burel. 2008. "Connectivity Measures: A Review." *Landscape Ecology* 23 (8): 879–90.
- Laurance, William F., José L C Camargo, Regina C C Luizão, Susan G. Laurance, Stuart L. Pimm, Emilio M. Bruna, Philip C. Stouffer, *et al.* 2011. "The Fate of Amazonian Forest Fragments: A 32-Year Investigation." *Biological Conservation* 144 (1): 56–67.
- Lindenmayer, David B., Richard J. Hobbs, Rebecca Montague-Drake, Jason Alexandra, Andrew Bennett, Mark Burgman, Peter Cale, *et al.* 2008. "A Checklist for Ecological Management of Landscapes for Conservation." *Ecology Letters* 11 (1): 78–91.

- Mendoza, Eduardo, y Rodolfo Dirzo. 1999. "Deforestation in Lacandonia (Southeast Mexico): Evidence for the Declaration of the Northernmost Tropical Hot Spot." *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–41.
- Muench, Carlos. 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.
- Opdam, Paul, Jana Verboom, y Rogier Pouwels. 2003. "Landscape Cohesion: An Index for the Conservation Potential of Landscapes for Biodiversity." *Landscape Ecology* 18 (2): 113–26.
- Ostapowicz, Katarzyna, Peter Vogt, Kurt H. Riitters, Jacek Kozak, y Christine Estreguil. 2008. "Impact of Scale on Morphological Spatial Pattern of Forest." *Landscape Ecology* 23: 1107–17.
- Roldán, Emilio. 2012. "Estructura espacial de los hábitat de los mamíferos en un paisaje de la Selva Lacandona." Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Saunders, D. A., y C. P. de Rebeira. 1991. "Values of corridors to avian populations in a fragmented landscape." Págs. 221-240 en: *Nature conservation 2: The role of corridors*. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons.
- Saura, Santiago, Peter Vogt, Javier Velázquez, Ana Hernando, y Rosario Tejera. 2011. "Key Structural Forest Connectors Can Be Identified by Combining Landscape Spatial Pattern and Network Analyses." *Forest Ecology and Management* 262 (2): 150–60.
- Soulé, Michael E. y M. E. Gilpin. 1991. "The theory of wildlife corridor capability." Págs. 3-8 en: *Nature conservation 2: The role of corridors*. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons.
- Soulé, Michael E., B. G. Mackey, H. F. Recher, J. E. Williams, J. C. Z. Woinarski, Don A. Driscoll, W. C. Dennison, y M. E. Jones. 2004. "The Role of Connectivity in Australian Conservation." *Pacific Conservation Biology* 10: 266–79.

- Spackman, S. C., y J.W. Hughes. 1995. "Assessment of Minimum Stream Corridor Width for Biological Conservation: Species Richness and Distribution Along Mid-Order Streams in Vermont, USA." *Biological Conservation* 71(3): 325-32.
- Taylor, Philip D., Lenore Fahrig, Kringen Henein, y Gray Merriam. 1993. "Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure." *Oikos* 68 (3): 571-73.
- Taylor, Philip D., Lenore Fahrig, y Kimberly A. With. 2006. "Landscape Connectivity: A Return to the Basics." Págs. 29-43 en: *Connectivity Conservation*. Crooks, Kevin R., y M. Sanjayan (eds). Cambridge University Press.
- Tewksbury, Joshua J., Douglas J. Levey, Nick M. Haddad, Sarah Sargent, John L. Orrock, Aimee Weldon, Brent J. Danielson, Jory Brinkerhoff, Ellen I. Damschen, y Patricia Townsend. 2002. "Corridors Affect Plants, Animals, and Their Interactions in Fragmented Landscapes." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (20): 12923-26.
- Tischendorf, Lutz, y Christian Wissel. 1997. "Corridors as Conduits for Small Animals: Attainable Distances Depending on Movement Pattern, Boundary Reaction and Corridor Width." *Oikos* 79:603-611.
- Tischendorf, Lutz, y Lenore Fahrig. 2000. "On the Usage and Measurement of Landscape Connectivity." *Oikos* 90 (1): 7-19.
- Trombulak, Stephen C., y Christopher A. Frissell. 2000. "Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Communities." *Conservation Biology* 14 (1): 18-30.
- Vogt, Peter, Kurt H. Riitters, Marcin Iwanowski, Christine Estreguil, Jacek Kozak, y Pierre Soille. 2007. "Mapping Landscape Corridors." *Ecological Indicators* 7: 481-88.

Structural connectivity matters for tropical mammal conservation even at high levels of remaining native vegetation cover

Carlos Muench^{1,*} and Miguel Martínez-Ramos¹.

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

*Correspondence author E-mail address: carlosmuench@gmail.com

Abstract

The importance of structural connectivity for biodiversity conservation in human-modified landscapes (HML) with high levels of remaining native vegetation cover is unclear. In particular, the importance of corridors for conservation remains under scrutiny. Assessments of the conservation efficacy of corridors seldom include the most fragmentation-sensitive taxa, such as large terrestrial mammals, with a multispecies perspective. Because corridors might provide differential connectivity for species differing in functional attributes, the role of corridors as ecological filters requires further evaluation. In this study, we used camera trapping to characterize terrestrial mammal assemblages in five landscapes representing a gradient of structural connectivity in a region where HML retain high levels of tropical forest cover (TFC, 49-75%). We used an aggregated connectivity index, which considers presence, shape and disturbance of vegetation corridors, independently of the proportion of TFC, to assess the influence of structural connectivity on abundance, species richness, species diversity, species composition, functional (body mass and trophic guild) diversity and functional composition of mammal assemblages. Species richness was lowest in the landscape without corridors, intermediate in the continuous forest and highest in the corridor-connected landscapes, where forest specialist and habitat generalist coexisted. As connectivity decreased, forest specialist declined and functional group richness decreased. Big-sized species, both carnivore and herbivore, were the most sensitive to connectivity loss. Abundance of omnivores and medium-sized herbivores increased as connectivity and the proportion of TFC decreased. Our results indicate that: i) structural connectivity has a strong influence on tropical terrestrial mammal assemblages even at high levels of forest cover, ii) corridors can act as ecological filters (*i.e.* species with specific functional attributes disappear as connectivity weakens), and iii) corridors facilitate movement of mammal species with a wide array of functional attributes. Therefore, corridors are important in landscape planning and management, which should not be restricted to assuring minimum native vegetation cover above supposed threshold levels.

Keywords: landscape connectivity, vegetation corridors, tropical mammals, ecological filters, habitat amount hypothesis.

Resumen

La importancia de la conectividad estructural para la conservación de la biodiversidad en paisajes modificados por el humano (PMH) con niveles altos de cobertura nativa remanente no está bien establecida. En particular, la importancia de los corredores para la conservación permanece bajo escrutinio. Las evaluaciones de la efectividad de los corredores rara vez incluyen a los taxa más sensibles a la fragmentación, como los grandes mamíferos terrestres, con una perspectiva multi-especies. El papel de los corredores como filtros bióticos debe ser evaluado, pues pueden proveer conectividad diferencial a especies con atributos funcionales distintos. En este estudio, usamos trampeo fotográfico para caracterizar los ensamblajes de mamíferos terrestres en cinco paisajes que representan un gradiente de conectividad estructural, en una región donde los PMH mantienen niveles altos de cobertura de bosque tropical (CBT, 49-75%). Usamos un índice agregado de conectividad, que considera la presencia, forma y perturbación de corredores de vegetación, independientemente de la proporción de CBT, para evaluar la influencia de la conectividad estructural sobre la abundancia, riqueza de especies, diversidad de especies, composición de especies, diversidad funcional (tamaño corporal y gremio trófico) y composición funcional de los ensamblajes de mamíferos. La riqueza de especies fue menor en el paisaje sin corredores, intermedia en el bosque continuo, y más alta en los paisajes con corredores, donde especies especialistas de bosque y generalistas de hábitat coexistían. A medida que la conectividad decreció, los especialistas de bosque declinaron y la riqueza de grupos funcionales decreció. Las especies grandes, tanto carnívoros como herbívoros, fueron las más sensibles a la pérdida de conectividad. La abundancia de omnívoros y herbívoros medianos aumentó a medida que la conectividad y la proporción de CBT decrecieron. Nuestros resultados indican que: i) la conectividad estructural tiene una fuerte influencia sobre los ensamblajes de mamíferos terrestres

tropicales aún a niveles altos de cobertura de bosque, ii) los corredores pueden actuar como filtros ecológicos (*i.e.* especies con atributos funcionales específicos desaparecen a medida que la conectividad se debilita), y iii) los corredores facilitan el movimiento de mamíferos con una amplia gama de atributos funcionales. Por lo tanto, los corredores son importantes para la planeación y el manejo a nivel de paisaje, que no debería limitarse a asegurar niveles de cobertura vegetal nativa sobre supuestos valores umbrales.

Palabras clave: conectividad del paisaje, corredores de vegetación, mamíferos tropicales, filtros ecológicos, hipótesis de la cantidad de hábitat.

Introduction

Ecological models describing the dynamics of spatially structured populations and communities, including MacArthur and Wilson's (1967) theory of island biogeography and metapopulation theory (Levins 1969), emphasize the importance of inter-patch movement rates, governed by patch size and isolation, on population persistence and maintenance of species richness. This idea has become a dominant paradigm in conservation biology (Fahrig and Merriam 1994, Ricketts 2001, Kindlmann and Burel 2008). However, some authors have challenged the fragmentation paradigm by stressing the overwhelming effect of pure habitat loss, irrespective of its spatial configuration, on biodiversity decline in fragmented landscapes (Fahrig 2003). The "habitat amount hypothesis" (Fahrig 2013) posits that species richness in fragmented landscapes is determined by the quantity of habitat in the local landscape around the focal patch, arguing that the effect of patch size is due to sample area effects, and that isolation is mainly due to the amount of habitat within some distance of the patch. Thus, this hypothesis deems unnecessary to consider the spatial configuration of habitat in the landscape independent of its amount when studying the dynamics governing species richness in fragmented landscapes.

A more balanced view is that of the "fragmentation threshold hypothesis", which suggests that spatial configuration is important for biodiversity only at low levels (usually <30%) of remaining native vegetation cover in the landscape (Andr n 1994). However, variation in spatial configuration is greater at intermediate levels (40- 50%) of native vegetation cover, suggesting that its effects will be stronger in this interval, but unimportant at higher levels of native vegetation cover (Flather and Bevers 2002, Villard and Metzger 2014). A growing amount of empirical evidence supports habitat loss as more important than its spatial configuration in determining change in biodiversity and ecosystem function in human-modified landscapes (HML) (Bennett *et al.* 2006), sometimes with a threshold response (Radford *et al.* 2005, Pardini *et al.* 2010, Mortelliti *et al.* 2011, Banks-Leite *et al.* 2014, but see Lindenmayer *et al.* 2005). Most studies, however, may underestimate spatial configuration effects due to the analytical procedure used to eliminate the intrinsic

collinearity of these variables (Koper *et al.* 2007, Smith *et al.* 2009), and generalizations are difficult, as studies are biased towards birds (Bennett *et al.* 2006) and temperate systems (Thornton *et al.* 2011).

A critical landscape attribute mediating the effects of spatial configuration on biodiversity is connectivity. Landscape connectivity was originally defined in functional terms as the degree to which landscape structure facilitates or impedes the movement of organisms between habitat patches (Taylor *et al.* 1993). However, landscape connectivity has also been defined in a structural sense, as the continuity of the elements of a landscape (Forman and Godron 1986). To overcome confusing terminology, Fischer and Lindenmayer (2007) suggest that the term “landscape connectivity” should be restricted to the structural dimension, referring to native vegetation cover at the scale of human perception, leaving the term “habitat connectivity” to refer to the functional and species-specific concept. This definition facilitates the management of landscape configuration for multispecies connectivity (Beier *et al.* 2008) and continuity of ecological processes (Soulé *et al.* 2004).

It has been suggested that the sudden shifts in biodiversity observed below a given threshold of remaining native vegetation cover are due to loss of structural connectivity (Metzger and Décamps 1997). However, the role of structural connectivity in landscapes with different proportions of native cover has been rarely explored empirically (but see Mortelliti *et al.* 2011), and studies in landscapes with high levels of native cover (e. g. Hannon and Schmiegelow 2002) are scarce, given the notion that connectivity is least likely to be disrupted in these landscapes (Lindenmayer *et al.* 2008).

Corridors are often suggested as a tool to maintain or restore connectivity in fragmented landscapes, although an early debate questioned their efficacy due to a lack of empirical evidence (Simberloff *et al.* 1992, Beier and Noss 1998). At present, evidence indicates that corridors do facilitate movement (Haddad *et al.* 2003, Hilty and Merenlender 2004) and maintain gene flow between populations (Mech and Hallett 2001), biotic interactions (Tewksbury *et al.* 2002) and species richness (Damschen *et al.* 2006). However, the need

to accumulate evidence of corridor efficacy prevails (Beier and Noss 1998, Cushman *et al.* 2013), especially regarding their capacity to provide multispecies connectivity for groups that include fragmentation-sensitive species (naturally rare, with limited mobility and/or large spatial requirements), such as terrestrial mammals (Beier and Noss 1998, Woodroffe and Ginsberg 1998, Beier *et al.* 2008). Multispecies corridor evaluations should not be restricted to diversity measures, but assess the response of species differing in habitat specialization level (Devictor and Robert 2009) in order to detect possible compositional shifts (Pardini *et al.* 2010). The importance of habitat specialization in determining fragmentation sensitivity has long been recognized, as generalist species that can use the matrix would not perceive the landscape as fragmented (Laurance 1991, Andr en 1994). Studies evaluating the importance of landscape configuration for conservation, and corridor efficacy in particular, must adopt a true landscape perspective, addressing large spatial scales, comparing whole landscapes instead of single patches, and considering the role of the anthropogenic matrix (Bennett *et al.* 2006, Fischer and Lindenmayer 2007).

One particular aspect of corridor efficacy that has been rarely evaluated is their possible role as ecological filters (Downes *et al.* 1997, Hilty *et al.* 2006), as they may provide differential connectivity for species differing in functional attributes (Roy and de Blois 2006, Vetter *et al.* 2011). Filtering of mammal assemblages by corridors and its effects on functional diversity in fragmented landscapes needs to be evaluated, as loss of entire functional groups can trigger cascading effects that further affect community composition (Crooks and Soul e 1999, Terborgh *et al.* 2001), with great impacts on ecosystem function (Dirzo *et al.* 2014). Body size and trophic guild strongly influence the functional role of terrestrial mammal species, as they affect their environment according to their size and mainly through trophic interactions (Estes *et al.* 2011), be it predation, seed predation, seed dispersal or herbivory. Both traits have been suggested as predictors of fragmentation sensitivity (Henle *et al.* 2004, Vetter *et al.* 2011), and particularly size-selective defaunation is a well-established pattern (Dirzo *et al.* 2014). Thus, the evaluation of ecological filtering of these traits by corridors is an urgent research priority to design effective tools to preserve fragmentation-sensitive species in HML.

In this study, we assessed how landscape structural connectivity and proportion of remaining native vegetation influence abundance, species richness, species diversity and species composition, as well as functional diversity and functional composition of mammalian assemblages in a region that retains relatively high levels of tropical forest cover. We explored two research questions relevant to the role of landscape configuration on biodiversity conservation in HML: (1) is the loss of structural connectivity important as a driver of biodiversity decline and compositional change at high levels of remaining forest cover? and (2) do corridors provide differential connectivity to groups of mammals differing in functional attributes (body mass and trophic guild)? We hypothesize that structural connectivity has an important influence on mammalian assemblages even at high levels of remaining native vegetation cover, so that better connected landscapes will retain assemblages with similar taxonomic and functional structure and composition to that of continuous forest landscapes. Because structural connectivity measures focusing on corridors tend to be over-simplistic, considering only corridor presence or a single measure related to corridor shape, such as width, length, or continuity (Tischendorf and Fahrig 2000, Kindlmann and Burel 2008), in this study we develop a connectivity index that aggregates several measures of corridor shape and disturbance condition. This index can improve the analysis of the role of corridors in providing functional connectivity in HML.

Methods

Study region

The Selva Lacandona region (SLR), located in the Mexican state of Chiapas (16°-17° N, 90° 30'-91° 30' W), includes the largest remnant of tropical rainforest in North America, and is a priority for conservation at national and global scales (Mendoza and Dirzo 1999, Arriaga *et al.* 2000, Myers *et al.* 2000). The climate of the region is hot and humid, with mean annual temperatures between 24 and 26° C and mean annual rainfall above 2,500 mm (García-Gil and Lugo 1992). The dominant vegetation is tropical rainforest, with a mosaic of different plant associations depending on soil conditions, topography and hydrography

(Ibarra-Manríquez and Martínez-Ramos 2002). The SLR is of great importance for mammal conservation in Mexico, as it possesses the highest richness for this group in the country, with about 115 species representing all the orders and 27 of the 33 families reported for Mexico (Medellín 1994). Some species under severe extinction risk have important populations in the remaining forests of the SLR, such as the Mesoamerican Tapir (*Tapirus bairdii*), the White Lipped Peccary (*Tayassu pecari*) and the Jaguar (*Panthera onca*).

The Marqués de Comillas (MC) municipality is located at the eastern extreme of the SLR, adjacent to the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR), the largest protected area of continuous tropical rainforest in Mexico. MC was colonized in the decade of 1970, and since then has undergone an accelerated process of forest conversion to agriculture (Castillo 2009). At present, agricultural land, predominantly pasture for cattle ranching, covers an approximated 52% of MC's area. Old-growth and second-growth tropical forests cover approximately 47% of the region's area, mostly concentrated in a network of large (500-9,900 ha) patches. Native vegetation maintains a high level of connectivity, as remnant vegetation corridors connect most of the patches (Muench 2006).

This study was conducted in four landscapes in MC and one of continuous old-growth forest inside the MABR. The studied landscapes distribute across a gradient of structural connectivity between pairs of large (>1,000 ha) old-growth forest patches, ranging from a structurally isolated pair of forest fragments (POLC) to a similar area of continuous forest (RBMA). The remaining three landscapes (RALM, SILV and LCSL) consisted of a pair of forest patches connected by a remnant forest corridor, plus the adjacent matrix area.

Landscape and corridor metrics

Basic landscape metrics were obtained for each study landscape from previously classified SPOT 5 satellite images of the study region taken in March 2011, using GRASS 6.4.2 geographic information software. Proportion of forest cover was measured in circles of 5 km radius (78.5 km²) around the centroid of each study landscape, considering both old growth and secondary-growth (>20m height) forests. Area of corridors, length of their edges (external and internal, considering perforations) and total length of the corridor

were calculated using the limits defined by the method described in Muench (2006). Width of the corridors was measured at ten equidistant points along its length, as well as in the narrowest point of the corridor. Linear distance to nearest town was measured from the central point of the corridor. Roads crossing the corridors were classified in an ordinal scale of 0 to 4, 0 being absence of a road, 1 a dirt road with low transit volumes, 2 a dirt road with high transit volume, and 3 and 4 paved roads with low and high transit volumes, respectively.

Mammal sampling

We used digital camera-traps (Bushnell Trophy Cam, Primos Truth Cam and Wildview Stealth Cam) for sampling medium to large (> 0.3 kg) mammals in five study landscapes. The sampling design consisted of four camera-traps (sampling stations), each one placed in the corners of a square plot (separated from each other by approximately 1 km). We established one plot in each forest patch, in each corridor (RALM, SILV, LCSL), in the matrix area between the patches (POLC) and in the corresponding central area of the continuous forest landscape (RBMA). Four additional sampling stations were placed in the matrix surrounding each of the three remnant corridors (Figure S1).

Precise locations for camera-traps were selected favoring places with signs of animal presence. Half of the sampling stations in each plot (patch, corridor, matrix or continuous forest) were placed near a stream or other water source. No bait was used before or during sampling, to avoid disrupting the natural space use patterns of the study species. Camera-traps were attached to a tree trunk at a 50-60 cm height, and were active for 3-6 months between April 2012 and April 2014. We visited the sampling stations every 40 days to check camera-trap operation, retrieve images and replace batteries when necessary. Due to camera malfunction or theft, the distribution of sampling effort was unequal among the five study landscapes. Excluding the 360 trap-days (td) obtained by cameras established in the matrix surrounding remnant corridors, which are not included in the mammal assemblage comparisons among landscapes, sampling effort per landscape was between 777 and 1098 td.

We identified the terrestrial mammals captured in the obtained images to the species level, following Wilson and Reeder's (2005) nomenclature. Species in the genus *Sciurus* were clumped in a single category due to the difficulty of reliable identification of the species in some images. We sorted the images into independent capture events, considering two images of the same species in the same site as independent if 12 or more hours passed between the images. Some arboreal and aquatic mammals, as well as birds and reptiles, were also captured by the camera-traps, but were omitted from our analyses.

We classified all recorded mammal species into habitat specialization categories following criteria given by Cuarón (2000). All species reported by this author as using old-growth tropical moist forest (TMF), tropical secondary vegetation (TSV) and any human-induced land cover type (croplands, induced pasture, urban areas) were classified as generalist. Species using TMF and TSV were classified as intermediate, and those reported as using exclusively TMF as forest specialist. One species, reported as using TSV and human-induced cover types but not TMF, was also classified as generalist in order to keep a low number of categories. Finally, average body mass for each recorded terrestrial mammal species was obtained from a global database (Smith *et al.* 2003), and general trophic guild (carnivore, herbivore, carnivore-omnivore, omnivore or insectivore) was established following Arita *et al.* (1990).

Data analysis

Connectivity index. We used TOPSIS (Technique for Order of Preference by Similarity to Ideal Solution) multi-criteria decision analysis (Hwang *et al.* 1993) to produce a numerical "connectivity index" (CI) of the expected functionality of corridors for the five study landscapes, based exclusively on remote sensing data. To construct the CI, we considered five corridor shape metrics (corridor area, area/external edge, area/total edge, length, average and minimum width) and two human disturbance indicators (distance to towns and type of road crossing the corridor); each of these variables was considered as a criterion. To generate CI we followed a series of steps. First, we normalized the scores for

each criterion to a common scale. Second, we multiplied normalized scores by the criterion weight; weights for the criteria were assigned to balance the importance of variables related to topology of the corridors and variables related to human disturbance, each category summing 0.5 of total weight. Third, we calculated the geometric distance between each alternative (landscape) and the best and worst alternatives for each criterion; the best alternative for all criteria corresponded to the continuous landscape (RBMA). Finally, we aggregated the distances obtained by each alternative in all criteria in a single numerical index ranging from 0 (negative ideal solution) to 1 (positive ideal solution).

Taxonomic structure and composition of mammal assemblages. Completeness of samples was evaluated using the Chao estimator (Chao and Jost 2012). Mammal abundance was measured as the capture rate, or number of captures of any terrestrial mammal in 100 td. Observed species richness was obtained by rarefying (three landscapes) or extrapolating (two landscapes) species-sampling effort curves to a common sample size of 1002 td. To do this, we elaborated accumulation curves of the number of species as a function of cumulated sampling effort in each landscape with the method proposed by Colwell *et al.* (2012), using EstimateS v. 9.1.0 (Colwell 2013). Additionally, we used the Chao2 nonparametric estimator to estimate total expected species richness in each landscape. Species diversity was quantified using Simpson's diversity and evenness indexes. Relationships between abundance, richness and diversity of mammal assemblages with the connectivity index (described above) as well as with the percentage of remaining forest cover in the landscapes, were explored with linear regression models.

To compare the structure of the mammal assemblages among landscapes, rank-abundance plots were constructed for each landscape following Magurran (2004). For these graphs, we used the capture rate of each species as a proxy for abundance, calculated as $(n_{ij}/td_j)*100$, where n_{ij} is the number of captures of the species i in site j , td_j is the sampling effort accumulated in site j , and 100 is a conventional unit of time used to produce a standardized abundance index (Rovero and Marshall 2009). A generalized linear model with Poisson error distribution was used to assess the effect of connectivity (as

measured by CI) on the number of species in each habitat specialization category in the landscape. Finally, species similarity between pairs of patches in each of the studied landscapes was quantified using Bray-Curtis dissimilarity index, and a regression model of the obtained values as a function of CI was constructed.

Functional diversity and composition of mammal assemblages. We classified recorded mammal species in *a-posteriori* functional groups based on their body mass and trophic guild, using a cluster analysis (Ward's method and Euclidean distance). Functional diversity was measured as the number of *a-posteriori* functional groups in each landscape (Functional Group Richness, FGR). We also calculated the functional divergence index (FDiv) for each landscape, which measures the similarity in functional space among species in the assemblage, weighted by their abundance, and is independent of the number of species or functional groups (Villéger *et al.* 2008). Finally, we constructed regression models of FGR and FDiv as functions of CI and proportion of remaining forest cover, to explore the effect of these variables on the functional diversity of the assemblages. We calculated the proportion of total abundance that each functional group represents in each assemblage, and explored the variation of these abundances with CI and percentage of remaining forest cover, using regression models. Difference in functional composition of the assemblages among landscapes due to connectivity (CI) was evaluated with a generalized linear model. Non-metric dimensional scaling (NMDS) was used to evaluate similarity in functional composition between patches in the same landscape. This analysis was based on a matrix with ten columns (the patches) and 8 rows (the functional groups), with cells containing proportional abundance of each group.

