



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS
NATURALES

**Impacto diferencial de la perturbación antropogénica sobre la
presencia de mamíferos de talla mediana y grande en una selva
neotropical**

TESIS

Que presenta:

BIÓL. NURY MONZERRAT ALFARO DÍAZ

Como requisito para obtener el título de:

Maestra en Ciencias en Ecología Integrativa

Director de Tesis

Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

Morelia, Mich. Agosto del 2022



Dedicatoria

Este trabajo de grado, en primer lugar, está dedicado para el Creador de todo cuanto existió, existe y existirá. Sé que Él ha depositado en mí, una clara visión de aquellos sueños, metas y propósitos que habré de cumplir.

En segundo lugar, está dedicada con amor a mi familia, a los increíbles Padres que la vida me dio. Sin su incondicional apoyo, persistente dedicación, continúa atención y sin la constante presión, no lo habría logrado.

¡Un sueño más alcanzado, vamos por los que siguen!

Porque desde la creación del mundo las cualidades invisibles de Dios, es decir, su eterno poder y su naturaleza divina, se perciben claramente a través de lo que él creó, de modo que nadie tiene excusa.

Romanos 1:20

Agradecimientos

Al programa de Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por permitirme continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar la beca de manutención que me permitió dedicarme de tiempo completo al desarrollo de mi proyecto de investigación de posgrado.

Al Proyecto “Efectos de la deforestación de selvas sobre la biodiversidad en paisajes agroforestales tropicales (SEP-CONACyT-2016-285840), Investigador principal Miguel Martínez Ramos.

A mi Asesor de tesis: El Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, principalmente por la amistad que hemos logrado ya desde hace un tiempo, por darme la oportunidad de ser su estudiante, por la confianza y por la dedicación que me brindó durante todo este proceso, por incentivar a tomar muchos cursos y finalmente, por la motivación constante a seguir superándome. Espero que sigamos trabajando juntos por muchos años más.

A los miembros de mi comité tutorial: El Dr. Miguel Martínez Ramos, por la oportunidad de ser integrante del Proyecto Biopas, por permitirme disfrutar de las reuniones y congresos que organizo dicho Proyecto y por las recomendaciones para el artículo.

Dr. Eduardo. J. Naranjo Piñera, por su apoyo en los muestreos de campo, por compartir de su experiencia, por el apoyo con material y por los consejos para mejorar la tesis y el artículo.

Dra. Ana María Di Pierro, por compartir de su experiencia en campo y por las sugerencias.

Dr. Leonel López Toledo, por la revisión, las sugerencias y por los consejos.

Al Biól. Irwing Saldaña Ugaz principalmente por su amistad, por la enseñanza, por su apoyo en la parte metodológica y por las sugerencias para mejorar la tesis y el artículo.

Al Estudiante de Doctorado Fredy Falconi Briones por su amistad, por el apoyo en campo y por el apoyo en la elaboración del mapa de la zona de estudio.

A mis amigos de Chajúl: José María Lombera (Chema), a Rafa Lombera, Benjamín Lombera, a Don Abel Landa, los cuales fueron mis guías durante mis salidas de campo, de ellos aprendí muchas técnicas nuevas, y también disfruté de largas caminatas y agradables conversaciones. Irene y Paty Valdovinos, a su mamá la Sra. María Santibañez y a sus hijos Geraldine, Gerardo, Zaid y Sebastián. Muchas gracias por la amistad que me han brindado, por la hospitalidad, por alimentarme y sobre todo por prestarme su cocina.

A mis amigos de Playón de la Gloria: Rubén por el apoyo en campo, por las conversaciones y a su esposa Anita por compartir su mesa conmigo y por enseñarme recetas de repostería.

A mis amigos de los ejidos de Pirú: Doroteo Ríos, Cornelio, Baltazar por ser mis guías en las salidas al campo. *De Loma Bonita* (Delmar, Neri y a sus hijos), *en Flor de Marqués* (Las cocineras del Campamento Tamandúa), *en Reforma Agraria* (La familia Hernández del Hotel las Guacamayas).

A Roberto Ortiz por su amistad, su hospitalidad durante mi estancia en San Cristóbal de las Casas y la oportunidad de conocer la Estación Chajúl, el Campamento Tamandúa, el Hotel Canto de la Selva, por las vivencias y por las personas que conocí en cada uno de estos lugares.