Use of corridors and the matrix. To compare the number of species and global capture rates registered in corridor sampling sites with those of the matrix sites around each corridor, we used a paired Student's t-test. Finally, we established the number of species in each habitat specialization category, as well as the number of endangered species, found in the sampled corridors and in the corresponding matrix sites.

Results

Landscape metrics and connectivity index

Two of the studied HML had forest cover percentages close to 50%, and the other two around 70%. Shape and size of the corridors varied widely, corridor areas ranging from 45 to 557 ha, corridor lengths from 350 to 2185 meters, and mean corridor widths from 225 to 980 m. Distance to towns was very similar among all the HML. All studied HML were crossed by a different type of road. The connectivity index was maximum for the continuous landscape (RBMA), while the landscape composed of structurally isolated fragments (POLC) obtained the lowest value (Table 1). The connectivity index was not related to the percentage of remaining forest cover (Pearson's $r = 0.004$).

Table 1. Forest cover, corridor attributes and connectivity index (CI) for the five study landscapes in the Selva Lacandona, with the weight assigned to each variable in the construction of CI.

Landscape	RBMA	RALM	SILV	LCSL	POLC	Weight
Forest cover (%)	100	64.53	49.39	74.64	48.80	-----
Corridor area (ha)	706	557	45	392	0	0.07
Area/external edge	0.075	0.058	0.018	0.038	0	0.07
Area/total edge	0.075	0.025	0.007	0.017	0	0.07
Length (m)	0	2185	350	1685	950	0.15
Average width (m)	1500	980	225	735	0	0.07
Minimum width (m)	1500	575	60	310	0	0.07
Road type	0	1	2	3	4	0.25
Distance to towns (m)	13500	3380	2610	2050	2250	0.25
Connectivity index (CI)	1	0.415	0.356	0.212	0.174	-----

Mammal sampling

With an accumulated sampling effort of 5193 td, we obtained a total of 1200 independent photographic captures throughout the study region, corresponding to 31 mammal species (Table S1). Estimated coverage (C_{hat}) was above 98% for all five samples (Table 2). Nine captures of four species (Black Howler Monkey *Alouatta pigra*, Spider Monkey *Ateles geoffroyi*, Mexican Mouse Opossum *Marmosa mexicana* and Neotropical Otter *Lontra longicaudis*), which are primarily arboreal or aquatic, were not considered in community

analyses. The number of mammal captures varied among studied landscapes. Global mammal abundance was highest in the continuous landscape and declined to less than half in the landscape with isolated fragments and in one of the corridor-connected landscapes (Table 2).

Table 2. Sampling effort, sample coverage, number of mammal captures, global capture rate, number of captured species, observed (rarefied/extrapolated) richness, estimated richness, diversity and evenness indexes for the study landscapes.

Landscape	Sampling effort (td)	Sample coverage (C.hat)	Total captures (n)	Global capture rate (n/100td)	Captured species	Observed richness (1002td)	Estimated richness (Chao2)	Simpson diversity	Simpson evenness
RBMA	777	0.996	285	36.68	17	17.2	17.5	4.01	0.233
RALM	1002	0.991	226	22.55	19	19	19.5	7.17	0.377
SILV	1045	0.994	348	33.30	19	18.9	20	7.11	0.376
LCSL	1098	0.987	165	15.03	18	17.8	18.7	7.4	0.416
POLC	911	0.981	160	17.56	14	14.3	17	7.27	0.509

Effect of connectivity on species richness

Observed species richness at a common sampling effort of 1002 td was significantly lower in the landscape consisting of two isolated patches (POLC). The confidence intervals calculated for the species accumulation curve of this landscape do not overlap with those of two landscapes with corridors (RALM and SILV), and the true number of species captured in the rest of the landscapes were above these intervals (Figure S2). Landscapes with corridors showed consistently higher observed species richness than both the continuous forest landscape (RBMA) and the isolated one, but the difference with the continuous landscape was not significant, as the confidence intervals overlap. Total richness (Chao2 estimator) showed the same pattern, being lowest in POLC, intermediate in RBMA and higher in the three landscapes connected by remnant corridors (Table 2).

Effect of connectivity on species diversity and composition

The continuous landscape showed the lowest species diversity value, while the four HML were similar in diversity (Table 2). Diversity was strongly influenced by dominance, which

was higher (and evenness lower) in the continuous landscape, and decreased towards the landscape with isolated forest fragments. Both diversity and evenness were negatively related to CI (Table 2, Figure 1a).

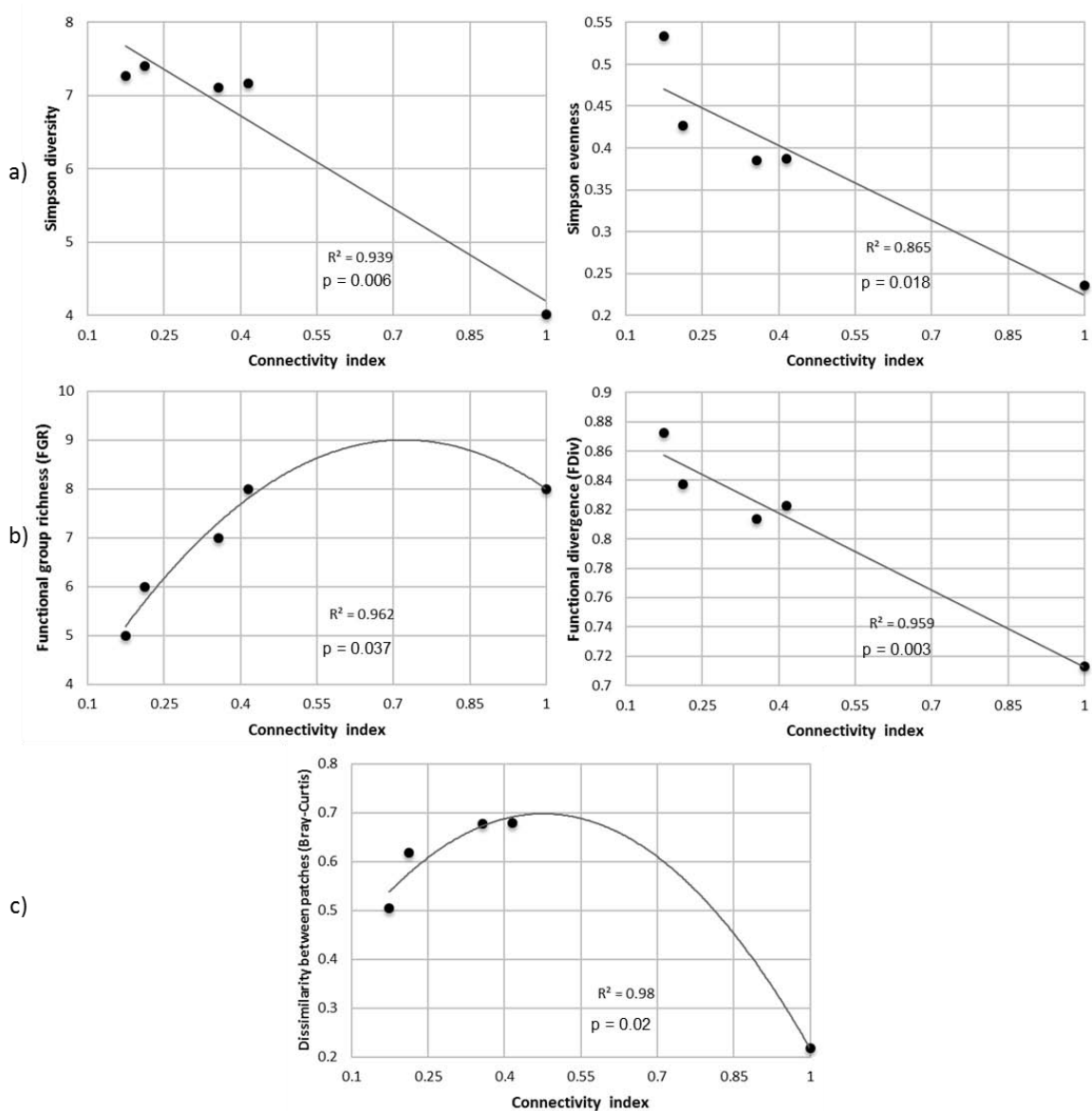


Figure 1. Regression models of (a) Simpson diversity and evenness indices; (b) Functional group richness (polynomic) and Functional divergence index; (c) Bray-Curtis dissimilarity index between patches in each landscape (polynomic); as functions of the connectivity index in five study landscapes in the Selva Lacandona. Regression coefficients and p values are shown inside each panel.

Rank-abundance plots allow for the visualization of the change in dominance in mammal assemblages among the studied landscapes. The identity of the dominant species shifted from small herbivores in the continuous (Central American Agouti *Dasyprocta punctata*) and better connected landscapes (Spotted Paca *Cuniculus paca*) to a medium-size herbivore (Central American Red Brocket *Mazama temama*) in the rest of the landscapes (Figure 2).

All species classified as generalists in the continuous landscape assemblage remain present in the HML (Jaguarundi *Puma yagouaroundi*, White-nosed Coati *Nasua narica*, Black-eared Opossum *Didelphis marsupialis*, Nine-banded Armadillo *Dasyus novemcinctus*), some of them increasing in abundance. Other generalist (Striped Hog-nosed Skunk *Conepatus semistriatus*, Northern Raccoon *Procyon lotor*) and intermediate species (Northern Tamandua *Tamandua mexicana*) join the assemblage as the landscape becomes structurally fragmented, and species adapted to open habitats (White-tailed Deer *Odocoileus virginianus*) appeared only in the two landscapes at the isolated extreme of the gradient. Intermediate species have different responses, either increasing (*Mazama temama*, Collared Peccary *Pecari tajacu*, *Sciurus spp.*) or decreasing in abundance (*Cuniculus paca*, *Dasyprocta punctata*) with increasing isolation, or even showing the highest abundances at intermediate connectivity levels (Tayra *Eira barbara*). Forest specialist disappeared from the assemblage at different connectivity levels, first *Panthera onca* and the Puma (*Puma concolor*), then *Tapirus bairdii* and the Margay (*Leopardus wiedii*), and only the Ocelot (*Leopardus pardalis*) was present in all five landscapes.

This compositional change was reflected in the number of species belonging to each habitat specialization category in the study landscapes. A generalized linear model showed that the interaction term between connectivity (CI) and specialization category was marginally significant ($p = 0.09$). As connectivity decreased, there was a decrease in the number of forest specialist species and an increase in generalist species, while the number of intermediate species remained constant (Figure S3). Overall, there were fewer forest specialist species across landscapes than in other specialization categories ($p = 0.009$).

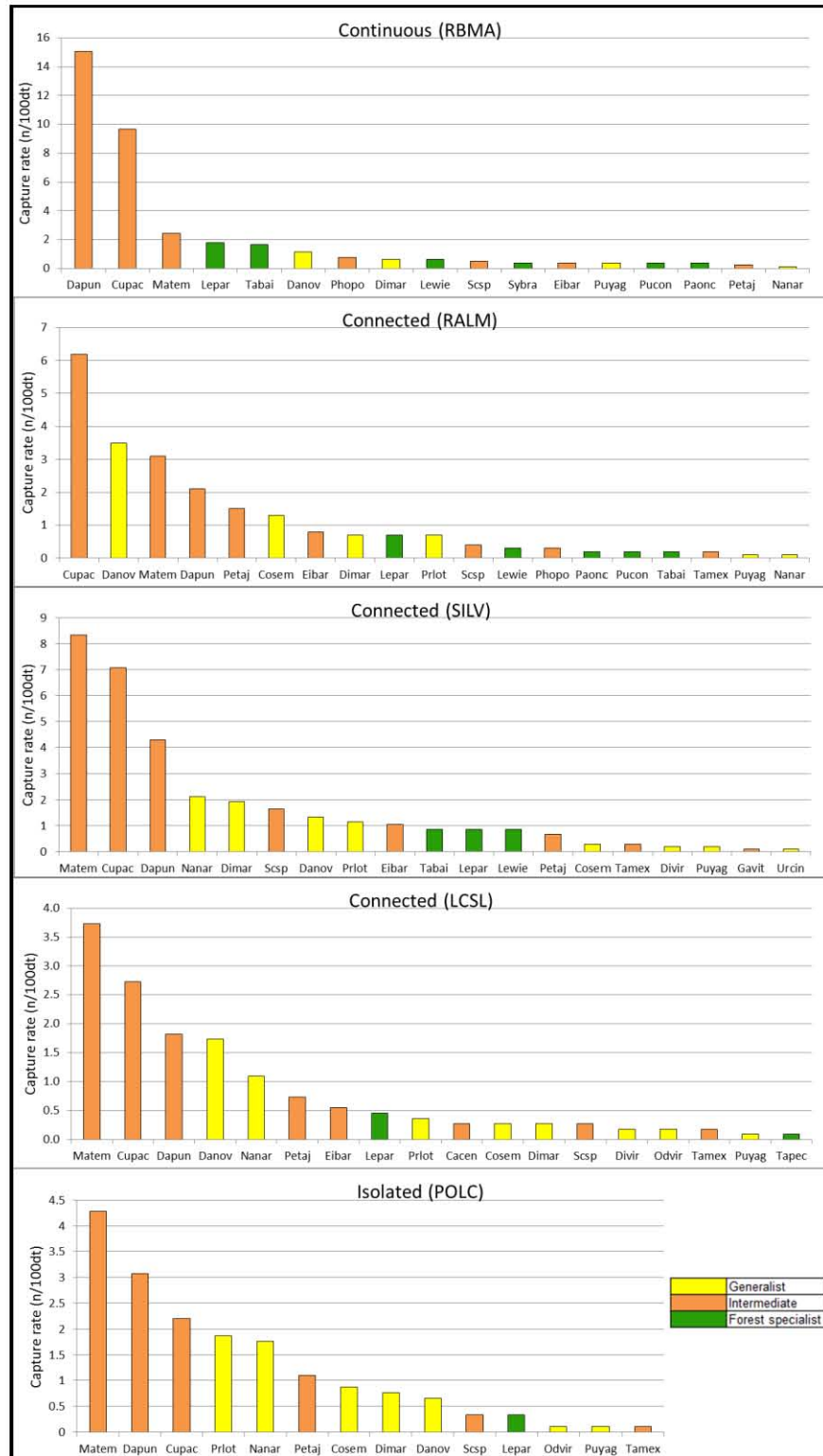


Figure 2. Relative abundance of terrestrial mammal species captured in five landscapes of the Selva Lacandona with different connectivity levels, from continuous (top panel) to structurally isolated (bottom panel). Classification of species in to habitat specialization categories was adapted from Cuarón (2000). Species identification codes are presented in Table S1.

Effect of connectivity on functional diversity and composition

Cluster analysis of body mass and trophic guild classified the 26 detected mammal species in eight functional groups (Figure S4), with omnivorous being the richest group (6 species) and large herbivorous the poorest one (1 species). Functional group richness (FGR) based on this classification increased in a concave way with the connectivity index. Functional divergence, in contrast, decreased linearly with connectivity (Figure 1b).

Change in the functional composition of mammal assemblages across the studied landscapes was noticeable in the proportional abundance of each functional group (Figure S5), and difference among landscapes was significantly affected by connectivity (CI), as a generalized lineal model showed ($p < 0.001$). Proportional abundance of small and large herbivores and medium-sized carnivores increased with connectivity, while medium-sized herbivores showed the opposite response. Proportional abundance of large carnivores tended to increase with connectivity, while that of omnivores showed the opposite trend. Carnivore-omnivore and insectivore proportional abundance did not relate to the connectivity index, although these groups showed higher abundances in the HML connected by corridors (Figure 3).

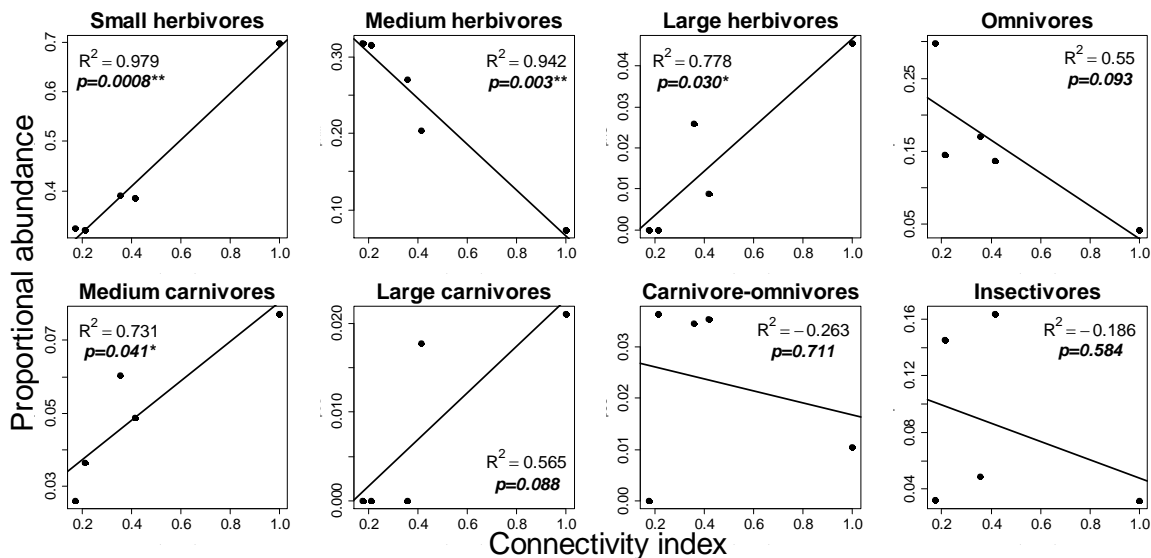


Figure 3. Linear regression models of proportional abundance of mammalian functional groups as a function of connectivity in five landscapes in the Selva Lacandona. Regression coefficients and p values are shown inside each panel.

Species richness, species diversity and functional diversity measures did not show a relation with the percentage of remaining forest cover across the studied landscapes. However, abundance of omnivores and medium-sized herbivores was negatively related to forest cover (Figure 4).

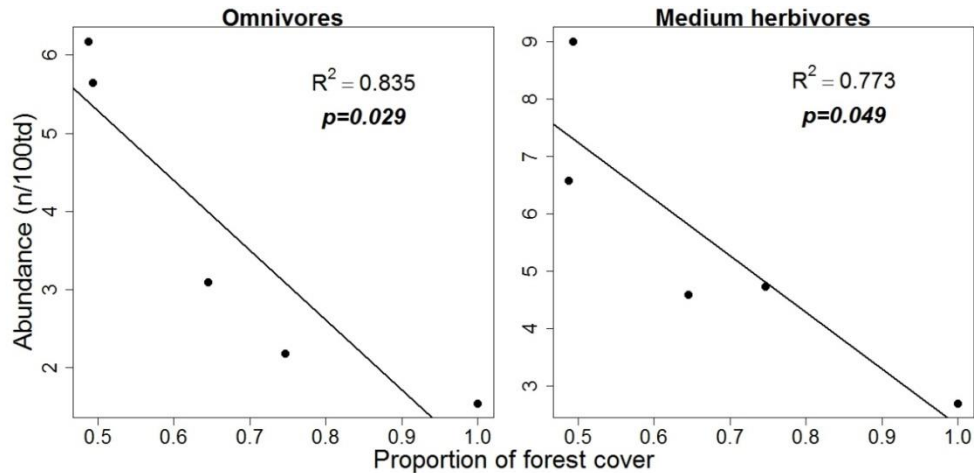


Figure 4. Linear regression models of abundance of two mammalian functional groups as a function of proportion of forest cover in the study landscapes. Regression coefficients and p values are shown inside each panel.

Similarity between patches in the landscape

Compositional (taxonomic) dissimilarity between pairs of patches in the same landscape was related to the connectivity index, as shown by a polynomial model (Figure 1c). As expected, mammal assemblages in the continuous forest sampling sites were more similar than those of the four studied HML. However, in HML dissimilarity increased with connectivity, contrary to our expectation.

Similarity in functional composition between pairs of patches showed a similar pattern, being highest in the continuous landscape and decreasing with connectivity in the HML. The NMDS ordination based on functional composition showed an association of the continuous and better connected landscapes with large carnivores and herbivores, while the landscape with isolated patches was associated with omnivores and medium-sized herbivores (Figure 5).

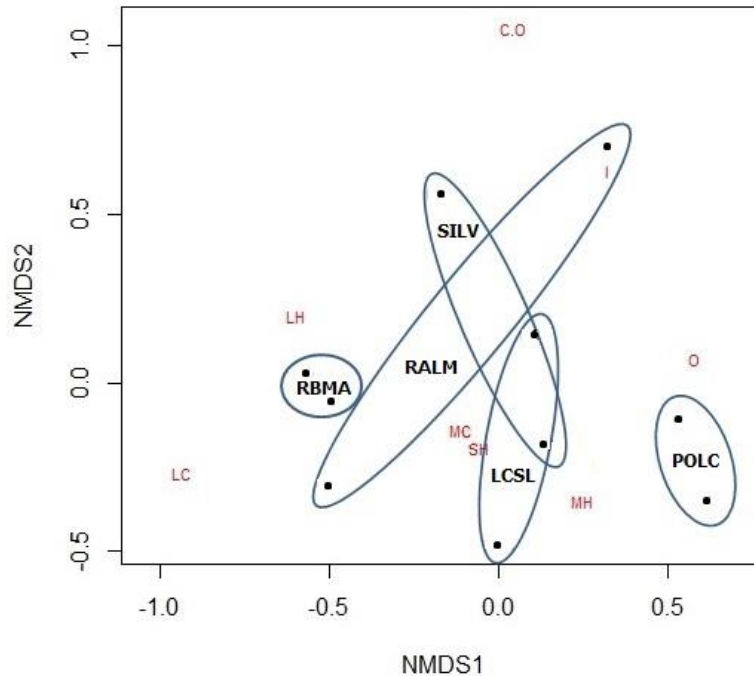


Figure 5. Non-metric dimensional scaling ordination of patches according to their functional composition (proportional abundance of functional groups), showing associations with functional groups indicated in red text (LC=Large carnivores; LH=Large herbivores; MC=Medium size carnivores; SH=Small herbivores; MH= Medium size herbivores; O=Omnivores; I=Insectivores. C.O=Carnivore-omnivores). Ovals enclose pairs of patches in the same landscape.

Use of corridors and the matrix

The number of species found within corridors (Mean = 11.7, SD = 3.2) was significantly higher (t-test, p value= 0.025) than that found in the surrounding anthropogenic matrix (Mean = 3.0, SD = 1.7). Although capture rate was higher in corridors (Mean = 20.1 captures in 100td, SD = 13.2) than in the matrix (Mean = 2.6 captures in 100td, SD = 1.4), this difference was not significant (t-test p value= 0.1464). With all sampling sites combined, a total of 19 mammal species were detected in corridors, against 6 species in the matrix (Table S2). Seven of the species found using the corridors are listed in a threat category in the Mexican Official Norm (SEMARNAT 2010), and none of the species detected in the matrix appears in this list. Species using corridors include three forest specialists (*Leopardus pardalis*, *L. wiedii* and *Puma concolor*), eight intermediate species and eight generalist species. Two of the species found using the matrix were intermediate

(*Cuniculus paca* and the Grey Four-eyed Opossum *Philander opossum*), and the rest were habitat generalists. Only one species, *Odocoileus virginianus*, showed consistently higher capture rates in the matrix surrounding the corridors we sampled.

Discussion

Overall, our results support our expectation that better connected HML would have mammal assemblages with similar taxonomic and functional structure and composition to that of continuous forest landscapes. We found that structural connectivity has a strong influence on tropical terrestrial mammal assemblages even at high levels of remaining forest cover. Our results indicate that corridors can act as ecological filters, providing differential connectivity to species differing in their functional attributes, and that the strength of this effect varies according to corridor characteristics. However, our results also show that corridors facilitate movement of mammal species with a wider range of functional attributes than those that move through the matrix. These results, however, were influenced by factors other than connectivity and forest amount, as discussed below.

Influence of connectivity on overall mammal abundance

Although abundance of mammals was lower in the landscape with isolated fragments than in the continuous forest landscape, this assemblage trait varied among the corridor-connected landscapes with no clear relation to connectivity or to percentage of forest cover in the landscape. This suggests that mammal abundance in HML is affected by factors other than landscape connectivity or forest loss. These factors could be related to natural environmental variation associated with hydrology and topography, but such variation is small in the region and our sampling was balanced in terms of sampling stations close to and far from water sources. Thus, we believe that variation in mammal abundance was related to anthropogenic disturbance factors, particularly hunting and logging (Kavanagh and Webb 1998, Peres 2000).

Influence of connectivity on species richness

Supporting our hypothesis, species richness increased with connectivity. The fact that corridor-connected landscapes showed higher species richness than both the isolated and the continuous landscapes was due to the coexistence of forest specialist with generalist species in these landscapes. This indicates that species spillover from the matrix in to the forest patches influences landscape-scale community structure (Tscharntke *et al.* 2012). Landscape heterogeneity has been found to increase species richness in bird assemblages (Bennett *et al.* 2006). Increased species richness after fragmentation has also been found in experimental studies conducted with animals other than large mammals (Debinski and Holt 2000). Two studies in the Amazon (Sampaio *et al.* 2010, Prist *et al.* 2012) reported higher mammal species richness in continuous landscapes than in fragmented ones, thus none of these studies registered an increase in species richness in more heterogeneous landscapes. Conversely, in our study region Garmendia *et al.* (2013) found higher species richness in fragments than in continuous forest, with the number of species increasing with patch size, patch shape complexity, edge density and matrix quality; species detected in fragments, but not in continuous forest, included *Procyon lotor*, *Conepatus semistriatus* and *Tamandua mexicana*, a result that concurs with our own findings.

The relevant result in our study is that landscapes with similar composition and total forest amount retain a significantly larger number of species when corridors structurally connect forest patches. Connectivity permits forest specialists to persist in the landscape while generalist benefit from landscape heterogeneity. This result supports the structural connectivity threshold hypothesis (Metzger and Décamps 1997), which predicts an increase in biodiversity in landscapes with low degrees of forest loss (when structural connectivity endures), and an important decline in biodiversity after forest loss causes connectivity disruption. Decline of forest specialist in our study landscapes was clearly related to connectivity loss. Interestingly, there difference in the number of forest specialists between the continuous and the better connected landscapes was small, which is encouraging for the possibility of corridors to help conserve these species in HML. These species are those of greater conservation concern, and landscape connectivity should be

managed according to their needs, as habitat generalist are more capable of traversing the anthropogenic matrix or even benefit from resources found in it (Vetter *et al.* 2011).

Influence of connectivity on species diversity

Species diversity seems to be a poor indicator of the conservation status of the terrestrial mammal assemblages in our study system, due to the influence of species dominance. The mammal assemblage found inside the continuous forest landscape was strongly dominated by two small herbivores, which attained abundances higher than any species in any landscape. High abundance of these species in the continuous landscape determine lower diversity and evenness values, as compared to HML, so that more diverse assemblages do not necessarily mean better conserved ones (Devictor and Robert 2009). Evenness of the assemblages increases as landscapes become less connected, partly because fewer rare species are found, and partly because the more abundant species do not attain abundances so dissimilar to the rest of the species. Dominant species in all landscapes are preferred prey for subsistence hunting in the region (Naranjo *et al.* 2004), so it is probable that they are not allowed to reach carrying capacity population densities in HML. This result raises the need to evaluate demographic and genetic viability of the populations of small herbivores in HML, as small population sizes can have serious consequences on extinction risk (Lande 1988).

Influence of connectivity on functional diversity and composition

Functional group richness was maintained in the better-connected landscape and then decreased rapidly with decreasing connectivity, suggesting a threshold response. The other measure of functional diversity we used, FDiv, showed the opposite trend. This index is weighted by abundance, so this result reflects that a few functionally similar species (two species of small herbivores) hoard up the abundance in the continuous landscape, while abundance was more evenly distributed in the functional space towards fragmented landscapes. This result, as the one obtained with taxonomic diversity indexes, warns against the careless use of these measures to characterize communities and their

response to disturbance factors. Although aggregate community measures are important, close analysis of compositional patterns are more informative (Devictor and Robert 2009).

The change in functional composition of terrestrial mammal assemblages in our study showed some patterns about the sensitivity of species to connectivity loss, according to their particular combination of body mass and trophic guild. Small herbivores and medium-sized carnivores showed abundance reductions as connectivity decreased, but maintained a similar relative abundance rank in the assemblage. Large herbivores and carnivores showed the stronger decline with connectivity loss, leading to the disappearance of these functional groups at a certain connectivity level. Conversely, medium-sized herbivores and omnivores increased in abundance as connectivity decreased, possibly as a secondary effect of lowered population densities of top predators (Crooks and Soulé 1999, Terborgh *et al.* 2001). The abundance of omnivores and medium-sized herbivores also increased as forest cover in the landscape was reduced. This result suggests that omnivores and medium-sized herbivores benefit from the enhanced habitat heterogeneity of HML, obtaining resources from the anthropogenic matrix in a process of landscape supplementation (Dunning *et al.* 1992). It is possible that the effect of these two usually correlated factors, forest amount and connectivity loss, act through different mechanisms to produce the same result. Finally, abundances of carnivore-omnivore and insectivore mammals were not related either to landscape connectivity or percentage forest cover. However, these animals showed higher abundances in the corridor-connected landscapes, suggesting that they benefit from landscape heterogeneity or reduced predation/competition from top carnivores, but also from structural connectivity among forest patches. In particular, abundance of insectivores showed high variation among landscapes, but the factors causing this variation are unclear. Hunting levels may be important in determining the abundance of this group, as *Dasypus novemcinctus*, the most abundant insectivore in the region, is highly appreciated by local hunters and faces high harvest volumes (Naranjo *et al.* 2004).

Influence of connectivity on similarity between forest patches

We expected that both compositional and functional similarity among pairs of patches would increase with connectivity, as more effective corridors should allow movement of more species, and therefore better connected patches should retain more similar assemblages (Hilty *et al.* 2006). In accordance with this hypothesis, sampling units within the continuous landscape were more similar between them than forest patches in the HML. However, similarity between patches decreased with connectivity in the HML, being higher in the landscape with isolated patches. This result suggests that mammal assemblages in the isolated patches are impoverished to a somewhat predictable species-poor state, retaining a very similar set of disturbance-resistant species, instead of drifting away in their composition. Mammal assemblage composition was less similar between patches in the corridor-connected landscapes. One possible explanation is that these landscapes retain rare species in lower abundances than the continuous landscape, and that such species were found in one of the patches but not the other. This may be due to sampling effects, since rare species are difficult to detect, or could indicate that ecological filtering is occurring in the landscapes connected by corridors. Thus, higher species richness influenced the higher taxonomical and functional dissimilarity between patches of the corridor-connected landscapes.

Importance of the matrix and the corridors

A common weakness in studies evaluating corridor efficacy is that they neglect the role of the anthropogenic matrix in facilitating or impeding animal movement, and thus are not able to establish whether the corridor is essential for this function. Our results indicate that remnant vegetation corridors are more effective in facilitating movement than the matrix, which is mainly pasture for cattle ranching and shrubs resulting from early secondary succession. Higher global capture rates and species richness were registered in corridors as compared to matrix sampling sites, even as half of our sampling sites in the matrix were placed in streams with remnant trees and shrub regrowth, landscape elements that should facilitate movement. Unsurprisingly, the species that were found using the matrix were mainly habitat generalists, and almost all species showed higher capture rates in corridors, indicating that they prefer to use forested habitat for inter-

patch movement even though they can travel through the matrix. The only exception was *Odocoileus virginianus*, a species adapted to open habitat that attained higher abundances in the matrix. No carnivore was found traversing the matrix, although some carnivores like *Puma yagouaroundi* are capable to do so (Caso 2013). Conversely, mammals found using corridors represented all trophic guilds, including top predators, a wide range of body sizes, and different degrees of habitat specialization. These results indicate that remnant vegetation corridors are effective in facilitating mammal movement in our study region, a conclusion that is most probably generalizable to other tropical landscapes.

Concluding remarks

Our results show that connectivity, a key aspect of landscape configuration, has a strong influence on tropical terrestrial mammal assemblages even at high levels of native vegetation cover. Connectivity influences mammal species richness in our study landscapes, supporting Metzger and Décamps's (1997) structural connectivity threshold hypothesis. The composition of the assemblages is also affected, shifting from a forest-specialist rich condition to a generalist-dominated condition as connectivity is lost. This compositional shift affects the functional diversity of mammal assemblages, resulting in the loss of functional groups as important as large carnivores and herbivores, and in the increase (medium-sized herbivores and omnivores) or decrease (small herbivores and medium-sized carnivores) of other functional groups. Thus, our results suggest that corridors can filter functional traits out of terrestrial mammal assemblages -particularly large body size- depending on attributes such as width, length or disturbance levels of particular corridors.

Several mammal assemblage attributes were related to our connectivity index. Thus, our study shows that an easy-obtainable measure of structural connectivity, based exclusively on remote sensed data, can be an appropriate predictor of multispecies functional connectivity. We believe that our approach can be useful for landscape-scale planning and management. Ranking remnant vegetation corridors according to their shape and

disturbance attributes is a cost-effective strategy for setting landscape-level priorities for conservation and restoration. However, only monitoring of target species and communities can enable adaptive management strategies and produce novel ecological insight.

References

- Andrén, Henrik. 1994. "Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review." *Oikos* 71 (3): 355–66.
- Arita, Héctor T., John G. Robinson, and Kent H. Redford. 1990. "Rarity in Neotropical Forest Mammals and Its Ecological Correlates." *Conservation Biology* 4 (2): 181–92.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez, and E. Loa. Eds. 2000. "Regiones terrestres prioritarias de México." Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Banks-Leite, Cristina, Renata Pardini, Leandro R. Tamposi, William D. Pearse, Adriana A. Bueno, Roberta T. Bruscagin, Thais H. Condez, *et al.* 2014. "Using Ecological Thresholds to Evaluate the Costs and Benefits of Set-Asides in a Biodiversity Hotspot." *Science* 345 (6200): 1041–45.
- Beier, Paul, Daniel R. Majka, and Wayne D. Spencer. 2008. "Forks in the Road: Choices in Procedures for Designing Wildland Linkages." *Conservation Biology* 22 (4): 836–51.
- Beier, Paul, and Reed F. Noss. 1998. "Do Habitat Corridors Provide Connectivity?" *Conservation Biology* 12 (6): 1241–52.
- Bennett, Andrew F., James Q. Radford, and Angie Haslem. 2006. "Properties of Land Mosaics: Implications for Nature Conservation in Agricultural Environments." *Biological Conservation* 133 (2): 250–64.
- Caso, Arturo. 2013. "Spatial Differences and Local Avoidance of Ocelot (*Leopardus pardalis*) and Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) in Northeast Mexico." Ph. D. Thesis. Texas A&M University-Kingsville.
- Castillo, Miguel Ángel. 2009. "Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: Un estudio de caso en Marqués de Comillas." Ph. D. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chao, Anne, and Lou Jost. 2012. "Coverage-Based Rarefaction and Extrapolation: Standardizing Samples by Completeness rather than Size." *Ecology* 93 (12): 2533–47.

- Colwell, Robert K., Anne Chao, Nicholas J. Gotelli, Shang Yi Lin, Chang Xuan Mao, Robin L. Chazdon, and John T. Longino. 2012. "Models and Estimators Linking Individual-Based and Sample-Based Rarefaction, Extrapolation and Comparison of Assemblages." *Journal of Plant Ecology* 5 (1): 3–21.
- Colwell, Robert K. 2013. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Crooks, Kevin R., and Michael E. Soulé. 1999. "Mesopredator Release and Avifaunal Extinctions in a Fragmented System." *Nature* 400: 563–66.
- Cuarón, Alfredo D. 2000. "Effects of Land Cover Changes on Mammals in a Neotropical Region: A Modeling Approach." *Conservation Biology* 14 (4): 1676–92.
- Cushman, Samuel A., Brad McRae, Frank Adriaensen, Paul Beier, Mark Shirley, and Kathy Zeller. 2013. "Biological Corridors and Connectivity." In *Key Topics in Conservation Biology 2*, edited by David W. Macdonald and Katherine J. Willis, 384–404. John Wiley and Sons.
- Damschen, Ellen I., Nick M. Haddad, John L. Orrock, Joshua J. Tewksbury, and Douglas J. Levey. 2006. "Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales." *Science* 313 (5791): 1284–86.
- Debinski, Diane M., and Robert D. Holt. 2000. "A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments." *Conservation Biology* 14 (2): 342–55.
- Devictor, Vincent, and Alexandre Robert. 2009. "Measuring Community Responses to Large-Scale Disturbance in Conservation Biogeography." *Diversity and Distributions* 15 (1): 122–30.
- Dirzo, Rodolfo, Hillary S. Young, Mauro Galetti, Gerardo Ceballos, Nick J. B. Isaac, and Ben Collen. 2014. "Defaunation in the Anthropocene." *Science* 345 (6195): 401–6.
- Downes, Sharon J., Kathrine A. Handasyde, and Mark A. Elgar. 1997. "The Use of Corridors by Mammals in Fragmented Australian Eucalypt Forests." *Conservation Biology* 11 (3): 718–26.
- Dunning, John B., Brent J. Danielson, and H. Ronald Pulliam. 1992. "Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes." *Oikos* 65 (1): 169–75.

- Fahrig, Lenore. 2003. "Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 (1): 487–515.
- Fahrig, Lenore. 2013. "Rethinking Patch Size and Isolation Effects: The Habitat Amount Hypothesis." *Journal of Biogeography* 40: 1649–63.
- Fahrig, Lenore, and Gray Merriam. 1994. "Conservation of Fragmented Populations." *Conservation Biology* 8 (1): 50–59.
- Fischer, Joern, and David B. Lindenmayer. 2007. "Landscape Modification and Habitat Fragmentation: A Synthesis." *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–80.
- Flather, Curtis H., and Michael Bevers. 2002. "Patchy Reaction-Diffusion and Population Abundance: The Relative Importance of Habitat Amount and Arrangement." *The American Naturalist* 159 (1): 40–56.
- Forman, Richard T.T., and Michel Godron. 1986. "Landscape Ecology." John Wiley and Sons.
- García-Gil, G., and J. Lugo. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. In: Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Vásquez M.A. and Ramos M.A. (Eds.), pp.34-39. Publicaciones especiales Ecosfera no. 1. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales, México.
- Garmendia, Adriana, Victor Arroyo-Rodríguez, Alejandro Estrada, Eduardo J. Naranjo, and Kathryn E. Stoner. 2013. "Landscape and Patch Attributes Impacting Medium-and Large-Sized Terrestrial Mammals in a Fragmented Rain Forest." *Journal of Tropical Ecology* 29 (04): 331–44.
- Haddad, Nick M., David R. Bowne, Alan Cunningham, Brent J. Danielson, Douglas J. Levey, Sarah Sargent, and Tim Spira. 2003. "Corridor Use by Diverse Taxa." *Ecology* 84 (3): 609–15.
- Hannon, Susan J., and Fiona K. A. Schmiegelow. 2002. "Corridors May Not Improve the Conservation Value of Small Reserves for Most Boreal Birds." *Ecological Applications* 12 (5): 1457–68.

- Henle, Klaus, Kendi F. Davies, Michael Kleyer, Chris Margules, and Josef Settele. 2004. "Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation." *Biodiversity and Conservation* 13: 207–51.
- Hilty, Jodi A., and Adina M. Merenlender. 2004. "Use of Riparian Corridors and Vineyards by Mammalian Predators in Northern California." *Conservation Biology* 18 (1): 126–35.
- Hilty, Jodi A., William Z. Lidicker Jr, and Adina M. Merenlender. 2006. "Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation." Island Press.
- Hwang, Ching-Lai, Young-Jou Lai, and Ting-Yun Liu. 1993. "A New Approach for Multiple Objective Decision Making." *Computers & Operations Research* 20(8): 889-899.
- Ibarra-Manríquez, Guillermo, and Miguel Martínez-Ramos. 2002. "Landscape Variation of Liana Communities in a Neotropical Rain Forest." *Plant Ecology* 160 (1): 91–112.
- Kavanagh, Rodney P., and Garry A. Webb. 1998. "Effects of Variable-Intensity Logging on Mammals, Reptiles and Amphibians at Waratah Creek, Southeastern New South Wales." *Pacific Conservation Biology* 4 (4): 326–47.
- Kindlmann, Pavel, and Françoise Burel. 2008. "Connectivity Measures: A Review." *Landscape Ecology* 23 (8): 879–90.
- Koper, Nicola, Fiona K. A. Schmiegelow, and Evelyn H. Merrill. 2007. "Residuals Cannot Distinguish between Ecological Effects of Habitat Amount and Fragmentation: Implications for the Debate." *Landscape Ecology* 22 (6): 811–20.
- Lande, Russell. 1988. "Genetics and Demography in Biological Conservation." *Science* 241 (4872): 1455–60.
- Laurance, William F. 1991. "Ecological Correlates of Extinction Proneness in Australian Tropical Rain Forest Mammals." *Conservation Biology* 5 (1): 79–89.
- Levins, Richard. 1969. "Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control". *Bulletin of the Entomological Society of America* 15(3): 237-40.

- Lindenmayer, David B., Joern Fischer, and Ross B. Cunningham. 2005. "Native Vegetation Cover Thresholds Associated with Species Responses." *Biological Conservation* 124 (3): 311–16.
- Lindenmayer, David B., Richard J. Hobbs, Rebecca Montague-Drake, Jason Alexandra, Andrew Bennett, Mark Burgman, Peter Cale, et al. 2008. "A Checklist for Ecological Management of Landscapes for Conservation." *Ecology Letters* 11 (1): 78–91.
- MacArthur, Robert H., and Edward O. Wilson. 1967 "The Theory of Island Biogeography." Princeton University Press.
- Magurran, A. E. 2004. "Measuring Biological Diversity." Blackwell.
- Mech, Stephen G., and James G. Hallett. 2001. "Evaluating the Effectiveness of Corridors: A Genetic Approach." *Conservation Biology* 15 (2): 467–74.
- Medellín, Rodrigo A. 1994. "Mammal Diversity and Conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico." *Conservation Biology* 8 (3): 780–99.
- Mendoza, Eduardo, and Rodolfo Dirzo. 1999. "Deforestation in Lacandonia (Southeast Mexico): Evidence for the Declaration of the Northernmost Tropical Hot Spot." *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–41.
- Metzger, Jean Paul, and Henri Décamps. 1997. "The Structural Connectivity Threshold: An Hypothesis in Conservation Biology at the Landscape Scale." *Acta Oecologica* 18 (1): 1–12.
- Mortelliti, Alessio, Giovanni Amori, Dario Capizzi, Cristina Cervone, Stefano Fagiani, Barbara Pollini, and Luigi Boitani. 2011. "Independent Effects of Habitat Loss, Habitat Fragmentation and Structural Connectivity on the Distribution of Two Arboreal Rodents." *Journal of Applied Ecology* 48 (1): 153–62.
- Muench, Carlos. 2006. "Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus Bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas." Ms. C. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Myers, Norman, Rusell A. Mittermeier, Cristina G. Mittermeier, Gustavo A. B. da Fonseca, and Jennifer Kent. 2000. "Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities." *Nature* 403 (6772): 853–58.

- Naranjo, Eduardo J., Michelle M. Guerra, Richard E. Bodmer, and Jorge E. Bolaños. 2004. "Subsistence Hunting by Three Ethnic Groups of the Lacandon Forest, Mexico." *Journal of Ethnobiology* 24 (2): 233–53.
- Pardini, Renata, Adriana De Arruda Bueno, Toby A. Gardner, Paulo Inácio Prado, and Jean Paul Metzger. 2010. "Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes." *PLoS ONE* 5 (10): e13666.
- Peres, Carlos A. 2000. "Effects of Subsistence Hunting on Vertebrate Community Structure in Amazonian Forests." *Conservation Biology* 14 (1): 240–53.
- Prist, Paula Ribeiro, Fernanda Michalski, and Jean Paul Metzger. 2012. "How Deforestation Pattern in the Amazon Influences Vertebrate Richness and Community Composition." *Landscape Ecology* 27: 799–812.
- Radford, James Q., Andrew F. Bennett, and Garry J. Cheers. 2005. "Landscape-Level Thresholds of Habitat Cover for Woodland-Dependent Birds." *Biological Conservation* 124 (3): 317–37.
- Ricketts, Taylor H. 2001. "The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscapes." *The American Naturalist* 158 (1): 87–99.
- Rovero, Francesco, and Andrew R. Marshall. 2009. "Camera Trapping Photographic Rate as an Index of Density in Forest Ungulates." *Journal of Applied Ecology* 46 (5): 1011–17
- Roy, Valérie, and Sylvie de Blois. 2006. "Using Functional Traits to Assess the Role of Hedgerow Corridors as Environmental Filters for Forest Herbs." *Biological Conservation* 130 (4): 592–603.
- Sampaio, Ricardo, Albertina P. Lima, William E. Magnusson, and Carlos A. Peres. 2010. "Long-Term Persistence of Midsized to Large-Bodied Mammals in Amazonian Landscapes under Varying Contexts of Forest Cover." *Biodiversity and Conservation* 19 (8): 2421–39.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su

inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (30 diciembre 2010), México.

Simberloff, Daniel, James A. Farr, James Cox, and David W. Mehlman. 1992. "Movement Corridors: Conservation Bargains or Poor Investments?" *Conservation Biology* 6 (4): 493–504.

Smith, Adam C., Nicola Koper, Charles M. Francis, and Lenore Fahrig. 2009. "Confronting Collinearity: Comparing Methods for Disentangling the Effects of Habitat Loss and Fragmentation." *Landscape Ecology* 24 (10): 1271–85

Smith, Felisa A., S. Kathleen Lyons, S. K. Morgan Ernest, Kate E. Jones, Dawn M. Kaufman, Tamar Dayan, Pablo A. Marquet, James H. Brown, and John P. Haskell. 2003. "Body Mass of Late Quaternary Mammals: Ecological Archives E084-094." *Ecology* 84 (12): 3403.

Soulé, Michael E., B. G. Mackey, H. F. Recher, J. E. Williams, J. C. Z. Woinarski, Don A. Driscoll, W. C. Dennison, and M. E. Jones. 2004. "The Role of Connectivity in Australian Conservation." *Pacific Conservation Biology* 10: 266–79.

Taylor, Philip D., Lenore Fahrig, Kringen Henein, and Gray Merriam. 1993. "Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure." *Oikos* 68 (3): 571–73.

Terborgh, John, Lawrence Lopez, Percy Nuñez V., Madhu Rao, Ghazala Shahabuddin, Gabriela Orihuela, Mailen Riveros, et al. 2001. "Ecological Meltdown in Predator-Free Forest Fragments." *Science* 294: 1923–26.

Tewksbury, Joshua J., Douglas J. Levey, Nick M. Haddad, Sarah Sargent, John L. Orrock, Aimee Weldon, Brent J. Danielson, Jory Brinkerhoff, Ellen I. Damschen, and Patricia Townsend. 2002. "Corridors Affect Plants, Animals, and Their Interactions in Fragmented Landscapes." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (20): 12923–26.

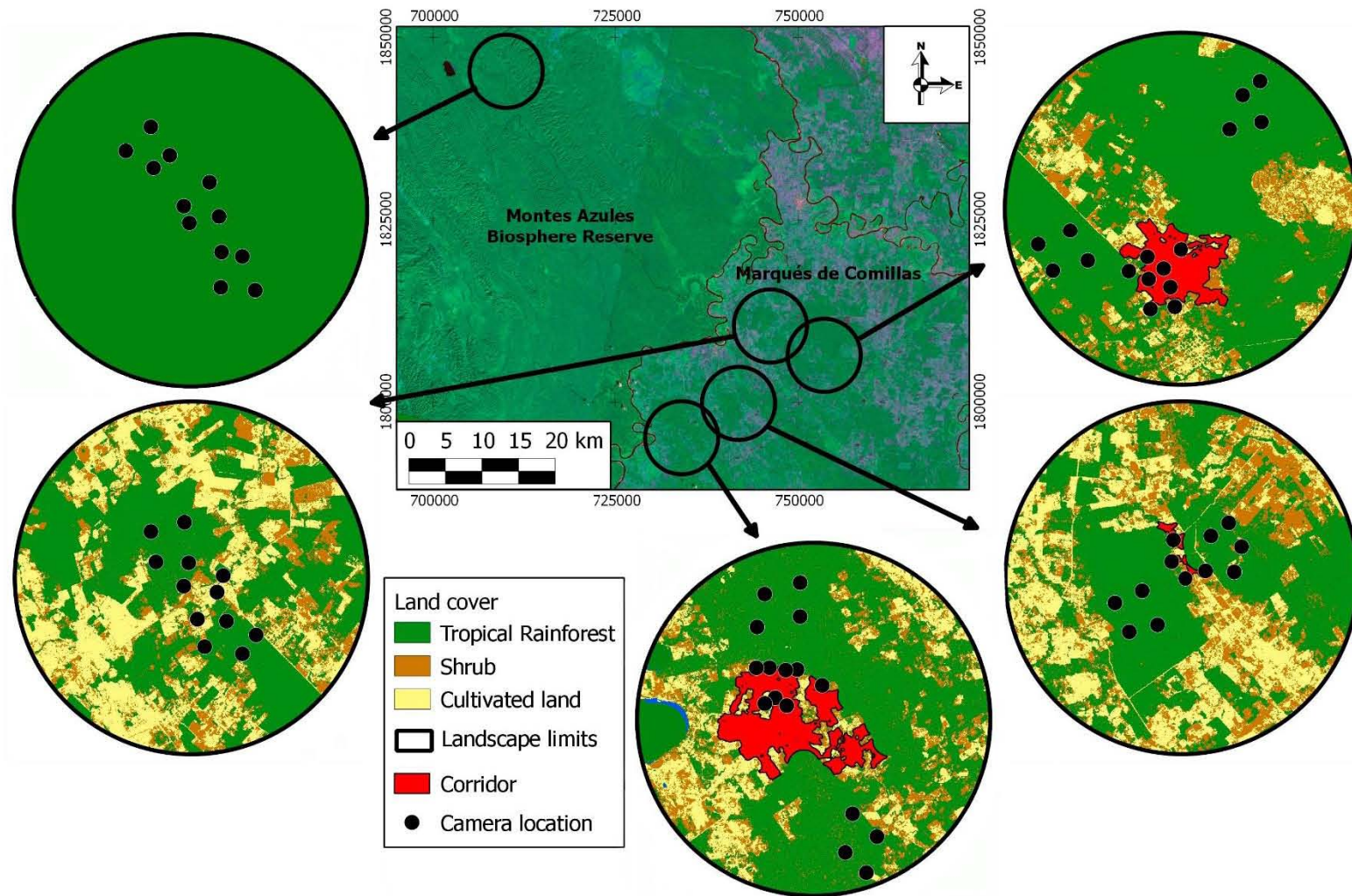
Thornton, Daniel H., Lyn C. Branch, and Melvin E. Sunquist. 2011. "The Relative Influence of Habitat Loss and Fragmentation: Do Tropical Mammals Meet the Temperate Paradigm?" *Ecological Applications* 21 (6): 2324–33.