A mis queridos y apreciados amigos de siempre y a los nuevos que hice durante este tiempo.

A mi familia:

A mi Padre Andrés Alfaro Ricaud, el cual me ha provisto de todo lo que he necesitado para poder proseguir con mis estudios, siempre agradeceré y tendré en cuenta tu apoyo papá.

A mi Madre Nora Díaz Munguía por escucharme, por tus consejos y por dejarme aconsejarte, también por los regaños, por estar cuando te necesito, mamá eres indispensable para mí.

A mi Hermano Andrés Elit y Sebastián Isaí por su cariño, por compartir tiempo conmigo, por alentarme, por soportar mis locuras y constante acoso. Chicos saben que sin importar que no estemos cerca, siempre estaremos unidos y podrán contar con mi apoyo.

Agradezco por tener a mis queridas abuelitas Lola y Martha, por el gran amor y cariño que me tienen. A mis tías Lupe y Martha por sus oraciones y por el apoyo brindado durante todo este proceso. A mis tíos Tomás por acompañarme a campo, a Pepe por el apoyo con equipo de campo, Israel por el apoyo. A mi prima Camila, espero con gusto poder cumplir tu sueño de ir juntas a la selva.

A los que físicamente no se encuentran, pero los llevamos por siempre en el pensamiento, Abuelos Adrián Díaz Salinas y Valentín Alfaro Robles, los extraña su nieta consentida.

Los amo.

¡De todo corazón, Muchas gracias!

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN GENERAL	10 - 11
GENERAL SUMMARY	12
I. INTRODUCCIÓN GENERAL	13 - 16
II. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	16 - 17
III. OBJETIVOS	18
Objetivo general	18
Objetivos específicos	18
IV. BIBLIOGRAFÍA	19 - 23
CAPÍTULO 1. Effects of forest loss on of tropical mammals with	
contrasting life-histories	24
ABSTRACT	25 - 26
INTRODUCTION	26 - 28
METHODS	29 - 32
Study site	29 - 30
Selection of landscape units	30 - 31
Camera-trapping sampling design	31
Camera-trapping database	31
Classification of focal species	31 - 32
Data analyses	32 - 33

RESULTS	34 - 36
DISCUSSION.....	37 - 41
REFERENCES	42 - 50
SUPPLEMENTARY MATERIAL	51 - 57
V. DISCUSIÓN GENERAL	58 - 60
VI. REFERENCIAS	61 - 63
VII. ANEXO FOTOGRÁFICO	64 - 78

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Zona de estudio en la Región de Marqués de Comillas, Chiapas, México.....	30
Figura 2. Regresión lineal que muestra la relación entre la riqueza de especies de mamíferos herbívoros y el porcentaje de cobertura forestal en 16 unidades de paisaje (1km ²) en la región Marqués de Comillas, Chiapas, México	35
Figura 3. Relación entre la frecuencia de registro de mamíferos clasificados como especies sensibles y los cambios en el porcentaje de cobertura A) Bosque total y B) Bosque maduro en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México.....	36

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO 1

Cuadro 1. Especies de mamíferos registradas en la región Marqués de Comillas de la Selva Lacandona en el estado de Chiapas, sur de México.	34
--	----

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Cuadro 1. Lista de mamíferos registrados en la región Marqués de Comillas en la Selva Lacandona, sur de México	51 - 52
---	---------

Cuadro 2. Clasificación de los diferentes órdenes y especies de mamíferos medianos y grandes de la Selva Lacandona	53 – 54
---	---------

Cuadro 3. Resultados de los modelos segmentados y los modelos lineales de la riqueza total de mamíferos herbívoros, omnívoros, especies sensibles y tolerantes y la cobertura forestal (Bosque total = TF, Bosque maduro = MF) en el Región Marqués de Comillas, Chiapas, México.....	54 – 55
--	---------

Figura 1s. Gráfico biplot del MFA con las puntuaciones de las dimensiones 1 y 2 con todas las especies de mamíferos medianos y grandes analizadas, agrupadas por variables cualitativas	56 – 57
--	---------

Figura 2s. Gráfico biplot del MFA con la posición de las variables factor (y sus categorías: A) y de las variables numéricas (B)	57
---	----