Tischendorf, Lutz, and Lenore Fahrig. 2000. "On the Usage and Measurement of Landscape Connectivity." *Oikos* 90 (1): 7–19.

- Tscharntke, Teja, Jason M. Tylianakis, Tatyana A. Rand, Raphael K. Didham, Lenore Fahrig, Péter Batáry, Janne Bengtsson, et al. 2012. "Landscape Moderation of Biodiversity Patterns and Processes - Eight Hypotheses." *Biological Reviews* 87 (3): 661–85.
- Vetter, Daniela, Miriam M. Hansbauer, Zsolt Végvári, and Ilse Storch. 2011. "Predictors of Forest Fragmentation Sensitivity in Neotropical Vertebrates: A Quantitative Review." *Ecography* 34 (1): 1–8.
- Villard, Marc-André, and Jean Paul Metzger. 2014. "Beyond the Fragmentation Debate: A Conceptual Model to Predict When Habitat Configuration Really Matters." *Journal of Applied Ecology* 51 (2): 309–18.
- Villéger, Sébastien, Norman W. H. Mason, and David Mouillot. 2008. "New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology." *Ecology* 89 (8): 2290–2301.
- Wilson, D. E., and D. M. Reeder, Eds. 2005. "Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference." Johns Hopkins University Press.
- Woodroffe, Rosie, and Joshua R. Ginsberg. 1998. "Edge Effects and the Extinction of Populations Inside Protected Areas." *Science* 280 (5372): 2126–28.

Supplementary material

Figure S1. Map of the study region, with land cover classification for the study landscapes, corridor areas and sampling locations.



TableS1. List of terrestrial mammal species registered by camera trapping in the Selva Lacandona, México, and their status in the NOM-059 national list of endangered species.

Order	Family	Species	Common name	NOM-059	Code
Marsupialia	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	Black-eared Opossum		Dimar
Marsupialia	Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i>	Virginia Opossum		Divir
Marsupialia	Didelphidae	<i>Marmosa mexicana</i> *	Mexican Mouse Opossum		Mamex
Marsupialia	Didelphidae	<i>Philander opossum</i>	Gray Four-eyed Opossum		Phopo
Primates	Atelidae	<i>Alouatta pigra</i> *	Yucatán Black Howler Monkey	P	Alpig
Primates	Atelidae	<i>Ateles geoffroyi</i> *	Geoffroy's Spider Monkey	P	Atgeo
Pilosa	Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i>	Northern Tamandua	P	Tamex
Cingulata	Dasypodidae	<i>Cabassous centralis</i>	Northern Naked-tailed Armadillo	P	Cacen
Cingulata	Dasypodidae	<i>Dasybus novemcinctus</i>	Nine-banded Armadillo		Danov
Carnivora	Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Gray Fox		Urcin
Carnivora	Felidae	<i>Panthera onca</i>	Jaguar	P	Paonc
Carnivora	Felidae	<i>Puma concolor</i>	Puma		Pucon
Carnivora	Felidae	<i>Puma yagouaroundi</i>	Jaguarundi	A	Puyag
Carnivora	Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelot	P	Lepar
Carnivora	Felidae	<i>Leopardus wiedii</i>	Margay	P	Lewie
Carnivora	Mephitidae	<i>Conepatus semistriatus</i>	Striped Hog-nosed Skunk	Pr	Cosem
Carnivora	Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Tayra	P	Eibar
Carnivora	Mustelidae	<i>Galictis vittata</i>	Greater Grison	A	Gavit
Carnivora	Mustelidae	<i>Lontra longicaudis</i> *	Neotropical Otter	A	Lolon
Carnivora	Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	Northern Raccoon		Prlot
Carnivora	Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	White-nosed Coati		Nanar
Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	Baird's Tapir	P	Tabai
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Collared Peccary		Petaj
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	White-lipped Peccary	P	Tapec
Artiodactyla	Cervidae	<i>Mazama temama</i>	Central American Red Brocket		Matem
Artiodactyla	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>	White-tailed Deer		Odvir
Rodentia	Sciuridae	<i>Sciurus deppei</i> **	Deppe's Squirrel		Scsp
Rodentia	Sciuridae	<i>Sciurus yucatanensis</i> **	Yucatán Squirrel		Scsp
Rodentia	Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	Central American Agouti		Dapun
Rodentia	Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Spotted paca		Cupac
Lagomorpha	Leporidae	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	Tapeti		Sybra

*Not considered in community analyses, due to their arboreal or aquatic habits. **Grouped as *Sciurus spp* in community analyses. NOM-059 categories: Pr= Subject to special protection, A= Threatened, P= Endangered.

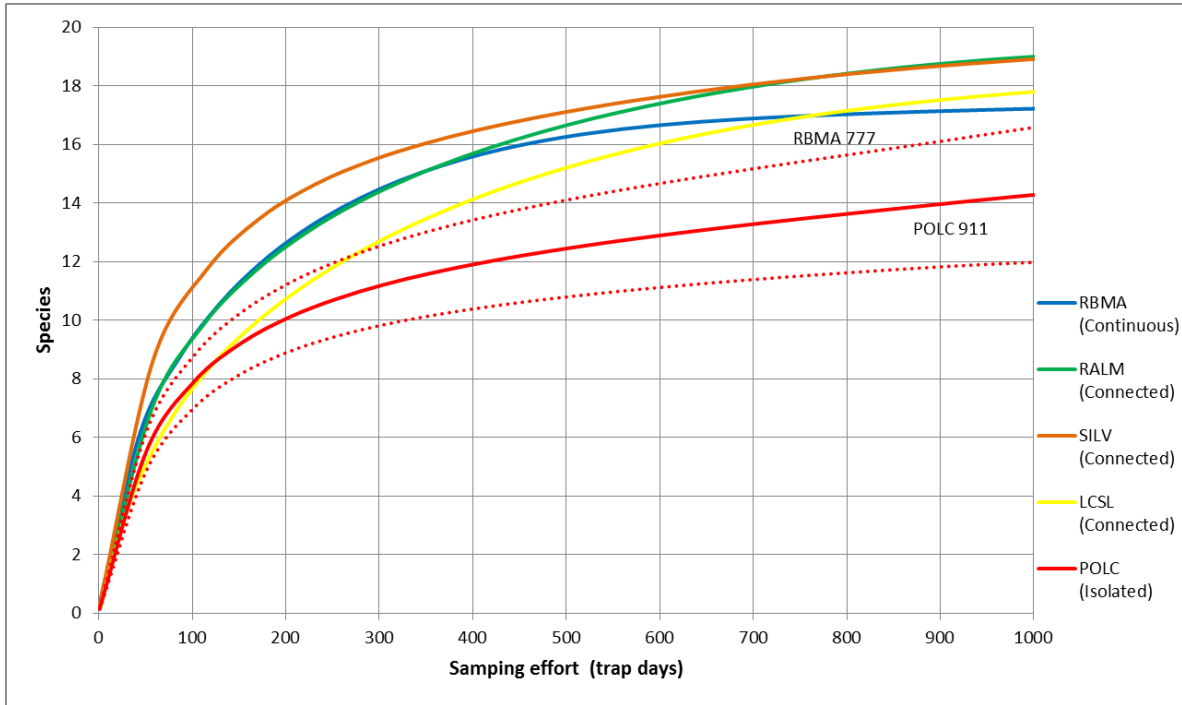


Figure S2. Accumulation curves of terrestrial mammal species in five landscapes of the Selva Lacandona with different connectivity levels. Tags inside the graph area show the attained sampling level for the two landscapes in which extrapolation was used. Confidence intervals for four of the landscapes are omitted for clarity.

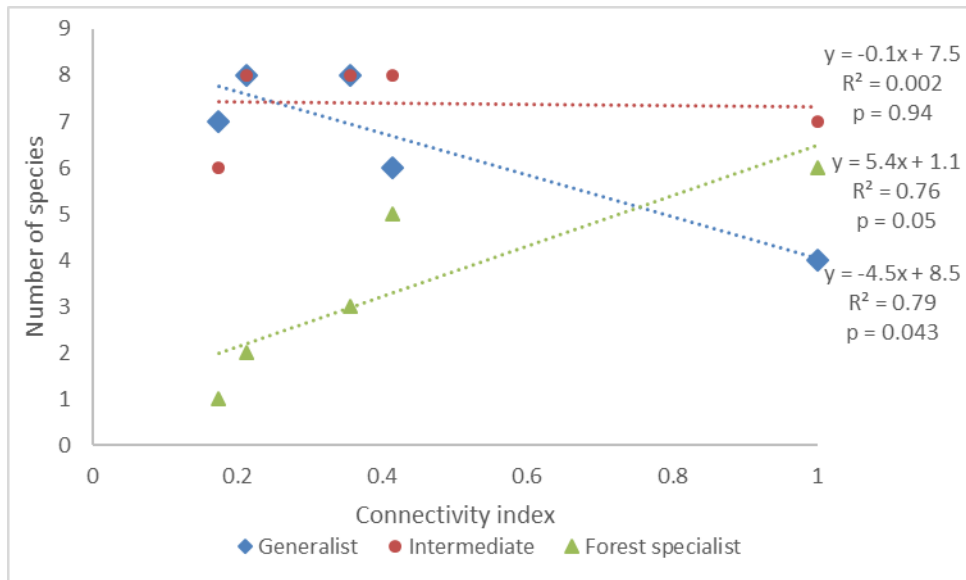


Figure S3. Number of species in each habitat specialization category as a function of the connectivity index in the study landscapes. Equations, regression coefficients and p values are shown beside the regression line for each category.

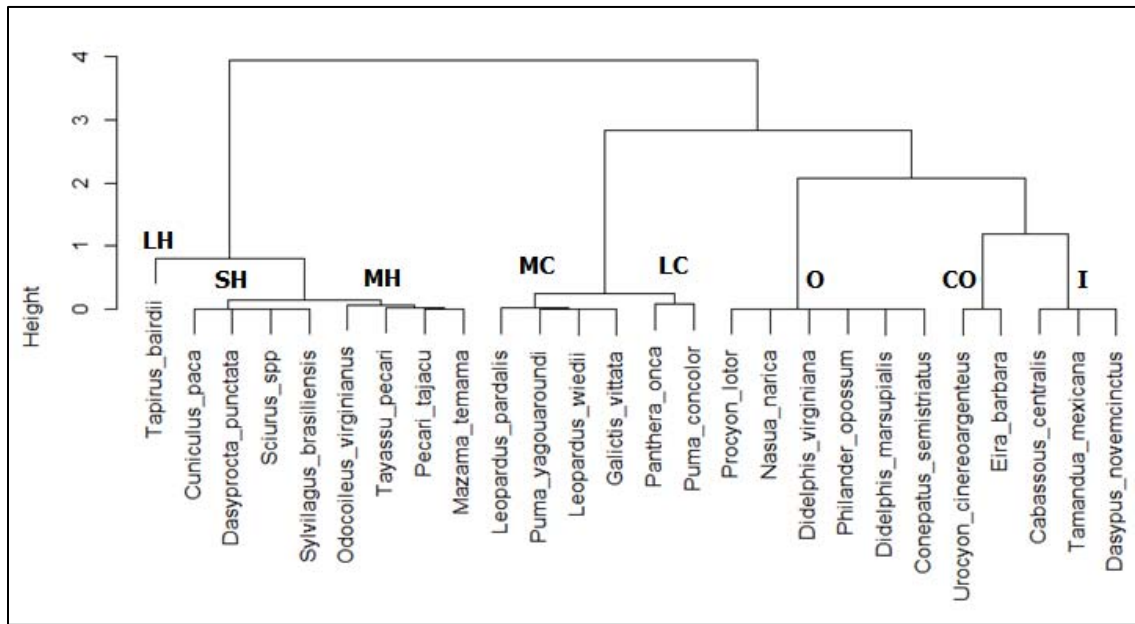


Figure S4. Cluster dendrogram of species based on body mass and trophic guild, used to classify registered mammals in eight functional groups: LH=Large herbivores; SH=Small herbivores; MH=Medium-sized herbivores; MC=Medium-sized carnivores; LC=Large carnivores; O=Omnivores; CO=Carnivore-omnivores; I=Insectivores.

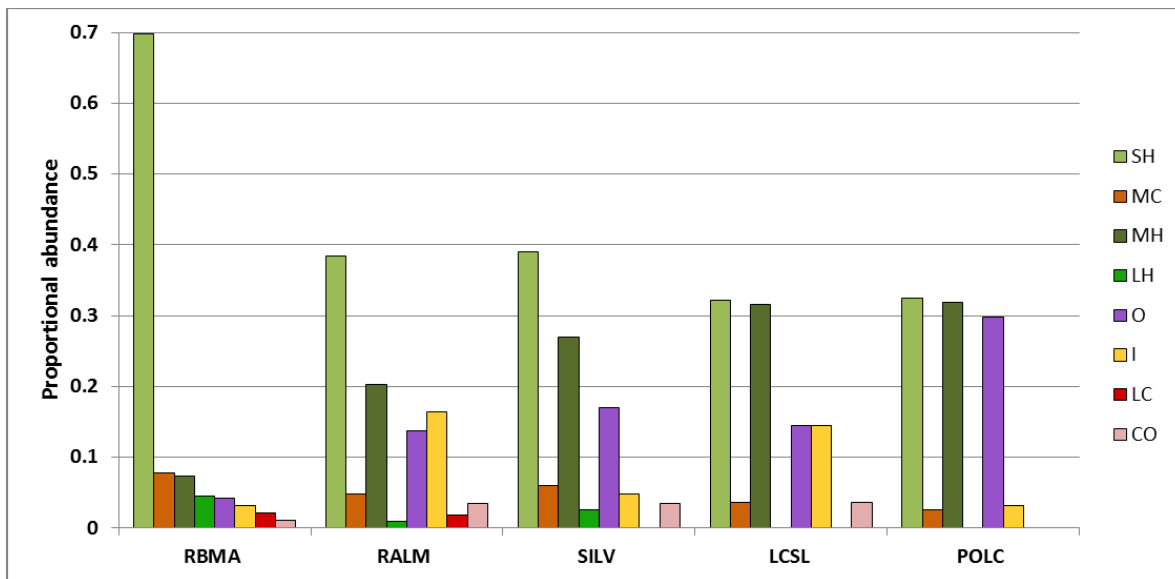


Figure S5. Proportional abundance of functional groups in the mammal assemblages present in five landscapes in the Selva Lacandona, Chiapas. Landscape connectivity decreases along the x axis. SH=Small herbivores; MC=Medium size carnivores; MH=Medium size herbivores; LH=Large herbivores; O=Omnivores; I=Insectivores; LC=Large carnivores; CO=Carnivore-omnivores.

Table S2. List of species found using remnant corridors and the surrounding matrix, and their threat category according to Mexican official norm NOM-059. P=Endangered, A=Threatened, Pr=Subject to special protection.

Species	Common name	NOM-059	Corridor	Matrix
<i>Didelphis marsupialis</i>	Black-eared Opossum		1	
<i>Didelphis virginiana</i>	Virginia Opossum		1	
<i>Philander opossum</i>	Gray Four-eyed Opossum			1
<i>Tamandua mexicana</i>	Northern Tamandua	P	1	
<i>Cabassous centralis</i>	Northern Naked-tailed Armadillo	P	1	
<i>Dasybus novemcinctus</i>	Nine-banded Armadillo		1	1
<i>Puma concolor</i>	Puma		1	
<i>Puma yagouaroundi</i>	Jaguarundi	A	1	
<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelot	P	1	
<i>Leopardus wiedii</i>	Margay	P	1	
<i>Conepatus semistriatus</i>	Striped Hog-nosed Skunk	Pr	1	
<i>Eira barbara</i>	Tayra	P	1	
<i>Procyon lotor</i>	Northern Raccoon		1	1
<i>Nasua narica</i>	White-nosed Coati		1	1
<i>Pecari tajacu</i>	Collared Peccary		1	
<i>Mazama temama</i>	Central American Red Brocket		1	
<i>Odocoileus virginianus</i>	White-tailed Deer		1	1
<i>Sciurus spp</i>	Squirrel		1	
<i>Dasyprocta punctata</i>	Central American Agouti		1	
<i>Cuniculus paca</i>	Spotted paca		1	1

Research Article

Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico.

Carlos Muench^{1,*} and Miguel Martínez-Ramos¹.

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

*Correspondence author E-mail address: carlosmuench@gmail.com

Abstract

Scientists debate two alternative paradigms for tropical biodiversity conservation in human-modified landscapes (HML). Strict government-managed reserves (GMR) have many limitations, including little social support as they transfer conservation costs to local communities. Community-protected areas (CPA) retain control and benefits of biodiversity for local residents, but evidence of their ability to conserve biodiversity is scarce. To test the hypothesis that CPAs are effective in conserving biodiversity, we used camera-trap data to assess differences in abundance, taxonomic and functional (body size and trophic guild) diversity and composition of terrestrial mammal assemblages among CPAs, GMR, and open-access forests (OAF). CPA and OAF sites were located in a HML adjacent to Montes Azules Biosphere Reserve, which is representative of GMR. CPAs and OAFs did not differ in landscape context (forest cover, distance to towns and roads, patch size). Our results show that the HML retains all of the species in the regional pool. We found no difference in species diversity among protection conditions, but species composition was different among them. Abundance of medium-sized generalist species was higher in the HML than in GMR, while large species and small herbivores were scarcer. Abundance of omnivorous and insectivorous generalists was highest in OAF, where large predators were not detected. OAFs exhibited fewer functional groups. No evidence was found that landscape context affected these results. We conclude that CPAs can play an important role in biodiversity conservation. Spatial integration of conservation initiatives and training communities in wildlife management would increase the effectiveness of CPAs.

Keywords: Community conservation; Human-modified landscapes; Tropical mammals; Camera-trapping; Selva Lacandona.

Resumen

Dos paradigmas para conservar la biodiversidad tropical en paisajes modificados por humanos (PMH) contienden en el debate académico. Las reservas manejadas por el gobierno (RMG) transfieren el costo de la conservación a las comunidades locales. Las áreas protegidas comunitarias (APC) mantienen el control de la biodiversidad en los pobladores locales, pero existe poca evidencia de su capacidad para conservar la biodiversidad. Para probar la hipótesis de que las APC son efectivas conservando biodiversidad, usamos fototrampeo para evaluar la abundancia, diversidad y composición taxonómica y funcional de ensamblajes de mamíferos terrestres entre RMG, APC y bosques de acceso libre (BAL). APC y BAL están en un PMH adyacente a la Reserva de la Biósfera Montes Azules, representativa de las RMG. APC y BAL no difieren en cuanto a contexto de paisaje (cobertura de bosque, distancia a caminos y pueblos, área del parche). Nuestros resultados indican que el PMH mantiene todas las especies del pool regional. No encontramos diferencias en diversidad de especies entre condiciones de protección, pero sí en composición. Especies generalistas medianas fueron más abundantes en el PMH, mientras que especies grandes y herbívoros pequeños resultaron más escasos. Omnívoros e insectívoros fueron más abundantes en BAL, donde no detectamos carnívoros mayores. Los BAL presentaron menos grupos funcionales. No encontramos evidencia de que el contexto de paisaje afectara estos resultados. Concluimos que las APC pueden ser importantes para la conservación de la biodiversidad. La integración espacial de las APC y la capacitación en manejo de fauna silvestre incrementarían su eficiencia.

Palabras Clave: Conservación comunitaria; Paisajes modificados; Mamíferos tropicales; Fototrampeo; Selva Lacandona.

Received: 5 October 2015; **Accepted** 8 January 2016; **Published:** 28 March 2016

Copyright: © Carlos Muench and Miguel Martínez-Ramos. This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 4.0 license <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/>. The license permits any user to download, print out, extract, archive, and distribute the article, so long as appropriate credit is given to the authors and source of the work. The license ensures that the published article will be as widely available as possible and that your article can be included in any scientific archive. Open Access authors retain the copyrights of their papers. Open access is a property of individual works, not necessarily journals or publishers.

Cite this paper as: Muench, C. and Martínez-Ramos, M. 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Tropical Conservation Science* Vol. 9 (1): 178-202. Available online: www.tropicalconservationscience.org

Disclosure: Neither Tropical Conservation Science (TCS) or the reviewers participating in the peer review process have an editorial influence or control over the content that is produced by the authors that publish in TCS.

Introduction

Tropical forests are the world's most biodiverse terrestrial ecosystems [1] and face high deforestation rates [2]. As old-growth forests become scarcer [3], complex landscapes in which secondary and degraded forests coexist with productive land-cover types tend to be the most common scenario throughout the tropics. This reality has led to an academic debate on the potential of human-modified landscapes (HML) to conserve tropical biodiversity. Some authors emphasize the irreplaceability of large tracts of old-growth forest with little or no human presence, especially for species that face a higher extinction risk [4]. Others argue that the future of tropical biodiversity depends on our capability to preserve it in HMLs [5, 6]. Even as the latter opinion is gaining recognition in the scientific community [7], disagreement persists regarding the conservation model best applicable to HMLs.

The protectionist paradigm to conservation, based on the establishment of strict government-managed reserves (GMR), has resurged in the voice of some of the most renowned tropical ecologists [8, 9, 10, 11] who urge the allocation of the largest possible amount of tropical forest under this scheme. The limitations of this paradigm include not only the poor management of many reserves in developing countries [12], but also the fact that biodiversity inside reserves is affected by human-induced transformation processes occurring outside their limits [13, 14]. Most reserves are inhabited or used by local people, and the creation of new ones is not well accepted in most cases [12]. In practice, strictly protected reserves transfer conservation costs to local communities, economically, socially, and culturally, by displacing population or restricting access to natural resources [15].

The radically distinct community conservation paradigm keeps the control of natural areas and the benefits of biodiversity in the hands of local communities, by means of social norms that regulate access to natural resources [16]. Community-protected areas (CPA) have existed since ancient times, but their importance to biological conservation has only recently been recognized [17, 18]. Globally, land surface protected by local communities equals that of official reserves [17], and CPAs have proved their effectiveness in providing ecosystem goods and services [19] and preventing deforestation [20, 21], without the adverse social costs of official reserves.

The debate about the ability of local communities to preserve biodiversity in HMLs is sustained by the lack of robust evidence on the status of biodiversity in CPAs. Few studies have quantitatively compared the biodiversity conservation status in CPAs, GMRs and open-access forests (OAF) subject to unregulated resource use (see [22] for a review), and no studies have compared species assemblages in CPAs, GMRs and OAFs simultaneously. A rigorous assessment of the conservation effectiveness of CPAs should focus on the species of greater conservation concern, those that face a high extinction risk due to their vulnerability to habitat loss and fragmentation, or are subject to overexploitation. Terrestrial large mammals are a suitable indicator group to measure the impact of these processes on biodiversity [23], as they include species with large area requirements, naturally low abundances, and high habitat specialization, and species that are preferred prey for hunting. Large mammals are of paramount ecological importance, as they exert a strong influence on the ecosystem via such biotic interactions as predation [24], herbivory [25], seed dispersal [26], and seed predation [27]. The effects of the disappearance of large mammals on the structure and function of tropical ecosystems are well documented [28-30].

In this paper, we assessed the effectiveness of CPAs in retaining biodiversity by comparing species richness, species diversity, species composition, presence of endangered species, and functional diversity and composition of medium-to-large (>0.3 kg) terrestrial mammal assemblages among CPA, GMR and OAF protection conditions, with a case study in the Selva Lacandona, southeast Mexico. Also, we evaluated the effect of the landscape context of CPAs and OAFs on mammal assemblage attributes, given the well-established importance of landscape configuration for biodiversity in HMLs. [31, 32].

We test the hypothesis that CPAs sustain higher abundances and taxonomic and functional diversity than OAFs, and that assemblage attributes in CPAs are comparable to that of GMRs. If community conservation is effective, management practices and social norms regulating resource use should result in lower hunting pressure and reduced levels of other human-driven disturbances (e. g. timber extraction, land use change) inside CPAs. These conditions would enhance the probabilities for disturbance-sensitive mammal species to persist in CPAs in higher abundances, leading to a species-rich, functionally diverse terrestrial mammal assemblage similar to that in strictly protected GMRs. Higher levels of human disturbance in OAFs would benefit generalist species and affect large mammals, which play a critical regulating role in the food web (e. g., top predators), modifying the composition of the assemblage and reducing abundance and taxonomic and functional diversity. We conclude by discussing current limitations of CPAs as a conservation strategy, and public policy issues that could enhance their performance in wildlife management and conservation.

Methods

Study Region

The study was conducted in the eastern part of the Selva Lacandona region, located in the state of Chiapas in southern Mexico (16°, 17° N and 90° 30', 91° 30' W). This region comprises the largest remaining tract of tropical rainforest in North America, is an important part of the Mesoamerican biodiversity hotspot [33], and has been identified as a priority for conservation at national [34] and international scales [33]. The climate of the region is hot (24-26°C) and humid, with a mean annual rainfall greater than 2,500 mm, 80% of which falls between June and November [35]. The vegetation is tropical rainforest, its structure and composition varying with soil, topographical, and hydrological features [36]. This region harbors the greatest mammalian richness of any area in

Mexico, with about 115 species representing all the orders and 27 of the 33 families reported for the country [37]. Many severely threatened mammals, such as the Mesoamerican Tapir (*Tapirus bairdii*), the White Lipped Peccary (*Tayassu pecari*), and the Jaguar (*Panthera onca*) have important populations in the region.

Official conservation efforts in the Selva Lacandona have focused on the establishment of strict reserves, known in Mexico as Protected Natural Areas (PNAs), managed by the federal government with little or no participation of local communities [38]. The largest PNA in the region, with 331,200 ha, is the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR), created in the late 1970s. Marqués de Comillas (MC), located in the easternmost part of the Selva Lacandona and adjacent to the MABR, presents an interesting opportunity to study new approaches to biodiversity conservation in HMLs. This region has undergone rapid deforestation since its government-induced colonization in the 1970s [39]. Today, the predominant land cover is pasture for cattle ranching, and additional deforestation is ongoing. However, old-growth tropical forest and second-growth forest cover approximately 47% of the region's area, and maintain a high level of connectivity across the landscape, with large patches (500-9,900 ha) connected by remnant vegetation corridors [40]. Some of these large forest patches are CPAs with a legal community resolution to be preserved in the long term, with clearly established boundaries and a management plan. Although the Mexican government has a mechanism to certify CPAs and other social conservation schemes, this program lacks financial and human resources as well as clearly established incentives [41], and most CPAs in the region remain uncertified. The majority of the forest patches remaining in MC are OAFs, also in community tenure but without protection status, and are currently subject to selective logging, hunting and other extractive activities, or are being cleared for agriculture.

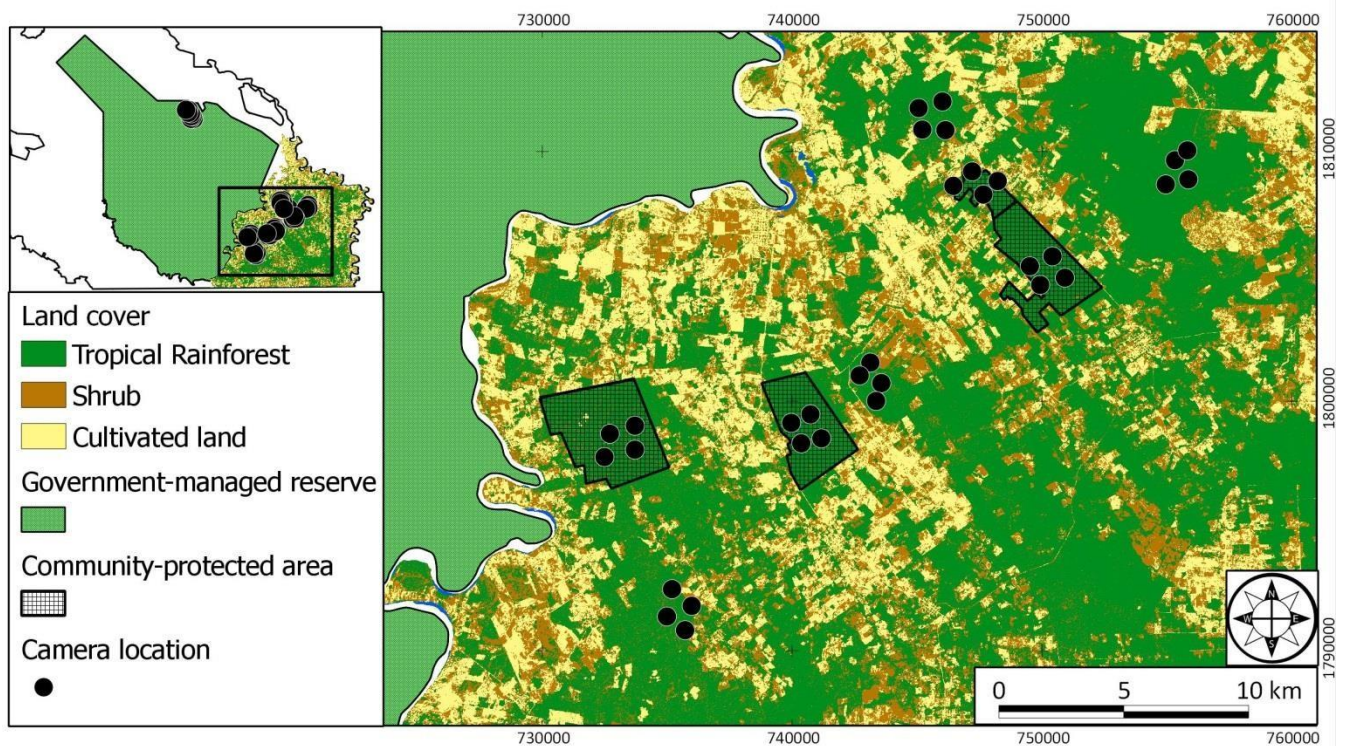


Fig. 1. Map of the sampling localities in the human-modified landscape of Marqués de Comillas. The upper panel includes the sampling localities inside the Montes Azules Biosphere Reserve and indicates the area enlarged in the main panel.

Study system and mammal sampling

For this study, we selected eight sites in MC, four corresponding to CPAs and four to OAFs (Fig. 1). Due to time and equipment limitations, only two sites were sampled inside the MABR, representing the GMR condition. The two GMR sampling sites were separated by 2km, while MC sites were separated by a minimum of 3km. Basic descriptive landscape measures were obtained for each of the eight MC study sites: percentage of forest cover in a circle of 2.5 km radius around the center of sampling sites, distance to the nearest road and town, and area of the forest patch (delimited according to Muench [40]).

We used digital camera traps (Bushnell Trophy Cam, Primos Truth Cam and Wild View Stealth Cam) for sampling mammals at each study site. Each sampling site consisted of four camera trap stations arranged in a square near the central part of each forest patch, with an approximate distance of 1 km between stations. Cameras were attached to trees 50-60 cm above ground in places with signs of animal presence, and no bait was used. In each site, half of the stations were placed near a stream or other water source. Cameras were active for 3-6 months between April 2012 and April 2014, with a CPA and an OAF site being sampled simultaneously at any time. GMR sites were also sampled simultaneously with a CPA and an OAF site. Sampling sites were visited every 40 days to check operation, retrieve images, and replace batteries.

We identified mammal images to the species level (except for the genus *Sciurus*) following Wilson and Reeder's [42] nomenclature, and sorted images to independent capture events, considering as independent two images of the same species in the same site separated by more than 12 hours. This relatively long time span between independent captures was used to avoid overestimation of the abundance of species with small home ranges, where the same individual can be captured on several occasions during a single day. Although some arboreal and aquatic species were recorded, these captures can be considered fortuitous and do not reflect the species' incidence patterns or abundance in a sampling site; because this study was limited to terrestrial mammal assemblages, these records were omitted from our analyses.

Data analysis

To assess the completeness of our sampling, sample coverage was calculated for each of the ten study sites, using the C.hat estimator proposed by Chao and Jost [43]. We then compared several attributes (abundance, taxonomic and functional diversity and composition) of the terrestrial mammal assemblages among CPA, GMR and OAF conditions. We used capture rate as a proxy for abundance, quantified as the number of captures per unit time. Observed species richness and capture rate were calculated for each of the ten study sites, rarefying or extrapolating the results to a common sampling effort in trap-days (td). To do this, we used EstimateS v. 9.1.0 [44] to generate accumulation curves of captures and species as a function of cumulated sampling effort. To retain the maximum possible information from our samples, we established 400 td as the common sample size for comparisons. In four sites we rarefied abundance and species richness, as sampling effort was higher than 400 td. In the remaining six sites, where samples were smaller than the established criterion, we used rarefaction curves to extrapolate abundance and species richness to 400 td, following Colwell *et al.* [45]. Observed species richness was also obtained via rarefaction to a common number of individuals (the minimum recorded among all study sites). Total richness was estimated using the Chao2 non-parametric estimator. Diversity and evenness for each assemblage were calculated using the inversed Simpson and Simpson's evenness indices, respectively. After

transformation of the variables that did not adjust to a normal distribution, ANOVA tests were used to assess differences in assemblage attributes among protection conditions, using the R programming environment [46]. To compare the structure of assemblages among protection conditions, rank-abundance graphs were prepared following Magurran [47]. In these graphs, the y-axis values represent capture rates for each species and x-axis the species ranked by capture rate (from higher to lower values). Capture rates per species were calculated as $(n_{ij}/td_j)*100$, where n_{ij} is the number of captures of the species i in site j , td_j is the sampling effort accumulated in site j , and 100 is a conventional unit of time used to produce a standardized abundance index [48]. To avoid sampling effects of the fewer sites in the GMR condition, we elaborated a rank-abundance graph for each site, and then averaged the results to produce a single mean rank-abundance graph per protection condition.

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was used to evaluate similarity in species composition among protection conditions. This ordination analysis was based on a matrix of 10 columns (representing the study sites) and 24 rows (representing recorded terrestrial mammal species) with cells containing capture rates. The scores of the 10 sites in three NMDS dimensions were used to test for significance in compositional differences among protection conditions, using MANOVA and *a posteriori* Bonferroni test. We performed NMDS using Primer-E v.5 [49] and MANOVA using Data Desk [50]. Finally, we tested whether capture rate for each species differed between pairs of protection conditions, using Student's *t* tests for samples with unequal variance.

Body mass (in kg) and general trophic guild (carnivore, insectivore, omnivore or herbivore) were used to classify recorded species into *a-posteriori* functional groups. Body mass was obtained from a global database [51], while trophic guild was defined according to Arita *et al.* [52]. A cluster analysis (using Ward's method and Euclidean distance) was used for the classification. To quantify functional diversity for each site, we calculated functional group richness (FGR), which corresponds to the number of *a-posteriori* functional groups, and the functional evenness index (FEve), which ponders the distribution of abundances in a functional trait space [53], using the FD package for R [54]. Differences among protection conditions in functional diversity, as well as in the abundance of each functional group, were tested for using ANOVA. Functional similarity among sites in abundance of the functional groups was explored with a NMDS analysis based on a matrix with 10 columns (sites) and seven rows (functional groups). A MANOVA test was used to assess differences in functional composition among protection conditions, considering the scores of the sites in three NMDS dimensions.

We assessed to what extent landscape context varied between protection conditions in MC and affected mammal assemblages. For the former, we conducted Student's *t* test comparing percentage of forest cover, distance to roads and towns, and patch area between CPA and OAF sites. GMR sites were not considered in these comparisons, as they were placed in a single forest patch of more than 300,000 ha with 100% forest cover and far away from roads or towns, and thus were evidently different from MC sites. Finally, to assess whether mammal species and functional diversity in MC sites were affected by landscape context, we used a MANOVA test.

Results

With an accumulated sampling effort of 3,479 effective trap-days, we obtained a total of 965 independent captures representing 29 mammalian species (Appendix 1). Of this total, 677 captures (70.2%) were obtained in CPA and OAF sites, with an accumulated effort of 2,702 td (77.7%), accounting for 28 species. In the GMR sites, with an effort of 777 td (22.3%), we recorded 288 captures (29.8%) corresponding to 18 species. A summary of

the attained sampling effort, sample coverage, total number of captures, global capture rate, as well as observed and estimated species richness for each study site is presented in Appendix 2. Most sites attained a completeness level (C_{hat}) above 95%, except for one site that attained 90%. With the data from all sites grouped by protection condition, all conditions attained a coverage level of 99%. Four species were excluded from analyses, because they are almost strictly arboreal (Black Howler Monkey *Alouatta pigra*, Spider Monkey *Ateles geoffroyi* and Mexican Mouse Opossum *Marmosa mexicana*) or aquatic (Neotropical Otter *Lontra longicaudis*). We recorded a similar average number of endangered mammal species (according to the Mexican official norm NOM-059) in all protection conditions. Incidence data for these species are shown in Appendix 3.

Difference in taxonomic diversity among protection conditions

No significant differences were detected among conditions for species richness after both sample-based and individual-based rarefaction/extrapolation, or for Simpson’s diversity and evenness indices (Fig. 2). However, global mammalian abundance (i.e. number of captures at equal sampling effort) was significantly higher in GMR than in CPA (ANOVA $F = 4.6, p = 0.05$).

Difference in species dominance and species composition among protection conditions

Assemblage structure for sites under different protection conditions is presented as rank-abundance graphs in Fig. 3. The dominant species (i.e. the one with the highest capture rate) changed among protection conditions, although the Spotted Paca (*Cuniculus paca*) and the Red Brocket (*Mazama temama*) were consistently among the four most abundant species in all conditions. It is noteworthy that inter-site variation in capture rate per species was lower in the GMR condition.

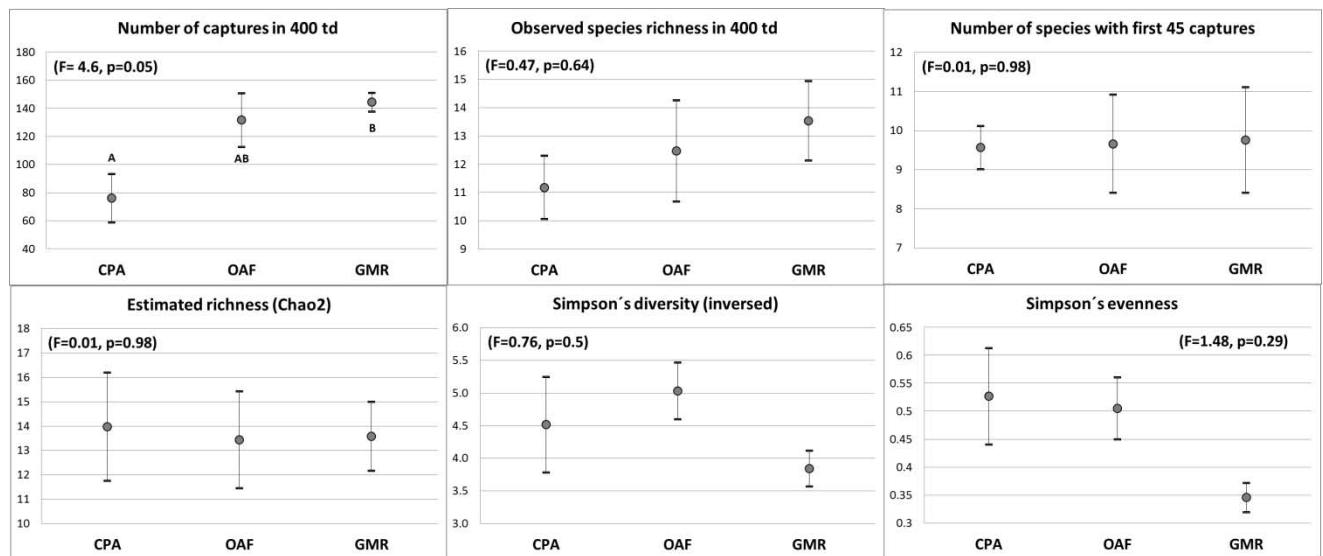


Fig. 2. Mean and standard error of species richness and diversity measures for the terrestrial mammal assemblage under different protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico. CPA= Community-protected areas (n=4); OAF= Open-access forests (n=4); GMR= Government-managed reserve (n=2).

NMDS analysis (stress = 0.04, considering three dimensions) and MANOVA test indicated a significant difference ($F = 4.5, P = 0.02$) in species composition among CPA and GMR ($p < 0.01$) and OAF ($p < 0.05$), while GMR and OAF

were not different ($p > 0.05$; Fig. 4). Two species, the Spotted Paca and the Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*), were significantly (Student's *t* test $P < 0.05$) more abundant in GMRs and OAFs than in CPAs (Appendix 4).

Difference in functional diversity and composition among protection conditions

Cluster analysis of species based on body mass and general trophic guild detected seven *a-posteriori* functional groups (Appendix 5). Functional group richness (FGR) was not significantly different between CPA and GMR conditions, while OAFs showed a significantly lower FGR (ANOVA $F = 4.9$, $p = < 0.05$). No significant differences were detected among protection conditions for the functional evenness index (FEve; Appendix 6). Regarding functional composition, the NMDS ordination (stress = 0.04, considering three dimensions) and MANOVA test ($F = 4.6$, $p = 0.02$) showed that, along the dimension 1, CPA was different from GMR and OAF conditions ($p < 0.01$; Fig. 5). These differences were mostly due to the fact that large carnivores were more abundant in GMR than in CPA and OAF (ANOVA $F = 10.2$, $p < 0.01$, Fig. 6), and that abundance of small herbivores was higher in GMR, medium in OAF and lower in CPA (ANOVA $F = 77.4$, $p < 0.001$, Fig. 6). Mean body mass of the mammal assemblage did not differ among CPA, GMR and OAF conditions (Fig. 6).

Landscape context and assemblage attributes

Landscape context varied widely among sites, but none of the variables we considered were significantly different between CPA and OAF protection conditions (Appendix 7). The results of MANOVA tests did not detect a significant effect of percentage forest cover, distance to roads and towns or patch area on any of the assemblage attributes (richness estimates, taxonomic and functional diversity indices) obtained for CPA and OAF sites.

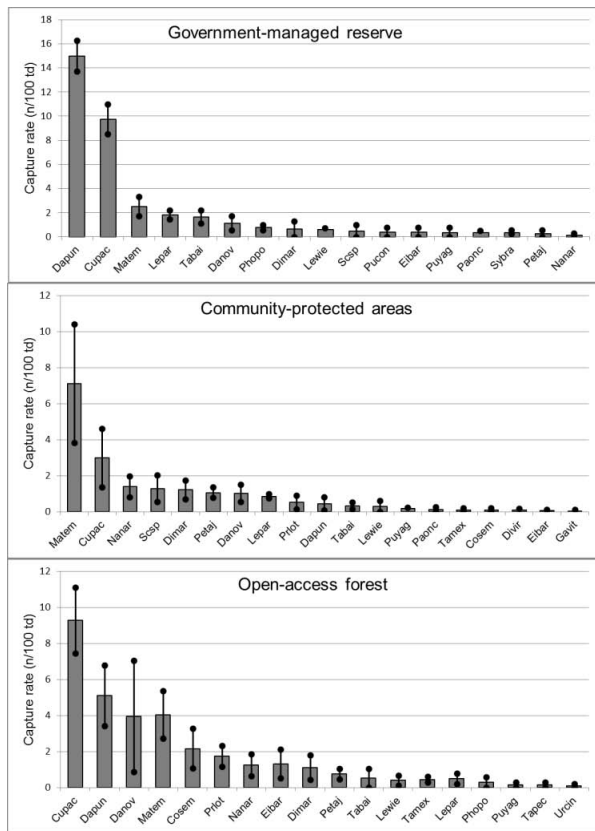


Fig. 3. Rank-abundance graphs for the mammal assemblage under three protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico. Each panel shows mean capture rate (bars) and standard error (lines) values for each species recorded in a given protection condition. Identification codes for species are presented in Appendix 1.

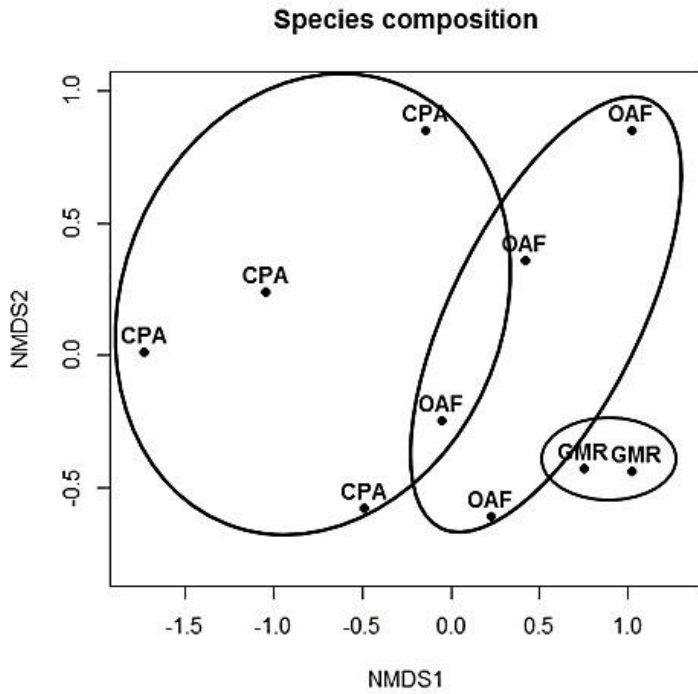


Fig. 4. Non-metric multidimensional scaling ordination of sampling sites based on capture rates of terrestrial mammal species in sites under different protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico. Ellipses enclose sites under the same protection condition. CPA= Community-protected areas; OAF= Open-access forests; GMR= Government-managed reserve.

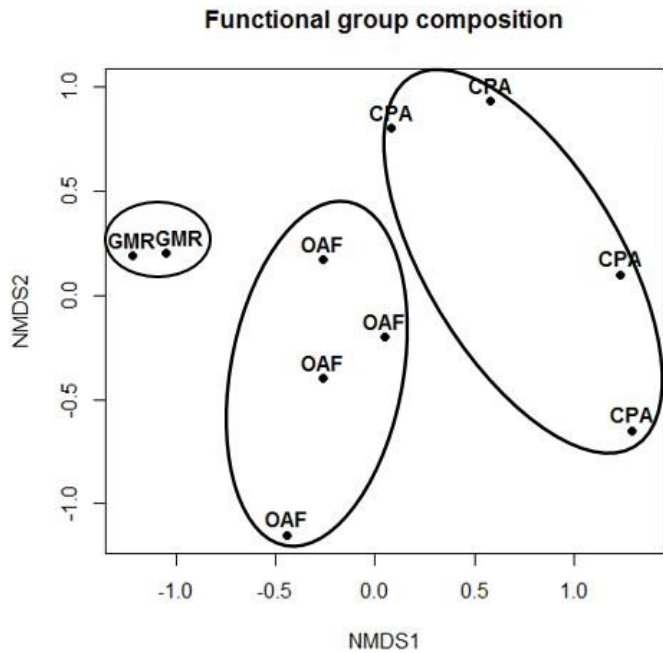


Fig. 5. Non-metric multidimensional scaling ordination of sampling sites based on abundance of terrestrial mammal functional groups in sites under different protection conditions in the Selva Lacandona, southern Mexico. Ellipses enclose sites under the same protection condition. CPA= Community-protected areas; OAF= Open-access forests; GMR= Government-managed reserve.

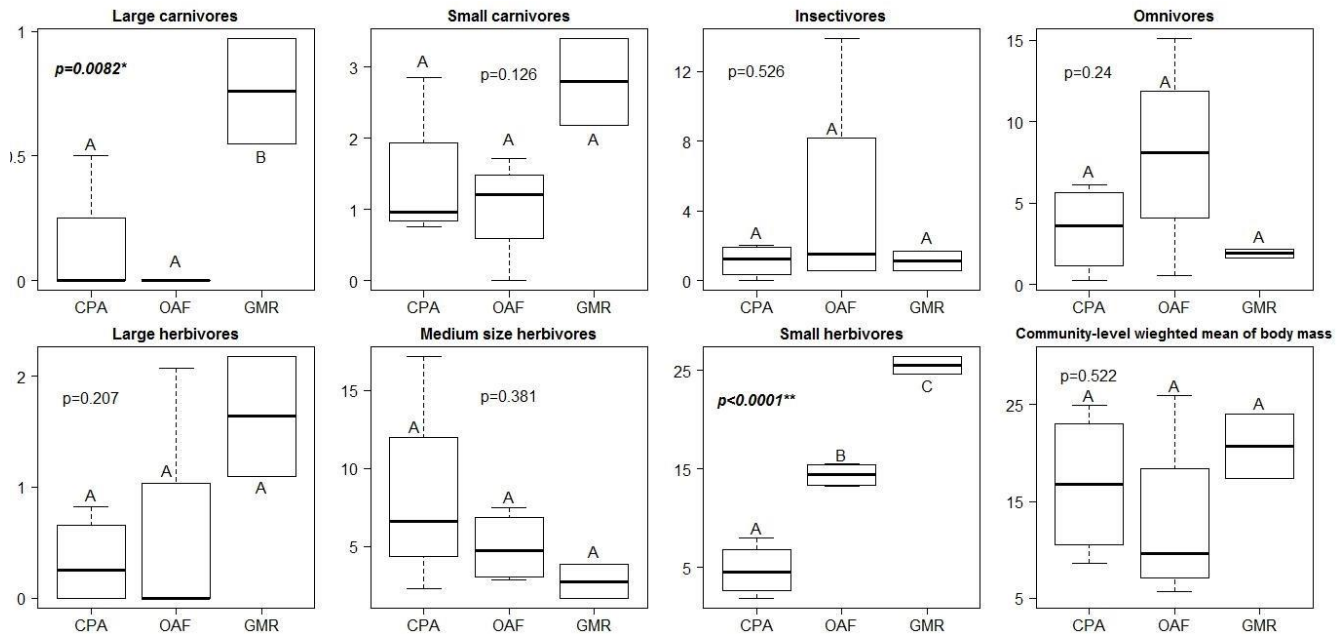


Fig. 6. Mean, range and standard error of the relative abundance (n/100 td) of functional groups of terrestrial mammals and community-level weighted mean of body mass (kg) for each protection condition in the Selva Lacandona, southern Mexico. CPA= Community-protected areas; OAF= Open-access forests; GMR= Government-managed reserve. Protection conditions with different capital letters are different ($p<0.05$); the p value obtained from ANOVA test is shown inside each panel.