ANEXO FOTOGRAFICO

Figura 1. Tlacuache cuatro ojos (<i>Philander opossum</i>)	64
Figura 2. Tlacuache sureño (<i>Didelphis virginiana</i>)	65
Figura 3. Guaqueque (<i>Dasyprocta punctata</i>)	66
Figura 4. Coatí (<i>Nasua narica</i>)	67
Figura 5. Armadillo nueve bandas (<i>Dasypus novemcinctus</i>)	68
Figura 6. Tepezcuintle (<i>Cuniculus paca</i>)	69
Figura 7. Mapache (<i>Procyon lotor</i>)	70
Figura 8. Ocelote (<i>Leopardus pardalis</i>)	71
Figura 9. Pecarí de collar (<i>Dicotyles tajacu</i>)	72
Figura 10. Venado temazate (<i>Mazama temama</i>)	73
Figura 11. Venado cola blanca (<i>Odocoileus virginianus</i>)	74
Figura 12. Tapir (<i>Tapirus bairdii</i>)	75
Figura 13. Jaguar (<i>Panthera onca</i>)	76

Resumen

Los mamíferos tropicales se enfrentan a una amenaza sin precedentes debido a los impactos de la actividad humana. A pesar de que se ha realizado un esfuerzo importante para evaluar los impactos de las amenazas más comunes sobre la fauna, persisten importantes lagunas de conocimiento. Se evaluó el impacto que tiene la deforestación de los bosques sobre especies de mamíferos que contrastan en sus atributos de historia de vida (tolerantes y sensibles a la perturbación) y gremios tróficos (herbívoros y omnívoros). También se exploró la existencia de cambios en la trayectoria de la diversidad de la fauna y su frecuencia de registro en función de la deforestación. Se seleccionaron 18 unidades de paisaje (UT) de 1 km², en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México, con cobertura forestal entre 0 - 100 %. En cada UT se colocaron 5 cámaras trampa (una en el centro y 4 distribuidas en las esquinas) en temporada de seca (n= 30 días) y lluvias (n= 30 días). Además, se recopiló información sobre la dieta, potencial reproductivo, ámbito hogareño, tamaño corporal y preferencia como pieza de cacería de las especies registradas. En función de estas características se clasificaron en especies tolerantes a la perturbación y sensibles. Utilizamos distintos modelos de regresión (lineal, segmentada, no lineal y polinomial) para evaluar la respuesta (y explorar la existencia de umbrales ecológicos) de la riqueza de especies (total y separando especies herbívoras y omnívoras) y la frecuencia de registro de especies sensibles y tolerantes a la reducción de la cobertura forestal. No encontramos evidencia de umbrales en la respuesta de la fauna. Sin embargo, la riqueza de especies de herbívoros y la frecuencia de registros de las especies sensibles se redujo significativamente con la pérdida de bosque. Nuestros resultados muestran la posibilidad de predecir la susceptibilidad de los mamíferos al impacto humano basado en los rasgos de la

historia de vida. También subraya la necesidad de considerar las consecuencias ecológicas de diferentes balances entre especies "perdedoras" y "ganadoras" en paisajes antropizados.

Palabras clave: deforestación tropical, caza, conservación de mamíferos, Selva Lacandona, umbrales ecológicos.

General summary

Tropical mammals face an unprecedented threat from the impacts of human activity. Although a significant effort has been made to assess the impacts of the most common threats on fauna, important knowledge gaps persist. The impact of forest deforestation on mammalian species that contrast in their life history attributes (tolerant and sensitive to disturbance) and trophic guilds (herbivores and omnivores) was evaluated. The existence of changes in the trajectory of the diversity of the fauna and its frequency of registration as a function of deforestation was also explored. Eighteen landscape units (UT) of 1 km² were selected, in the Marqués de Comillas region, Chiapas, Mexico, with forest cover between 0 - 100%. In each UT, 5 camera traps were placed (one in the center and 4 distributed in the corners) in the dry season (n= 30 days) and rainy season (n= 30 days). In addition, information was collected on the diet, reproductive potential, home range, body size and preference as game of the recorded species. Based on these characteristics, they were classified into disturbance-tolerant and sensitive species. We use different regression models (linear, segmented, non-linear and polynomial) to evaluate the response (and explore the existence of ecological thresholds) of species richness (total and separating herbivorous and omnivorous species) and the frequency of registration of sensitive species. and tolerant to the reduction of forest cover. We found no evidence of thresholds in the response of the fauna. However, herbivore species richness and the frequency of records of sensitive species decreased significantly with forest loss. Our results show the possibility of predicting mammalian susceptibility to human impact based on life history traits. It also underlines the need to consider the ecological consequences of different balances between "loser" and "winner" species in anthropized landscapes.