Discussion

Our results show that a species-rich terrestrial mammal assemblage exists at the HML of Marqués de Comillas. We hypothesized that CPAs would sustain a mammal assemblage similar to GMRs and more diverse than OAFs. However, the three protection conditions showed similar species richness and diversity values, indicating that conservation effectiveness of both CPA and GMR conditions is not noticeable in terms of taxonomic diversity. Nonetheless, functional group richness did not differ between the CPA and GMR conditions, and was lower in the OAF condition, supporting our hypothesis of CPA effectiveness. In summary, our assessment of the effectiveness of CPAs as a conservation strategy shows that compared to OAFs, CPAs: (1) maintain healthier populations of large carnivores; (2) are less dominated by omnivorous and insectivorous generalist species; and (3) retain the same number of functional groups as our GMR protection condition. These results were independent of the landscape context variables we measured.

Sample coverage and species list of terrestrial mammals.

Our sampling attained a high completeness level, which enabled us to confidently assess the effects of protection condition on mammalian assemblages. Overall, we detected 24 terrestrial mammal species in MC. The White-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) and the Northern Naked-tail Armadillo (*Cabassous centralis*) have been captured by camera traps set by us in the region for a different purpose. We have observed the Coyote (*Canis latrans*) and the Brown Four-eyed Opossum (*Metachirus nudicaudus*) in MC, but they were not registered by our sampling protocol. Other species that may be present are the Spotted Skunk (*Spilogale angustifrons*) [55], the

Long-tailed Weasel (*Mustela frenata*), the Eastern Cottontail (*Sylvilagus floridanus*) and the Red-bellied Squirrel (*Sciurus aureogaster*) [37]. Most of these species are associated with severely disturbed habitats, which may explain their absence from the forest sites we studied. Considering these species, the medium-to-large terrestrial mammal species list for MC should be 32 species, which is close to the upper limit predicted by our Chao2 richness estimate.

We registered several threatened mammal species in the studied HML. These include the White-lipped Peccary, an extremely space-demanding forest dweller [56] detected in one of the bigger OAF patches (7,560 ha). The Baird's Tapir was recorded in several sites, both in CPA and OAF conditions. The Jaguar was photographed only in one CPA, but footprints were observed in other CPA sites. The Margay (*Leopardus wiedii*) was also present throughout our MC study sites. The Northern Tamandua (*Tamandua mexicana*) and the Striped Hog-nosed Skunk (*Conepatus semistriatus*) were more abundant in MC than in the GMR. The White-lipped Peccary, the Grey Fox (*Urocyon cinereoargenteus*) and the Greater Grison (*Galictis vittata*) were captured only in MC sites, but their detection occurred in unique capture events, and so may be attributed to chance rather than biological pattern. No effect of protection condition is apparent in the incidence of endangered mammals, thus we conclude that the GMR as well as the protected and unprotected patches in the HML play a role in the conservation of these species.

Effect of protection condition on species richness, diversity and composition

Our results show that species richness and species diversity did not differ among protection conditions, although inter-site variation in richness was high among OAF sites, with some sites showing a species-poor assemblage and others having a richness value similar to GMR sites. Such variation can result from a combination of landscape context [57, 58] and management factors [59, 60], as found in several studies. Although no effect of the landscape context variables we measured was found, other variables may be important. For example, low species richness was recorded in isolated forest patches, while patches connected by corridors showed higher richness (data not shown). Inter-site variation in species richness in the CPA condition was not higher than in GMR sites (Fig. 2, Appendix 2). It is likely that conservation efforts in CPAs result in the maintenance of several disturbance-sensitive mammals, contributing to high species richness.

In contrast to species richness and diversity, and contrary to our hypothesis, species composition of the terrestrial mammal assemblage was different between CPA and GMR conditions. Some species showed higher capture rates in CPA than in GMR sites, like the Red Brocket, which was dominant in CPAs. Other species showing increased abundance in CPAs (the White-nosed Coati, *Nasua narica*, and the Collared Peccary, *Pecari tajacu*) or present in CPAs and not detected in GMRs (e. g. the Northern Raccoon, *Procyon lotor*, and the Virginia Opossum, *Didelphis virginiana*) are medium-sized generalists that may benefit from supplementary resources provided by crops [61, 62]. Conversely, old-growth forest specialists like the Baird's Tapir and the Ocelot (*Leopardus pardalis*) showed lower capture rates in CPAs than in GMR sites. However, the only significant differences in species abundance were detected for the Central American Agouti and the Spotted Paca, which had lower capture rates in CPA than in GMR. Overall, these results concur with those of Sahabuddin and Rao [22], who found no difference in species richness or diversity between CPAs and GMRs in several localities in the tropics, but identified consistent differences in species composition between the two protection conditions. Specialized and large bodied animals seem to be less abundant in CPAs, which tend to be smaller forest patches and more isolated than GMRs.

In OAF sites, a trend towards more generalist-dominated assemblages was notable, with species like the Ninebanded Armadillo (*Dasypus novemcinctus*), the Tayra (*Eira barbara*), the Striped Hog-nosed Skunk and the Northern Raccoon increasing their abundance even further. As these insectivores and carnivore-omnivores proliferate, specialized predators like the Ocelot were scarcer than in CPAs, and top predators like the Jaguar were not detected. Nevertheless, the Central American Agouti and the Spotted Paca were significantly more abundant in OAFs than in CPAs, determining a greater similarity between GMR and OAF sites, as these species are dominant in both conditions.

Effect of protection condition on functional diversity

The shift in species composition described above determines a decrease in functional diversity in OAFs relative to GMRs, measured as the number of functional groups present at each site, suggesting that CPAs are effective in retaining functional diversity of mammal assemblages. Large carnivores were not found in OAFs, and large herbivores tended to be scarce. Conservation of large mammals is a fundamental conservation goal, as they exert a strong influence on the ecosystem's structure and function, and this is an important accomplishment of CPAs in our study region.

Large carnivores require large amounts of habitat, and this requirement is best met in the MABR, the largest tract of continuous old-growth forest in the Selva Lacandona, where our GMR sites were established. Prey availability does not explain the low abundance or absence of large carnivores, because both CPA and OAF sites had high capture rates for medium-sized herbivores. Perhaps even more important than habitat availability is the fact that large carnivores are hunted in MC as retaliation for cattle predation. The conflict between cattle ranching and large carnivores seems to be the main threat for these mammals in the region, and its effects may cascade down the trophic web [30]. Some of these cascade effects may be already evident: the increased abundance of medium-size herbivores outside GMR may indicate a deficient demographic regulation of these species by their natural predators.

The other significant functional difference between protection conditions was the scarcity of small herbivorous mammals in CPA compared to GMR sites. The Spotted Paca and the Central American Agouti were by far the most frequently captured species in all sites except for CPAs, a pattern that strongly influences the lower global capture rate at these sites. Low abundance of small herbivores may be related to hunting patterns, as these animals are preferred prey for traditional hunters. Hunting is not permitted in CPAs, but poaching endures and is perhaps the problem most frequently reported by CPA managers. Poachers may prefer smaller prey, which is easier to conceal, and this kind of selective harvest may cause a decline in small herbivore populations.

As stated by the mesopredator release hypothesis [63, 64], the loss of the large carnivores can open colonization opportunities for smaller, less specialized predators, which may in turn have strong impacts on small herbivore populations. Our data indicate that OAFs, where no large carnivore was detected, have the highest capture rates for carnivorous-omnivorous medium-sized mammals such as the Tayra, the Northern Raccoon and the Striped Hog-nosed Skunk (Appendix 4). Bottom-up effects caused by resource availability and habitat heterogeneity supplemented by anthropic land covers may also benefit generalist mesopredators. Strict carnivore medium-sized species like the Ocelot and the Margay do not appear to benefit from the absence of large predators, as their capture rates were lower in the HML than in the GMR.

Implications for conservation

Our results show that the forest patches in the HML that we studied have a high conservation value, maintaining species-rich terrestrial mammal assemblages. All endangered species with distribution in the Selva Lacandona are present in MC's forest patches. Conservation of these patches most probably benefits many species inside the official reserves, not only providing a buffer against disturbance and resource extraction, but also enhancing landscape supplementation [61] and metapopulation dynamics [65].

The importance of CPAs for tropical mammal conservation in the region is straightforward, as community agreements guarantee persistence of forest cover in the long term. CPAs have great opportunities to grow as a conservation strategy in our study region. The larger remaining forest patches do not have community agreements to be destined to conservation, and many are being cleared for agriculture or degraded by mismanaged logging. Our results show that these patches (OAFs) retain a high conservation value, and even sustain populations of disturbance-sensitive forest specialists like the White-lipped Peccary. Supporting existing CPAs could encourage neighbor communities to preserve their biological heritage.

We found no effect of the landscape variables we measured on the mammal assemblage attributes of MC forest patches. MC maintains 47% of its area with forest cover (Muench, unpublished data), which is above the tipping-point (20-30%) of biodiversity collapse identified in HMLs of the Brazilian Atlantic Forest [31] and is enough to maintain high biodiversity levels [66]. MC also maintains a high landscape connectivity level, with large patches linked by corridors [40]. This situation may explain why protection condition seems to have a stronger effect than landscape context on the terrestrial mammal assemblage. Nevertheless, a spatially-explicit landscape perspective is critical for the performance of a community-based conservation strategy, especially for large mammals (e.g. Jaguar, Puma, Tapir, White-lipped Peccary), which can have home ranges larger than most CPAs. Large and well-connected patches can retain more species and greater abundances of large animals than small and isolated ones [32], and the conservation efficiency of the GMR in our study case is largely due to landscape integrity. In order to retain the ecological functions of these species, connectivity between CPAs, GMRs and other forest patches needs to be maintained. Regional integration of conservation initiatives should be encouraged, and remaining corridors that link CPAs should be important management units. This implies an organizational challenge, since congruent territorial management politics require agreements among communities.

CPA effectiveness can be enhanced by supporting these initiatives with capacity building. Training in wildlife management is recognized as a necessity by CPA managers. Our results suggest that species preferred for hunting, especially small herbivores, may be overexploited in CPAs, despite hunting prohibitions inside their limits. The cultural and economic importance of hunting for local communities hinders an inflexible banning policy, and sustainable use is feasible for some species. Sustainable harvest rates can be calculated from abundance and current harvest estimations [67], which communities could develop with proper training. Participative wildlife monitoring is made easy and robust with camera-trap methodology, but it usually requires financial and technical support. Keeping record of harvest rates is feasible for respected community members if the information is gathered for management purposes only. Killing large carnivores as retaliation for cattle predation is an important conservation problem in MC as well as in many rural areas of tropical Mexico [68]. Public policy addresses this problem with a predation insurance fund, but this policy is scarcely known and

incorporates stipulations that are hard to meet for many peasants. This policy would be greatly enhanced by an effective communication strategy.

Evaluating costs and benefits of CPAs and GMRs should include social, economic, and environmental aspects, considering both benefits received from conservation and opportunity costs of not engaging in conventional productive activities [16]. Although such an evaluation is beyond the scope of this paper, it is useful to state some observations about this matter in our study region.

Economic benefits obtained by CPAs derive mainly from ecotourism and payment for ecosystem services. Some communities reinvest profits on CPA management, including monitoring, surveillance, fire control, species recovery, and restoration programs. Incomes are also used to improve social infrastructure [69]. Furthermore, capacity building may provide future benefits for the communities' sustainable development, and certified CPAs achieve a legal status as PNAs [41], providing an opportunity for territorial defense against undesired activities such as mining or oil extraction [69].

People in communities with agrarian rights over GMRs obtain constant economic benefits from environmental institutions, and some are employed as park rangers. However, these benefits are not evenly distributed among communities [70], or among individuals living in benefited communities [71]. Many people with no access to land and excluded from official programs oppose GMRs and constantly threaten to open new croplands inside the reserves. Even for those favored by government institutions, official programs have not succeeded in creating long-term development opportunities based on alternative productive activities [71].

Community-protected areas have proved to be efficient in preventing deforestation [20, 21], providing ecosystem goods and services and, according to our results, conserving important components of functional diversity. Supporting CPAs from governmental and academic institutions could greatly increase their effectiveness in biological conservation, benefitting local communities and enhancing the viability of neighboring official reserves.

Acknowledgements

The authors express their gratitude towards many people of Marqués de Comillas for their hospitality and support. Although is impossible to mention everyone, this work is a result of the efforts of individuals and communities struggling to conserve their forest: Germán, Víctor, Josefina, Irma, David and Isaías from Reforma; Damián, Antonio and Jesús from La Corona; Gerardo from San Isidro; Jorge from Pico de Oro. Margarita Gil, Gustavo Aguilar and Emilio Roldán provided essential help during the fieldwork. This paper constitutes a partial fulfillment of the Posgrado en Ciencias Biológicas doctoral program of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The first author received a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). The Corredor Biológico Mesoamericano-México (CBMM) project of the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), and PAPIIT-UNAM IN 227210 provided financial support for this research.

References

- [1] Dirzo, R. and Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137–167.
- [2] Asner, G. P., Rudel, T. K., Aide, T. M., Defries, R. and Emerson, R. 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. *Conservation Biology* 23: 1386–1395.
- [3] FAO. 2010. *Global Forest Resources Assessment 2010. Forestry Paper*. Vol. 147. Food and Agriculture Organization, Rome, Italy.
- [4] Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E. and Sodhi, N. S. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478: 378-381.
- [5] Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M. and Philpott, S. M. 2009. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41: 142–153.
- [6] Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R. L., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A. and Sodhi, N. S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12: 561–582.
- [7] Dent, D. H. and Wright, S. J. 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* 142: 2833–2843.
- [8] Terborgh, J. 1999. *Requiem for Nature*. Island Press/Shearwater Books, Washington DC.
- [9] Terborgh, J. 2000. The fate of tropical forests: A matter of stewardship. *Conservation Biology* 14: 1358– 1361.
- [10] Oates, J. F. 1999. *Myth and reality in the rain forest: How conservation strategies are failing in West Africa*. University of California Press, Berkeley.
- [11] Rabinowitz, A. 1999. Nature's last bastions: Sustainable use of our tropical forest may be little more than wishful thinking. *Natural History* 108: 70-72.
- [12] Wilshusen, P. R., Brechin, S. R., Fortwangler, C. L. and West, P. C. 2002. Reinventing a square wheel: Critique of a resurgent 'protection paradigm' in international biodiversity conservation." *Society & Natural Resources* 15: 17–40.
- [13] Vandermeer, J. and Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21: 274–77.
- [14] Laurance, W. F., Useche, D. C., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. A., Sloan, S. P., Laurance, S. G. et al. 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489: 290–294.
- [15] West, P., Igoe, J. and Brockington, D. 2006. Parks and peoples: The social impact of protected areas. *Annual Review of Anthropology* 35: 251–77.
- [16] Kitamura, K. and Clapp, R. A. 2013. Common property protected areas: Community control in forest conservation. *Land Use Policy* 34: 204–212.
- [17] Kothari, A. 2006. Community conserved areas: Towards ecological and livelihood security. *Parks* 16: 3–13.
- [18] Martin, G. J., Camacho-Benavides, C. I., Del Campo-García, C. A., Anta-Fonseca, S., Chapela-Mendoza, F. and González-Ortíz, M. A. 2011. Indigenous and community conserved areas in Oaxaca, Mexico. *Management of Environmental Quality: An International Journal* 22: 250–566.
- [19] Kaimowitz, D. and Sheil, D. 2007. Conserving what and for whom? Why conservation should help meet basic human needs in the tropics. *Biotropica* 39: 567–574.
- [20] Bray, D. B., Duran, E., Ramos, V. H., Mas, J. F., Velázquez, A., McNab, R. B., Barry, D. and Radachowsky, J. 2008. Tropical deforestation, community forests, and protected areas in the Maya Forest. *Ecology and Society* 13: 56.

- [21] Porter-Bolland, L., Ellis, E. A., Guariguata, M. R., Ruiz-Mallén, I., Negrete-Yankelevich, S. and Reyes-García, V. 2012. Community managed forests and forest protected areas: An assessment of their conservation effectiveness across the tropics. *Forest Ecology and Management* 268: 6–17.
- [22] Shahabuddin, G., and Rao, M. 2010. Do community-conserved areas effectively conserve biological diversity? Global insights and the Indian context. *Biological Conservation* 143: 2926–2936.
- [23] Soulé, M. E. 1991. Theory and strategy. In: *Landscape linkages and biodiversity*. Hudson, W. E. (Ed), pp. 91104. Island Press, Washington.
- [24] Ale, S. B. and Whelan, C. J. 2008. Reappraisal of the role of big, fierce predators! *Biodiversity and Conservation* 17: 685–690.
- [25] Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477–503.
- [26] Fragoso, J. M. V. and Huffman, J. M. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16: 369–385.
- [27] Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465–492.
- [28] Dirzo, R. and Miranda, A. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444–447.
- [29] Redford, K. H. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42: 412–422.
- [30] Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B. and Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401–406.
- [31] Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L. R., Pearse, W. D., Bueno, A. A., Bruscagin, R. T., Condez, T. H., Dixo, M., Igari, A. T., Martensen, and Metzger, P. A. 2014. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345: 1041–1045.
- [32] Fischer, J., and Lindenmayer, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280.
- [33] Mendoza, E. and Dirzo, R. 1999. Deforestation in Lacandonia (south east Mexico): Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–1641.
- [34] Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez L. and Loa, E. Eds. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- [35] García-Gil, G. and Lugo, J. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. In: *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Vásquez M.A. and Ramos M.A. (Eds.), pp.34-39. Publicaciones especiales Ecosfera no. 1. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales, México.
- [36] Ibarra-Manríquez, G., and Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of liana communities in a neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91–112.
- [37] Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8: 780–799.
- [38] Méndez-López, M. E., García-Frapolli, E., Pritchard, D. J., Sánchez-González, M. C., Ruiz-Mallén, I., PorterBolland, L. and Reyes-García, V. 2014. Local participation in biodiversity conservation initiatives: A comparative analysis of different models in Southeast Mexico. *Journal of Environmental Management* 145: 321–329.
- [39] Castillo, M. A. 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: Un estudio de caso en Marqués de Comillas. Ph D. Dissertation. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

- [40] Muench, C. 2006. Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus Bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas." MC Thesis. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- [41] Mohar, M., Ortiz-Ávila, T. and García-Frapolli, E. 2013. *Hacia una nueva estrategia de conservación: El aporte de las áreas voluntarias*. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- [42] Wilson, D. E. and Reeder, D. M. Eds. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, USA.
- [43] Chao, A. and Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.
- [44] Colwell, R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- [45] Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., and Longino, J. T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3–21.
- [46] R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Persistent URL <www.Rproject.org>.
- [47] Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford, UK.
- [48] Rovero, F. and Marshall, A. R. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46: 1011–17.
- [49] Clarke, K.R. and Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 192pp.
- [50] Data Desk v7. Data Description, Inc., Ithaca, New York, USA.
- [51] Smith, F. A., Lyons, S. K., Ernest, S. K. M., Jones, K. E., Kaufman, D. M., Dayan, T., Marquet, P. A., Brown, J. H. and Haskell, J. P. 2003. Body mass of late quaternary mammals: Ecological Archives E084-094. *Ecology* 84: 3403.
- [52] Arita, H. T., Robinson, J. G. and Redford, K. H. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4: 181–192.
- [53] Villéger, S., Mason, N. W. H. and Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology." *Ecology* 89: 2290–2301.
- [54] Laliberté, E., Legendre, P. and Shipley, B. 2014. Package 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- [55] Ceballos, G. and Arroyo-Cabrales, J. 2012. Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 27–80.
- [56] Reyna-Hurtado, R., Rojas-Flores, E. and Tanner, G. W. 2009. Home range and habitat preferences of Whitelipped Peccaries (*Tayassu pecari*) in Calakmul, Campeche, Mexico. *Journal of Mammalogy* 90: 1199–1209.
- [57] Lindenmayer, D.B., Cunningham, R. B., Pope, M. L. and Donnelly, C. F. 1999. The response of arboreal marsupials to landscape context : A large-scale fragmentation study. *Ecological Applications* 9: 594–611.
- [58] Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A. Naranjo, E. J. and Stoner, K. E. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium-and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29: 331–44.
- [59] Carrillo, E., Wong, G. and Cuarón, A. D. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14: 1580–1591.

- [60] Kavanagh, R. P. and Webb, G. A. 1998. Effects of variable-intensity logging on mammals, reptiles and amphibians at Waratah Creek, southeastern New South Wales. *Pacific Conservation Biology* 4: 326–347.
- [61] Dunning, J. B., Danielson, B. J. and Pulliam, H. R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes." *Oikos* 65: 169–175.
- [62] Daily, G. C., Ceballos, G., Pacheco, J. and Suzán, G. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: Conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology* 17: 1814–1826.
- [63] Soulé, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wright, J., Sorice, M. and Hill, S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2: 75–92.
- [64] Ritchie, E. G. and Johnson, C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982–998.
- [65] Fahrig, L. and Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50–59.
- [66] Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. and Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 461-468
- [67] Robinson, J. G., and Bodmer, R. E. 1999. Towards wildlife management in tropical forests. *The Journal of Wildlife Management* 63: 1–13.
- [68] Peña-Mondragón, J. L. and Castillo, A. 2013. Depredación de ganado por jaguar y otros carnívoros en el noreste de México. *Therya* 4: 431–446.
- [69] Reyes, M. C. and Sánchez, C. O. 2012. *Red de áreas naturales protegidas comunitarias y servicios ambientales en Chiapas*. Instituto para el Desarrollo Sustentable de Mesoamérica. México.
- [70] Trench, T. 2014. ¿Ganando terreno? La CONANP en la subregión Miramar de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. In: *Paradojas de las tierras protegidas en Chiapas*. Legorreta, C., Márquez, C. and Trench, T. (Eds.), pp. 61-105. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- [71] Durand, L. and Figueroa, F. 2014. Sobrevivir en una selva de proyectos. Relatos sobre la conservación en la comunidad Nueva Palestina en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. In: *Paradojas de las tierras protegidas en Chiapas*. Legorreta, C., Márquez, C. and Trench, T. (Eds.), pp. 107-127. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Appendix 1. List of mammal species detected by camera trapping in Marqués de Comillas and the Montes Azules Biosphere Reserve, categorized by size, locomotion and conservation status in national and international lists of threatened species.

Order	Family	Species	Common name	Size	Locomotion	IUCN	NOM-059	Code
Marsupialia	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	Black-eared Opossum	L	T-Sc	LC		Dimar
Marsupialia	Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i>	Virginia Opossum	L	T-Sc	LC		Divir
Marsupialia	Didelphidae	<i>Marmosa mexicana</i> *	Mexican Mouse Opossum	S	Ar-Sc	LC		Mamex
Marsupialia	Didelphidae	<i>Philander opossum</i>	Gray Four-eyed Opossum	M	T-Sc	LC		Phopo
Primates	Atelidae	<i>Alouatta pigra</i> *	Black Howler Monkey	L	Ar	EN	P	Alpig
Primates	Atelidae	<i>Ateles geoffroyi</i> *	Spider Monkey	L	Ar	EN	P	Atgeo
Pilosa	Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i>	Northern Tamandua	L	Sc	LC	P	Tamex
Cingulata	Dasypodidae	<i>Dasyus novemcinctus</i>	Nine-banded Armadillo	L	T	LC		Danov
Carnivora	Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Grey Fox	L	T	LC		Urcin
Carnivora	Felidae	<i>Panthera onca</i>	Jaguar	VL	T	NT	P	Paonc
Carnivora	Felidae	<i>Puma concolor</i>	Puma	VL	T	LC		Pucon
Carnivora	Felidae	<i>Puma yagouaroundi</i>	Jaguarundi	L	T	LC	A	Puyag
Carnivora	Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelot	VL	T	LC	P	Lepar
Carnivora	Felidae	<i>Leopardus wiedii</i>	Margay	L	T-Sc	NT	P	Lewie
Carnivora	Mephitidae	<i>Conepatus semistriatus</i>	Striped Hog-nosed Skunk	L	T	LC	Pr	Cosem
Carnivora	Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Tayra	L	T-Sc	LC	P	Eibar
Carnivora	Mustelidae	<i>Galictis vittata</i>	Greater Grison	L	T	LC	A	Gavit
Carnivora	Mustelidae	<i>Lontra longicaudis</i> *	Neotropical Otter	L	Aq	DD-VU	A	Lolon
Carnivora	Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	Northern Raccoon	L	T	LC		Prlot
Carnivora	Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	White-nosed Coati	L	T-Sc	LC		Nanar
Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	Baird's Tapir	VL	T	EN	P	Tabai
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Collared Peccary	VL	T	LC		Petaj
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	White-lipped Peccary	VL	T	VU	P	Tapec
Artiodactyla	Cervidae	<i>Mazama temama</i>	Central American Red Brocket	VL	T	DD		Matem
Rodentia	Sciuridae	<i>Sciurus deppei</i> **	Deppe's Squirrel	M	Sc-Ar	LC		Scsp
Rodentia	Sciuridae	<i>Sciurus yucatanensis</i> **	Yucatan Squirrel	M	Sc-Ar	LC		Scsp
Rodentia	Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	Central American Agouti	L	T	LC		Dapun
Rodentia	Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Spotted Paca	L	T	LC		Cupac
Lagomorpha	Leporidae	<i>Sylvilagus brasiliensis</i> ^{MA}	Tapeti	M	T	LC		Sybra

*Not considered in community analyses, due to their arboreal or aquatic habits. **Grouped as *Sciurus spp* in community analyses. ^{MA} Detected exclusively inside MABR. Size categories: S= Small (< 0.1 kg), M= Medium (0.1-1 kg), L= Large (1-10 kg), VL= Very large (>10 kg). Locomotion mode: T= Terrestrial, Sc= Scansorial, Ar= Arboreal, Fo= Forsorial, Aq= Aquatic. IUCN categories: LC= Least concern, DD= Data deficient, NT= Near threatened, VU= Vulnerable, EN= Endangered. NOM-059 categories: Pr= Subject to special protection, A= Threatened, P= Endangered.

Appendix 2. Sampling effort, sample coverage, observed number of species and captures, capture rate and estimated total richness for each study site under a given protection condition in the Selva Lacandona, southern Mexico.

Locality	Protection condition	Sampling effort (td)	Sample coverage (C.hat)	Number of species	Number of captures	Capture rate (n/td)*100	Estimated richness (Chao2)
MAS	GMR	412	0.99	15	159	38.6	15.00
MAN	GMR	365	0.98	12	126	34.5	12.16
RA	CPA	402	0.97	9	67	16.7	9.33
CO1	CPA	427	0.96	12	66	15.5	17.93*(ICE=14.9)
CO2	CPA	393	0.96	10	50	12.7	10.99
SIS	CPA	489	0.97	15	158	32.3	17.64*(ICE=18.7)
LM	OAF	252	0.99	13	118	46.8	13.00
PO	OAF	318	1	8	88	27.7	8.00
SLA	OAF	180	0.91	8	45	25.0	15.78*(ICE=20)
LV	OAF	241	0.95	15	79	32.8	16.96

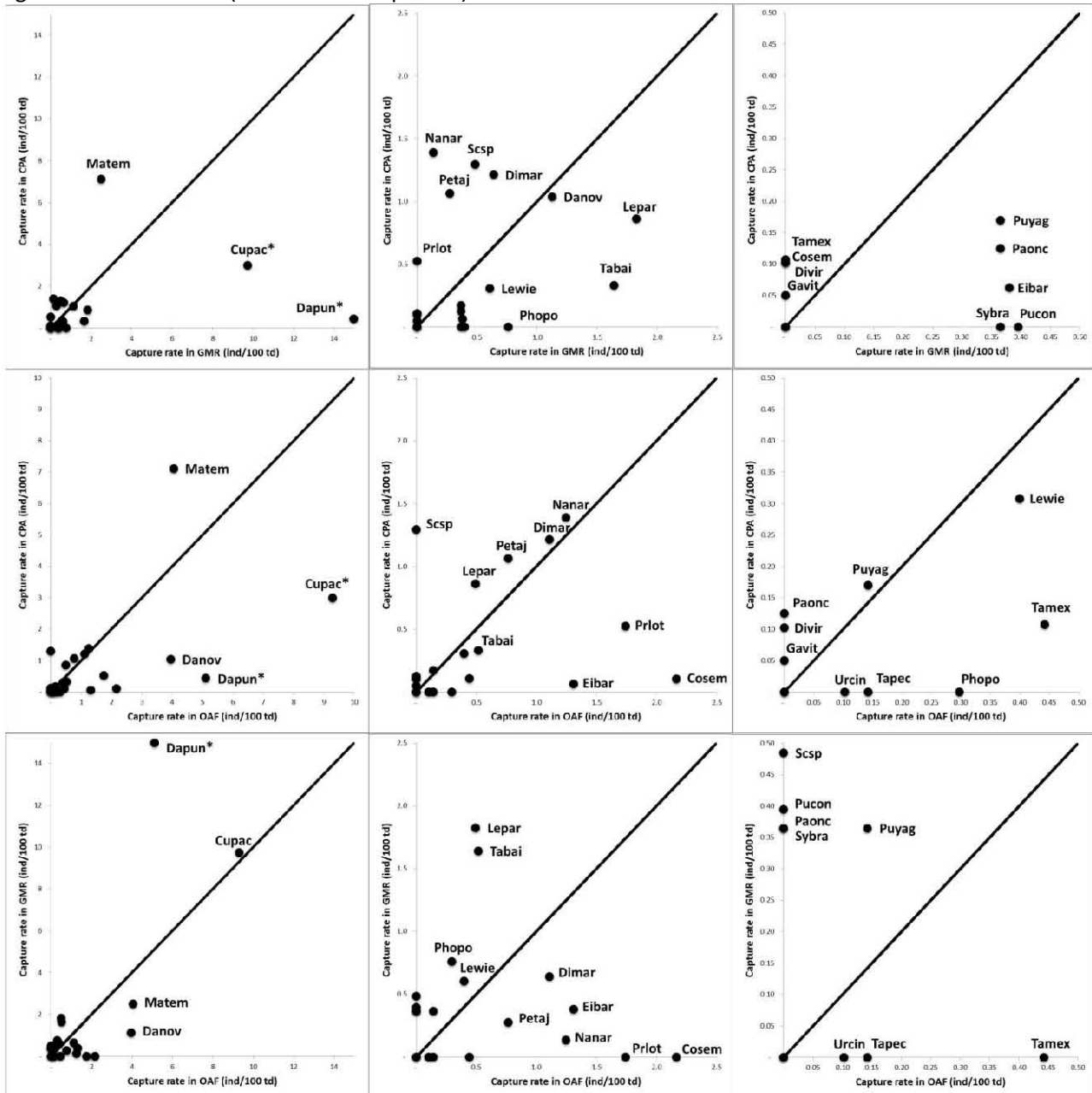
Acronyms for sampling locality: MAS= Montes Azules Biosphere Reserve South; MAN= Montes Azules Biosphere Reserve North; RA=Reforma Agraria; CO1=La Corona 1; CO2= La Corona 2; SIS=San Isidro; LM=Adolfo López Mateos; PO=Zamora Pico de Oro; SLA=San Lázaro; LV=La Victoria. CPA= Community-protected areas; OAF= Open-access forests; GMR= Government-managed reserve. *for these sites the Chao2 richness estimator shows a variation greater than 2 SD; ICE richness estimator is shown in parenthesis.

Appendix 3. Incidence matrix of species listed on the Mexican official norm for endangered species (NOM-059) in each sampling site and protection condition studied in the Selva Lacandona, southern Mexico.

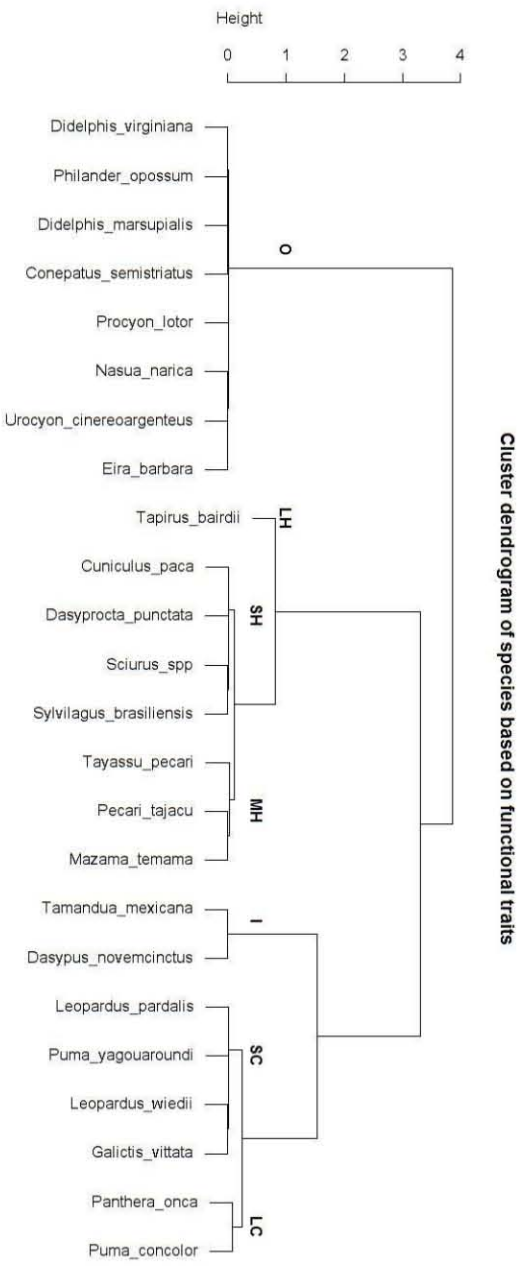
Species	NOM-059	MAN	MAS	RA	SIS	CO1	CO2	LM	LV	PO	SLA	GMR CPA OAF		
<i>Tamandua mexicana</i>	P				1	1		1	1		1		1	1
<i>Panthera onca</i>	P (Priority)		1	1									1	1
<i>Puma yagouaroundi</i>	A		1	1	1	1					1		1	1
<i>Leopardus pardalis</i>	P	1	1	1	1	1	1		1		1		1	1
<i>Leopardus wiedii</i>	P		1		1			1	1				1	1
<i>Conepatus semistriatus</i>	Pr				1			1	1	1	1		1	1
<i>Eira barbara</i>	P	1	1				1	1	1				1	1
<i>Galictis vittata</i>														1
<i>Tapirus bairdii</i>	A	1							1					1
	P (Priority)		1	1	1								1	1
<i>Tayassu pecari</i>	P (Priority)										1			1
Total/Average per site		3	6	4	7	3	2	4	6	1	5	6/4.5	9/4	8/4

NOM-059 categories: Pr= Subject to special protection, A= Threatened, P= Endangered. Species identified as priority by the endangered species conservation program (PROCER) are indicated in parenthesis. CPA= Community-protected areas (RA, SIS, CO1, CO2); OAF= Open-access forests (LM, LV, PO, SLA); GMR= Government-managed reserve (MAN and MAS).

Appendix 4. Pairwise comparisons of species capture rates between protection conditions. Left panels represent all species, and scale increases towards right panels for species with low capture rates. Top panel: CPA vs. GMR; Central panel: CPA vs. OAF; Bottom panel: GMR vs. OAF. Asterisks next to species codes indicate significant differences (Students *t* test $p < 0.05$).



Appendix 5. Cluster dendrogram of species based on body mass and trophic guild, used to define functional groups of terrestrial mammals in the Selva Lacandona, southern Mexico. LC= Large carnivores; SC= Small carnivores; LH= Large herbivores; MH= Medium size herbivores; SH= Small herbivores; O= Omnivores; I= Insectivores.



Appendix 6. Values of functional diversity variables obtained for each study site in the Selva Lacandona, southern Mexico.

Locality	Protection condition	FGR	FEve
MAS	GMR	7	0.70
MAN	GMR	7	0.52
RA	CPA	6	0.44
CO1	CPA	5	0.74
CO2	CPA	5	0.70
SIS	CPA	6	0.75
LM	OAF	5	0.68
PO	OAF	4	0.69
SLA	OAF	5	0.69
LV	OAF	6	0.64

FGR=Functional group richness, FEve=Functional evenness index. Acronyms for sampling locality as in Appendix 2. CPA= Community-protected areas; OAF= Open-access forests; GMR= Government-managed reserve.

Appendix 7. Landscape context variables for the study sites in the human-modified landscape. Note that no significant difference was found between CPA and OAF conditions for any of the analyzed variables.

Locality	Protection condition	Forest cover (%)	Distance to roads (m)	Distance to towns (m)	Patch area (ha)
RA	CPA	85.2	2110	4010	2385
SIS	CPA	68.6	1180	1470	2094
CO1	CPA	53.1	680	880	1727
CO2	CPA	73.7	1110	3480	1727
Mean		70.15	1270	2460	1983.25
SD		13.3	602.05	1518.71	318.85
SLA	OAF	88.2	5490	6440	7564
PO	OAF	57.4	1460	3620	1784
LV	OAF	58	840	2840	1020
LM	OAF	69.2	1360	1700	7577
Mean		68.2	2287.5	3650	4486.25
SD		14.4	2152.23	2020.20	3575.02
t-test					
P value	CPA vs OAF	0.87*	0.43	0.35	0.41

* Percentages were normalized using the angular transformation before conducting the test. Acronyms for sampling locality: RA=Reforma Agraria; SIS=San Isidro; CO1=La Corona 1; CO2= La Corona 2; SLA=San Lázaro; PO=Zamora Pico de Oro; LV=La Victoria; LM=Adolfo López Mateos. CPA= Community-protected areas; OAF= Open-access forests.

DISCUSIÓN GENERAL

La ciencia de la conservación se enfrenta en nuestros días a retos sin precedentes, dado el grado extremo de modificación de los ecosistemas naturales ocasionado por las actividades humanas en prácticamente toda la superficie del planeta (Kareiva *et al.* 2007). Los bosques tropicales extensos y sin un impacto humano considerable son ya sumamente escasos (Asner *et al.* 2009), y los paisajes en los que coexisten bosques tropicales en diferentes estados de conservación con tierras productivas o degradadas son la norma en el trópico (Gardner *et al.* 2009). Ante esta realidad, es cada vez más claro que los profesionales de la conservación necesitan desarrollar un nuevo paradigma para conservar la biodiversidad en paisajes productivos (Perfecto y Vandermeer 2008), modelados por procesos sociales, económicos, culturales y políticos que modifican las dinámicas ecológicas. Hoy, los retos tanto intelectuales como prácticos relacionados con la conservación de la biodiversidad tropical se encuentran en este tipo de paisajes, y no en los ecosistemas menos impactados dentro de las áreas naturales protegidas.

Los paisajes tropicales que, por encontrarse en plena frontera agrícola, mantienen niveles intermedios o altos de cobertura vegetal nativa, presentan las mayores oportunidades para conservar la biodiversidad, tanto en términos de la posibilidad de obtener resultados satisfactorios, como del aprendizaje que puede obtenerse en el proceso. Este tipo de paisajes constituyen un laboratorio natural para diseñar y poner a prueba nuevos esquemas de conservación que sean viables en la realidad social y ecológicamente compleja de los paisajes modificados por la actividad humana. El caso de Marqués de Comillas en la Selva Lacandona es paradigmático en este sentido. El tamaño relativamente grande de los parches de bosque tropical remanente, el estatus de protección comunitaria de un buen número de estos parches, y el alto grado de conectividad entre ellos, mantenido por corredores de vegetación, son factores que pueden ser aprovechados para convertir esta región en un ejemplo exitoso de manejo a nivel de paisaje, que armonice los objetivos de producción y bienestar humano con los de conservación de la biodiversidad tropical. Para lograrlo, es necesario que el manejo se base en una

planeación regional espacialmente explícita, integrando conocimiento ecológico robusto con una efectiva participación de la población local.

Los resultados de la presente investigación demuestran que el paisaje actual de Marqués de Comillas es capaz de mantener niveles altos de biodiversidad y de conservar especies de gran interés para la conservación, en particular especies de mamíferos de gran tamaño corporal, dependientes de bosque maduro, con altos requerimientos espaciales y/o sujetos a aprovechamiento o persecución. Entre estas especies se encuentran especies que juegan un papel crucial en el mantenimiento de la estructura y función de los bosques tropicales, como los depredadores tope, que regulan las poblaciones de otros animales (Ale y Whelan 2008), o herbívoros de gran tamaño corporal, que estructuran la comunidad vegetal mediante la herbivoría, dispersión y depredación de semillas (Fragoso y Huffman 2000, Dirzo *et al.* 2007). Así, los resultados obtenidos en este trabajo indican que una estrategia de conservación regional bien diseñada podría obtener resultados sumamente satisfactorios en términos de la conservación de especies que, por su relevancia ecológica y sensibilidad a la perturbación humana, son prioridades de primer orden en la conservación de la biodiversidad tropical.

Por otro lado, el presente trabajo permite establecer algunos lineamientos generales para estructurar esta estrategia de conservación regional en Marqués de Comillas, y que puede servir de guía para la conservación de paisajes modificados por la actividad humana en otras regiones tropicales con características similares.

El método expuesto en el primer capítulo permite identificar elementos del paisaje de importancia desproporcionada para la conservación de la biodiversidad, por ser los responsables del mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa. Con éste método es posible establecer prioridades regionales de conservación de una manera comparativa, ya que los corredores identificados pueden ordenarse jerárquicamente de acuerdo a su funcionalidad estimada, usando métodos multicriterio de toma de decisiones, como el utilizado para integrar el índice de conectividad que se presenta en el segundo capítulo. Así, este trabajo presenta herramientas sencillas para la

planeación y el manejo territorial a escala regional, de manera que con pocos insumos cartográficos pueden establecerse prioridades espaciales para realizar actividades de conservación y restauración ecológica.

Este tipo de ejercicios pueden ser de gran utilidad para guiar la asignación de los recursos económicos disponibles para la conservación y el desarrollo sustentable, tales como los programas de pago por servicios ambientales o de reforestación, a las porciones del paisaje donde pueden producir mayores beneficios en términos de conservación de la biodiversidad (DeClerck *et al.* 2010). Además, una planeación espacialmente explícita también puede excluir áreas clave de la aplicación de otros programas de desarrollo que pueden tener efectos nocivos para la biodiversidad.

Los resultados de la presente investigación demuestran la importancia de la configuración espacial del paisaje para la fauna mayor. En particular, los resultados muestran que la conectividad estructural del paisaje, mantenida por corredores de vegetación nativa remanente, tiene un efecto importante sobre los ensamblajes de mamíferos terrestres medianos y grandes en regiones tropicales. De esta manera, entre mayor sea el grado de conectividad estructural de la vegetación nativa mayor será la capacidad del paisaje de retener especies especialistas de bosque, contribuyendo a mantener una comunidad más similar a la encontrada en el bosque continuo, con una mayor riqueza de especies y diversidad funcional. Sin embargo, la presencia de estas especies por sí misma no garantiza que estén cumpliendo con sus funciones ecológicas, ya sea porque su densidad poblacional sea insuficiente (Soulé *et al.* 2005) o porque experimenten cambios conductuales que modifiquen sus interacciones con otras especies (Ditchkoff *et al.* 2006). Para establecer la efectividad ecológica de especies con funciones clave en paisajes tropicales modificados por el humano es necesario realizar estudios poblacionales y conductuales más detallados. Manteniendo las funciones ecológicas de estas especies, los ecosistemas tienen mayores posibilidades de mantener su estructura y sus funciones, así como su capacidad para proveer servicios a las poblaciones humanas y sus sistemas productivos (Dirzo *et al.* 2014).

La presente investigación demuestra que el efecto benéfico de la conectividad estructural, descrito arriba, es relevante incluso en niveles intermedios o altos de cobertura vegetal nativa. Este resultado es novedoso, dado que la importancia de la configuración espacial de la vegetación nativa para el mantenimiento de la biodiversidad ha sido puesta en duda en la comunidad científica especializada (Fahrig 2013), de manera que la noción dominante en la actualidad es que únicamente la cantidad de vegetación nativa en el paisaje es relevante cuando esta cantidad es suficientemente alta (Andrén 1994, Banks-Leite *et al.* 2014). Los resultados obtenidos muestran que paisajes con un porcentaje de vegetación nativa muy similar presentan un mayor número de especies cuando esta vegetación se encuentra conectada por corredores, y que esta diferencia se debe principalmente a la retención de especies especialistas de bosque. Al perderse la conectividad, la composición de la comunidad de mamíferos terrestres cambia hacia un estado dominado por especies generalistas de hábitat, lo que provoca un cambio en su diversidad funcional debido a la pérdida de algunos grupos funcionales y el cambio en la abundancia relativa de otros.

La respuesta de cada grupo funcional a la pérdida de conectividad estructural indica que tanto el tamaño corporal como el gremio trófico influyen en la sensibilidad de los mamíferos terrestres a la fragmentación, de manera que las especies de gran tamaño corporal y los carnívoros estrictos son los más sensibles. Tanto el gran tamaño corporal como la carnivoría están relacionados con amplios requerimientos espaciales en los mamíferos (Woodroffe y Ginsberg 1998), de manera que la necesidad de acceder a distintos parches de hábitat para satisfacer estos requerimientos es muy probablemente lo que determina que una especie dependa de la conectividad para subsistir en el paisaje.

La comparación de las tasas de captura y riqueza de especies obtenidas en corredores y en la matriz antropogénica indica que los corredores son una herramienta efectiva para facilitar el movimiento entre parches de la gran mayoría de las especies de mamíferos terrestres medianos y grandes presentes en la región. Esta conclusión es muy probablemente generalizable a otras zonas tropicales con condiciones similares de cobertura vegetal y contexto paisajístico. Sin embargo, aunque la presencia de corredores

de vegetación entre parches remanentes es crucial para la conservación de los mamíferos mayores, la sola presencia de estos elementos no es una garantía de efectividad, ya que factores tales como sus características topológicas y el grado de perturbación a la que estos elementos están expuestos afectan su funcionalidad. Por ello, la evaluación de la efectividad de los corredores identificados es muy importante para guiar el diseño de corredores biológicos más eficientes (Cushman *et al.* 2013), identificando los factores claves que determinan su funcionalidad en distintos contextos de paisaje. En este sentido, corredores angostos, demasiado largos, atravesados por carreteras de alto tránsito vehicular o con considerable presencia humana, pueden actuar como filtros ecológicos al permitir el movimiento de algunas especies y no otras entre los parches de vegetación que conectan. De acuerdo a los resultados de esta investigación, las especies con mayores limitaciones para utilizar corredores con estas características comparten atributos funcionales, en especial el gran tamaño corporal.

El mantenimiento de corredores entre los parches de vegetación nativa remanente es, entonces, una estrategia de conservación viable y sumamente valiosa. Sin embargo, el cambio de uso de suelo en la región de estudio, como en buena parte del trópico, continúa a pasos acelerados, incentivada en los últimos años por el auge de la palma de aceite como cultivo comercial. Por lo tanto, la conservación de la biodiversidad a nivel regional requiere también de la protección de los grandes parches de bosque tropical conectados por los corredores. Los resultados de este estudio sugieren que una reducción en el tamaño de estos parches tendría menos efectos negativos sobre la fauna mayor que la pérdida de los corredores, pero esto sólo puede ser cierto hasta cierto punto. La conservación de los parches remanentes en Marqués de Comillas no puede basarse en la creación de nuevas áreas naturales protegidas oficiales, dado el rechazo de la población local a este esquema de conservación y otros factores políticos y sociales de la región. Las perspectivas de expansión del esquema de conservación convencional, entonces, son nulas para Marqués de Comillas, y muy reducidas para el país como para casi todas las regiones tropicales. La conservación comunitaria es una alternativa viable, como lo demuestran, por un lado, el interés por crear y certificar áreas dedicadas voluntariamente

a la conservación en la región y en el estado, y por otro la efectividad de estas áreas para la conservación de grandes mamíferos, demostrada en el presente estudio.

Las áreas de conservación comunitaria evaluadas en este trabajo de investigación presentan todos los grupos funcionales de mamíferos terrestres encontrados en la mayor área natural protegida oficial de la región. Además, mantienen una mayor diversidad funcional que los parches de bosque sin protección comunitaria, ya que mantienen presencia de grandes carnívoros y están menos dominados por especies generalistas de mamíferos omnívoros e insectívoros. Esto muy probablemente se debe a que los parches de bosque no protegidos están sujetos a un proceso de cambio de uso de suelo más dinámico, impulsado por actividades de extracción forestal y apertura de nuevas áreas de cultivo, que determinan mayores niveles de actividad humana. Dado que muchos de estos parches de bosque tropical sin protección mantienen un gran valor para la conservación, la conservación comunitaria tiene grandes perspectivas de crecimiento en la región de Marqués de Comillas.

Con la efectividad demostrada de las áreas de conservación comunitaria en el paisaje actual de Marqués de Comillas, su importancia como base fundamental de una estrategia de conservación regional depende principalmente de su permanencia en el tiempo. Las áreas de conservación comunitaria ya han demostrado su eficiencia en la prevención de la deforestación (Porter-Bolland *et al.* 2012), y en Marqués de Comillas estas áreas cuentan con acuerdos comunitarios para dedicarlas a la conservación en el largo plazo. Sin embargo, para asegurar que estos acuerdos se mantengan efectivos es importante que la conservación represente un beneficio tangible para las comunidades. Para ello, las áreas protegidas comunitarias requieren de mayor reconocimiento y apoyo social, proveniente tanto de las instituciones gubernamentales de los sectores ambiental y agrario, como de organizaciones civiles, universidades y centros de investigación.

Este apoyo puede tomar formas diversas, desde la asignación de recursos económicos para el manejo de las áreas de conservación, la capacitación y equipamiento de las comunidades para actividades de monitoreo participativo y manejo de la biodiversidad, la

vinculación con otras iniciativas de conservación social, hasta la facilitación de procesos de organización y consolidación de instituciones locales.

Especialmente pertinente para el tema de esta investigación es la facilitación para la construcción de acuerdos intercomunitarios que aseguren la permanencia de los corredores de vegetación que conectan a las áreas protegidas comunitarias con otros parches de bosque. Esta es una necesidad urgente dada la fragilidad de estos elementos del paisaje, y puede ser la única manera de conservar a los grandes mamíferos y mantener sus funciones ecológicas en muchos paisajes tropicales modificados por la actividad humana. Por otro lado, es necesario promover procesos de autorregulación de la cacería de subsistencia, sustentados en el monitoreo biológico participativo y el registro sistemático de tasas de cosecha por la propia comunidad. Esta también es una acción prioritaria, dado el impacto de la cacería sobre la biodiversidad, como lo registra el presente estudio para el caso de los herbívoros pequeños, y su importancia para la economía familiar en las zonas rurales del trópico.

Además del deseable apoyo externo a estas iniciativas, es importante que las áreas de conservación generen beneficios por sí mismas, a fin de que su permanencia en el tiempo esté asegurada. Para ello, es necesaria una perspectiva de conservación y restauración productiva, basada entre otras cosas en la experimentación con sistemas agrícolas diversificados, de alta complejidad estructural y/o desarrollados bajo el dosel del bosque tropical. Este tipo de sistemas tiene un alto valor para la conservación (DeClerck 2010), ya sea como hábitat o como vía de movimiento para muchas especies nativas (Fischer y Lindenmayer 2007). La extracción y comercialización de productos forestales no maderables, incluidas algunas especies de fauna susceptibles de aprovechamiento, bajo esquemas diversificados y evitando la sobreexplotación de los recursos aprovechados, puede ser una alternativa económica viable para las áreas protegidas comunitarias. La conservación en paisajes modificados por la actividad humana requiere de la redefinición constante de políticas y actividades de manejo ante una realidad cambiante y una creciente comprensión del sistema, por lo que la viabilidad de las alternativas aquí planteadas debe sujetarse a un esquema de manejo adaptativo.

CONCLUSIONES

El método de identificación de corredores presentado en este trabajo de investigación es una herramienta útil para la planeación territorial, que genera prioridades espacialmente explícitas para la conservación de la biodiversidad, al identificar las áreas que más contribuyen a la conectividad estructural del paisaje. Los análisis espaciales realizados permiten concluir que la región de Marqués de Comillas conserva un alto grado de conectividad estructural de la vegetación nativa, y que la conservación de 21 corredores de vegetación que cubren menos del 6% de la superficie de la región es crucial para mantener esta conectividad y sus beneficios en términos de conservación de la biodiversidad.

La caracterización de los corredores identificados permite obtener de manera rápida información importante para identificar acciones de manejo pertinentes para cada corredor, así como estimar su funcionalidad y su importancia en el mantenimiento de la conectividad del paisaje. El presente estudio demuestra que una estimación numérica de este tipo, desarrollada a partir de datos obtenidos por percepción remota, puede ser un indicador confiable de la conectividad funcional del paisaje para los mamíferos terrestres medianos y grandes, desde una perspectiva multiespecífica.

Los resultados de esta investigación apoyan la noción de que un paisaje modificado bien conectado estructuralmente es capaz de mantener un ensamblaje de especies similar, en términos taxonómicos y de grupos funcionales, al que puede encontrarse en bosques continuos. Los resultados demuestran que la conectividad estructural tiene una influencia importante sobre la riqueza y composición de los ensamblajes de mamíferos terrestres tropicales incluso cuando el paisaje mantiene un alto porcentaje de cobertura de bosque nativo.

La pérdida de conectividad estructural afecta negativamente a las especies especialistas de bosque, y en especial a las especies de gran tamaño corporal, alterando la composición funcional de los ensamblajes, que pierden grupos funcionales como los herbívoros y

carnívoros mayores, mientras aumenta la abundancia de omnívoros y herbívoros medianos. Además, los resultados indican que los corredores de vegetación pueden, dependiendo de sus características, actuar como filtros ecológicos, al proveer conectividad diferencial a especies con diferentes atributos funcionales. Sin embargo, esta investigación también demuestra que, en paisajes tropicales modificados por el humano, los corredores de vegetación nativa remanente facilitan el movimiento de un mayor número de especies, con atributos funcionales más diversos, que una matriz antropogénica dominada por pastizales ganaderos y terrenos agrícolas degradados.

El presente estudio demuestra que los paisajes modificados por actividades humanas de Marqués de Comillas mantienen ensamblajes de mamíferos terrestres tropicales medianos y grandes con una alta riqueza y diversidad de especies, y que no existen diferencias en estas variables entre las diferentes condiciones de protección estudiadas (área natural protegida oficial, áreas protegidas comunitarias y parches de bosque sin un estatus de protección). Sin embargo, las áreas protegidas comunitarias conservan la misma riqueza de grupos funcionales que el área natural protegida oficial, mientras los parches de bosque no protegidos pierden grupos funcionales importantes. En particular, las áreas protegidas comunitarias mantienen una mayor abundancia de carnívoros grandes y una menor abundancia de omnívoros e insectívoros generalistas que los parches de bosque sin protección. Así, esta investigación demuestra la efectividad de las áreas protegidas comunitarias para la conservación de algunos de los elementos más frágiles de la biodiversidad tropical. Sin embargo, los resultados sugieren que algunas especies, como los herbívoros pequeños, pueden estar sujetos a sobreexplotación dentro de las áreas protegidas comunitarias, resaltando la necesidad de mejorar la capacidad de las comunidades para el manejo de la fauna silvestre e implementar esquemas de autorregulación de la cacería de subsistencia.

En suma, los resultados de esta investigación permiten concluir que los dos esquemas de conservación estudiados, las áreas protegidas comunitarias y el mantenimiento de corredores de vegetación en el paisaje, pueden ser los ejes fundamentales de una estrategia de conservación regional viable y eficiente en paisajes tropicales modificados

por el humano. Estos dos esquemas de conservación son complementarios y en buena medida interdependientes, de manera que su integración es necesaria para asegurar sus efectos positivos sobre los ensamblajes de mamíferos terrestres medianos y grandes, incluyendo especies prioritarias para la conservación por su sensibilidad a la perturbación y su papel en el mantenimiento de la estructura y función de los ecosistemas tropicales.

Literatura Citada

- Adams, William M., y Jon Hutton. 2007. "People, Parks and Poverty: Political Ecology and Biodiversity Conservation." *Conservation and Society* 5 (2): 147–83.
- Ale, Som B., y Christopher J. Whelan. 2008. "Reappraisal of the Role of Big, Fierce Predators!" *Biodiversity and Conservation* 17: 685–90.
- Andersen, Liselotte W., Kåre Fog, y Christian Damgaard. 2004. "Habitat Fragmentation Causes Bottlenecks and Inbreeding in the European Tree Frog (*Hyla Arborea*)." *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 271 (1545): 1293–1302.
- Andrén, Henrik. 1994. "Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review." *Oikos* 71 (3): 355–66.
- Asner, Gregory P., Thomas K. Rudel, T. Mitchell Aide, Ruth Defries, y Ruth Emerson. 2009. "A Contemporary Assessment of Change in Humid Tropical Forests." *Conservation Biology* 23 (6): 1386–95.
- Banks-Leite, Cristina, Renata Pardini, Leandro R. Tambosi, William D. Pearse, Adriana A. Bueno, Roberta T. Bruscagin, Thais H. Condez, *et al.* 2014. "Using Ecological Thresholds to Evaluate the Costs and Benefits of Set-Asides in a Biodiversity Hotspot." *Science* 345 (6200): 1041–45.
- Beier, Paul, y Reed F. Noss. 1998. "Do Habitat Corridors Provide Connectivity?" *Conservation Biology* 12 (6): 1241–52.
- Bennett, Andrew F., James Q. Radford, y Angie Haslem. 2006. "Properties of Land Mosaics: Implications for Nature Conservation in Agricultural Environments." *Biological Conservation* 133 (2): 250–64.
- Berkes, Fikret, Johan Colding, y Carl Folke. 2000. "Rediscovery of Traditional Ecological Knowledge as Adaptive Management." *Ecological Applications* 10 (5): 1251–62.
- Bradshaw, Corey J. A., Nayjot S. Sodhi, y Barry W. Brook. 2009. "Tropical Turmoil: A Biodiversity Tragedy in Progress." *Frontiers in Ecology and the Environment* 7 (2): 79–87.
- Bray, David Barton, Elvira Duran, Victor Hugo Ramos, Jean Francois Mas, Alejandro Velazquez, Roan Balas McNab, Deborah Barry, y Jeremy Radachowsky. 2008. "Tropical Deforestation, Community Forests, and Protected Areas in the Maya Forest." *Ecology and Society* 13 (2): 56.

- Bray, David Barton, Leticia Merino-Pérez, Patricia Negreros-Castillo, Gerardo Segura-Warnholtz, Juan Manuel Torres-Rojo, y Henricus F. M. Vester. 2003. "Mexico's Community-Managed Forests as a Global Model for Sustainable Landscapes." *Conservation Biology* 17 (3): 672–77.
- Brown, James H., y Astrid Kodric-Brown. 1977. "Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction." *Ecology* 58 (2): 445–49.
- Cardillo, Marcel, Georgina M. Mace, Kate E. Jones, Jon Bielby, Olaf R. P. Bininda-Emonds, Wes Sechrest, C. David L. Orme, y Andy Purvis. 2005. "Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species." *Science* 309 (5738): 1239–41.
- Chapin, Mac. 2004. "A Challenge to Conservationist." *World Watch Magazine*.
- Chazdon, Robin L., Carlos A. Peres, Daisy Dent, Douglas Sheil, Ariel E. Lugo, David Lamb, Nigel E. Stork, y Scott E. Miller. 2009. "The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests." *Conservation Biology* 23 (6): 1406–17.
- Cushman, Samuel A., Brad McRae, Frank Adriaensen, Paul Beier, Mark Shirley, y Kathy Zeller. 2013. "Biological Corridors and Connectivity." Págs. 384–404 en: *Key Topics in Conservation Biology* 2, Macdonald, David W. y Katherine J. Willis (eds). John Wiley and Sons.
- Daily, Gretchen C., Gerardo Ceballos, Jesús Pacheco, Gerardo Suzán, y Arturo Sánchez-Azofeifa. 2003. "Countryside Biogeography of Neotropical Mammals: Conservation Opportunities in Agricultural Landscapes of Costa Rica." *Conservation Biology* 17 (6): 1814–26.
- Damschen, Ellen I., Nick M. Haddad, John L. Orrock, Joshua J. Tewksbury, y Douglas J. Levey. 2006. "Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales." *Science* 313 (5791): 1284–86.
- DeClerck, Fabrice A. J., Robin Chazdon, Karen D. Holl, Jeffrey C. Milder, Bryan Finegan, Alejandra Martínez-Salinas, Pablo Imbach, Lindsay Canet, y Zayra Ramos. 2010. "Biodiversity Conservation in Human-Modified Landscapes of Mesoamerica: Past, Present and Future." *Biological Conservation* 143 (10): 2301–13.
- DeFries, Ruth, Andrew Hansen, Adrian C. Newton, y Matthew C. Hansen. 2005. "Increasing Isolation of Protected Areas in Tropical Forests over the Past Twenty Years." *Ecological Applications* 15 (1): 19–26.
- Dirzo, Rodolfo, Eduardo Mendoza, y Patricia Ortiz. 2007. "Size-Related Differential Seed Predation in a Heavily Defaunated Neotropical Rain Forest." *Biotropica* 39 (3): 355–62.

- Dirzo, Rodolfo, y Peter H. Raven. 2003. "Global State of Biodiversity and Loss." *Annual Review of Environment and Resources* 28 (1): 137–67.
- Dirzo, Rodolfo, Hillary S. Young, Mauro Galetti, Gerardo Ceballos, Nick J. B. Isaac, y Ben Collen. 2014. "Defaunation in the Anthropocene." *Science* 345 (6195): 401–6.
- Ditchkoff, Stephen S., Sarah T. Saalfeld, y Charles J. Gibson. 2006. "Animal Behavior in Urban Ecosystems: Modifications due to Human-induced Stress." *Urban Ecosystems* 9: 5–12.
- Donald, Paul F., y Andy D. Evans. 2006. "Habitat Connectivity and Matrix Restoration: The Wider Implications of Agri-Environment Schemes." *Journal of Applied Ecology* 43 (2): 209–18.
- Dunning, John B., Brent J. Danielson, y H. Ronald Pulliam. 1992. "Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes." *Oikos* 65 (1): 169–75.
- Estes, James A., John Terborgh, Justin S. Brashares, Mary E. Power, Joel Berger, William J. Bond, Stephen R. Carpenter, *et al.* 2011. "Trophic Downgrading of Planet Earth." *Science* 333 (6040): 301–6.
- Fahrig, Lenore. 2003. "Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 (1): 487–515.
- Fahrig, Lenore. 2013. "Rethinking Patch Size and Isolation Effects: The Habitat Amount Hypothesis." *Journal of Biogeography* 40: 1649–63.
- Fahrig, Lenore, y Gray Merriam. 1994. "Conservation of Fragmented Populations." *Conservation Biology* 8 (1): 50–59.
- Fahrig, Lenore, y Jyri Paloheimo. 1988. "Effect of Spatial Arrangement of Habitat Patches on Local Population Size." *Ecology* 69 (2): 468–75.
- Fischer, Joern, y David B. Lindenmayer. 2007. "Landscape Modification and Habitat Fragmentation: A Synthesis." *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–80.
- Fischer, Joern, David B. Lindenmayer, y Adrian D. Manning. 2006. "Biodiversity, Ecosystem Function, and Resilience: Ten Guiding Principles for Commodity Production Landscapes." *Frontiers in Ecology and the Environment* 4 (2): 80–86.
- Fragoso, José M. V., y Jean M. Huffman. 2000. "Seed-Dispersal and Seedling Recruitment Patterns by the Last Neotropical Megafaunal Element in Amazonia, the Tapir." *Journal of Tropical Ecology* 16 (3): 369–85.

- Gadgil, Madhav, Fikret Berkes, y Carl Folke. 1993. "Indigenous Knowledge for Biodiversity Conservation." *Ambio* 22 (2): 151–56.
- García-Frapolli, Eduardo, Gabriel Ramos-Fernández, Eduardo Galicia, y Arturo Serrano. 2009. "The Complex Reality of Biodiversity Conservation through Natural Protected Area Policy: Three Cases from the Yucatan Peninsula, Mexico." *Land Use Policy* 26 (3): 715–22.
- Gardner, Toby A., Jos Barlow, Robin Chazdon, Robert M. Ewers, Celia A. Harvey, Carlos A. Peres, y Navjot S. Sodhi. 2009. "Prospects for Tropical Forest Biodiversity in a Human-Modified World." *Ecology Letters* 12 (6): 561–82.
- Geist, Helmut J., y Eric F. Lambin. 2002. "Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation." *BioScience* 52 (2): 143–150.
- Haddad, Nick M., David R. Bowne, Alan Cunningham, Brent J. Danielson, Douglas J. Levey, Sarah Sargent, y Tim Spira. 2003. "Corridor Use by Diverse Taxa." *Ecology* 84 (3): 609–15.
- Hansen, Andrew J., y Ruth DeFries. 2007. "Ecological Mechanisms Linking Protected Areas to Surrounding Lands." *Ecological Applications* 17 (4): 974–88.
- Hanski, Ilkka. 1998. "Metapopulation Dynamics." *Nature* 396: 41–49.
- Heller, Nicole E., y Erika S. Zavaleta. 2009. "Biodiversity Management in the Face of Climate Change: A Review of 22 Years of Recommendations." *Biological Conservation* 142 (1): 14–32.
- Hilty, Jodi A., y Adina M. Merenlender. 2004. "Use of Riparian Corridors and Vineyards by Mammalian Predators in Northern California." *Conservation Biology* 18 (1): 126–35.
- Juffe-Bignoli, D., N. D. Burgess, H. Bingham, E. M. S. Belle, M. G. de Lima, M. Deguignet, B. Bertzky, et al. 2014. *Protected Planet Report 2014*. UNEP-WCMC: Cambridge, UK.
- Kaimowitz, David, y Douglas Sheil. 2007. "Conserving What and for Whom? Why Conservation Should Help Meet Basic Human Needs in the Tropics." *Biotropica* 39 (5): 567–74.
- Kareiva, Peter, Sean Watts, Robert McDonald, y Tim Boucher. 2007. "Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare." *Science* 316 (5833): 1866–69.
- Kitamura, Kenji, y Roger Alex Clapp. 2013. "Common Property Protected Areas: Community Control in Forest Conservation." *Land Use Policy* 34: 204–12.
- Kothari, Ashish. 2006. "Community Conserved Areas: Towards Ecological and Livelihood Security." *Parks* 16 (1): 3–13.

- Kothari, Ashish, Collen Corrigan, Harry Jonas, Aurélie Neumann, y Holly Shrumm (eds). 2012. "Recognising and Supporting Territories and Areas Conserved by Indigenous Peoples and Local Communities: Global Overview and National Case Studies." Secretariat of the Convention on Biological Diversity, ICCA Consortium, Canada. Technical Series 64, 160pp.
- Kupfer, Alexander, Reinhard Langel, Stefan Scheu, Werner Himstedt, y Mark Maraun. 2006. "Trophic Ecology of a Tropical Aquatic and Terrestrial Food Web: Insights from Stable Isotopes (^{15}N)." *Journal of Tropical Ecology* 22 (04): 469.
- Lande, Russell. 1988. "Genetics and Demography in Biological Conservation." *Science* 241 (4872): 1455–60.
- Lande, Russell. 1993. "Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes." *The American Naturalist* 142 (6): 911–27.
- Laurance, William F. 1999. "Reflections on the Tropical Deforestation Crisis." *Biological Conservation* 91: 109–17.
- Laurance, William F., Thomas E. Lovejoy, Heraldo L. Vasconcelos, Emilio M. Bruna, Raphael K. Didham, Philip C. Stouffer, Claude Gascon, Richard O. Bierregaard, Susan G. Laurance, y Erica Sampaio. 2002. "Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: A 22-Year Investigation." *Conservation Biology* 16 (3): 605–18.
- Laurance, William F., D. Carolina Useche, Julio Rendeiro, Margareta Kalka, Corey J. A. Bradshaw, Sean P. Sloan, Susan G. Laurance, *et al.* 2012. "Averting Biodiversity Collapse in Tropical Forest Protected Areas." *Nature* 489 (7415): 290–94.
- Levins, Richard. 1969. "Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control". *Bulletin of the Entomological Society of America* 15(3): 237-40.
- Lindenmayer, David B., Richard J. Hobbs, Rebecca Montague-Drake, Jason Alexandra, Andrew Bennett, Mark Burgman, Peter Cale, *et al.* 2008. "A Checklist for Ecological Management of Landscapes for Conservation." *Ecology Letters* 11 (1): 78–91.
- MacArthur, Robert H., y Edward O. Wilson. 1963. "An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography." *Evolution* 17 (4): 373–87.
- MacArthur, Robert H., y Edward O. Wilson. 1967 "The Theory of Island Biogeography." Princeton University Press.
- Maffi, Luisa. 2005. "Linguistic, Cultural, and Biological Diversity." *Annual Review of Anthropology* 29: 599–617

- Nepstad, D., S. Schwartzman, B. Bamberger, M. Santilli, D. Ray, P. Schlesinger, P. Lefebvre, *et al.* 2006. "Inhibition of Amazon Deforestation and Fire by Parks and Indigenous Lands." *Conservation Biology* 20 (1): 65–73.
- Newmark, William D. 1996. "Insularization of Tanzanian Parks and the Local Extinction of Large Mammals." *Conservation Biology* 10 (6): 1549–56.
- Opdam, Paul, y Dirk Wascher. 2004. "Climate Change Meets Habitat Fragmentation: Linking Landscape and Biogeographical Scale Levels in Research and Conservation." *Biological Conservation* 117 (3): 285–97.
- Perfecto, Ivette, y John Vandermeer. 2008. "Biodiversity Conservation in Tropical Agroecosystems: A New Conservation Paradigm." *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 173–200.
- Pimm, Stuart L., y Peter Raven. 2000. "Biodiversity- Extinction by Numbers." *Nature* 403 (6772): 843–45.
- Porter-Bolland, Luciana, Edward A. Ellis, Manuel R. Guariguata, Isabel Ruiz-Mallén, Simoneta Negrete-Yankelevich, y Victoria Reyes-García. 2012. "Community Managed Forests and Forest Protected Areas: An Assessment of Their Conservation Effectiveness across the Tropics." *Forest Ecology and Management* 268: 6–17.
- Pulliam, H. Ronald. 1988. "Sources, Sinks, and Population Regulation." *The American Naturalist* 132 (5): 652–61.
- Redford, Kent H. 1992. "The Empty Forest." *Bioscience* 42 (6): 412–22.
- Redford, Kent H., y Brian D. Richter. 1999. "Conservation of Biodiversity in a World of Use." *Conservation Biology* 13 (6): 1246–56.
- Robinson, John G., y Richard E. Bodmer. 1999. "Towards Wildlife Management in Tropical Forests." *The Journal of Wildlife Management* 63 (1): 1–13.
- Schipper, Jan, Janice S. Chanson, Federica Chiozza, Neil A. Cox, Michael Hoffmann, Vineet Katariya, John Lamoreux, *et al.* 2008. "The Status of the World's Land and Marine Mammals: Diversity, Threat, and Knowledge." *Science* 322: 225–30.
- Schmitt, Christine B., Neil D. Burgess, Lauren Coad, Alexander Belokurov, Charles Besançon, Lauriane Boisrobert, Alison Campbell, *et al.* 2009. "Global Analysis of the Protection Status of the World's Forests." *Biological Conservation* 142 (10): 2122–30.

- Schwartzman, S., A. Moreira, D. Nepstad, y S. Schwartzman. 2000. "Rethinking Tropical Forest Conservation: Perils in Parks." *Conservation Biology* 14 (5): 1351–57.
- Shahabuddin, Ghazala, y Madhu Rao. 2010. "Do Community-Conserved Areas Effectively Conserve Biological Diversity? Global Insights and the Indian Context." *Biological Conservation* 143 (12): 2926–36.
- Sheil, Douglas, Rajindra Puri, Meilinda Wan, Imam Basuki, Miriam van Heist, Nining Liswanti, Rukmiyati, Ike Rachmatika, y Ismayadi Samsuudin. 2006. "Recognizing Local People's Priorities for Tropical Forest Biodiversity." *Ambio* 35 (1): 17–24.
- Soulé, Michael E., James A. Estes, Brian Miller, y Douglas L. Honnold. 2005. "Strongly Interacting Species: Conservation Policy, Management, and Ethics." *BioScience* 55 (2): 168.
- Soulé, Michael E., B. G. Mackey, H. F. Recher, J. E. Williams, J. C. Z. Woinarski, Don A. Driscoll, W. C. Dennison, y M. E. Jones. 2004. "The Role of Connectivity in Australian Conservation." *Pacific Conservation Biology* 10: 266–79.
- Stacey, Peter B., y Mark Taper. 1992. "Environmental Variation and the Persistence of Small Populations." *Ecological Applications* 2 (1): 18–29.
- Tscharntke, Teja, Jason M. Tylianakis, Tatyana A. Rand, Raphael K. Didham, Lenore Fahrig, Péter Batáry, Janne Bengtsson, *et al.* 2012. "Landscape Moderation of Biodiversity Patterns and Processes - Eight Hypotheses." *Biological Reviews* 87 (3): 661–85.
- West, Paige, James Igoe, y Dan Brockington. 2006. "Parks and Peoples: The Social Impact of Protected Areas." *Annual Review of Anthropology* 35 (1): 251–77.
- Wilshusen, Peter R., Steven R. Brechin, Crystal L. Fortwangler, y Patrick C. West. 2002. "Reinventing a Square Wheel: Critique of a Resurgent 'Protection Paradigm' in International Biodiversity Conservation." *Society & Natural Resources* 15 (1): 17–40.
- Woodroffe, Rosie, y Joshua R. Ginsberg. 1998. "Edge Effects and the Extinction of Populations inside Protected Areas." *Science* 280 (5372): 2126–28.
- Wright, S. Joseph, y Helene C. Muller-Landau. 2006. "The Future of Tropical Forest Species." *Biotropica* 38 (3): 287–301.
- Young, Andrew, Tim Boyle, y Tony Brown. 1996. "The Population Genetic Consequences of Habitat Fragmentation for Plants." *Trends in Ecology & Evolution* 11 (10): 413–18.