Keywords: tropical deforestation, hunting, conservation of mammals, Selva Lacandona, ecological thresholds.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Uno de los principales desafíos para la conservación de la biodiversidad es mitigar los impactos negativos que muchas actividades humanas generan (Dirzo y Raven 2003). Este impacto es de tal magnitud que, científicos como Paul J. Crutzen y Eugene F. Stoermer, propusieron en el año 2000 que la época actual debería denominarse Antropoceno (Trischler 2017). Si bien se mantiene en debate si desde el punto de vista geológico formal se acepta esta denominación, la discusión que se ha generado ha contribuido a hacer más visible el grado en el que los seres humanos han transformado la naturaleza (Malhi 2017).

Un ejemplo claro de las especies que están siendo afectadas como consecuencia de las actividades humanas es el grupo de los mamíferos silvestres tropicales (Ceballos et al. 2017). Los mamíferos terrestres tropicales tienen un papel importante en la preservación de la integridad del ecosistema, especialmente en el neotrópico (Stoner et al., 2007; Terborgh et al., 2001). Desafortunadamente, las poblaciones de mamíferos que habitan los bosques tropicales se encuentran sujetas a presiones muy fuertes que ponen en riesgo su viabilidad. Estos impactos afectan a nivel local y global, haciendo al fenómeno de la defaunación (i.e., pérdida de la fauna y sus funciones ecológicas por causas humanas, Dirzo y Miranda, 1991) una de las mayores perturbaciones en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas naturales del planeta (Young et al. 2016). En el caso particular de México se conoce que se han extinguido ocho especies de mamíferos (Ceballos *et al.*, 2002), en tanto que 238 especies (40%) enfrentan problemas de conservación (Ceballos y Oliva 2005).

Entre los factores más importantes que amenazan a las poblaciones de mamíferos están la alteración de su hábitat y la cacería (Peres y Jerozolimski, 2003; Ripple et al., 2016).

De acuerdo con la Organización para la Alimentación y la Agricultura de la Naciones Unidas (FAO) el área de bosques primarios ha disminuido en 81 millones de hectáreas desde 1990, aunque la tasa de pérdida se redujo en más de la mitad en el período 2010-2020, en comparación con el decenio anterior (FAO 2021). Una importante proporción de los bosques deforestados se transforman a tierras destinadas a cultivos cuyas características contrastan fuertemente con las del hábitat original (Foley et al., 2005). A la reducción en la extensión del hábitat se agrega su fragmentación, muchas veces impulsada por la creciente presencia de caminos que, a su vez, constituyen una importante fuente de mortalidad de la fauna debido a la colisión con vehículos (Ascensão et al., 2017).

Por otra parte, la cacería puede alcanzar magnitudes sumamente altas (Benítez-López et al. 2017). Por ejemplo, en la Amazonía brasileña se ha calculado que entre 6.4 y 15.8 millones de mamíferos son extraídos cada año tan solo por la cacería de subsistencia (i.e., la que está enfocada a satisfacer las necesidades locales). Un cálculo similar, pero en este caso para la cuenca del río Congo arroja una cifra que alcanza los 579 millones de mamíferos (Fa et al., 2002). Los efectos de la pérdida de hábitat y la cacería no son independientes, ya que, la destrucción del hábitat abre el acceso a nuevas áreas para los cazadores y la cacería tiene un impacto mayor en poblaciones de mamíferos que ya han sido diezgadas por la pérdida del hábitat (Peres, 2001; Dirzo, 2001).

Se ha propuesto que el fenómeno de la defaunación es diferencial, es decir, resulta en la pérdida de las especies más sensibles (comúnmente las de mayor talla y que presentan atributos de historia de vida que los hacen más susceptibles al impacto humano, como son: el requerimiento de amplias áreas de hábitat para mantener poblaciones viables y bajas tasas reproductivas) pero permite la subsistencia de las especies más tolerantes (e.g., especies de

menor talla, altas tasas reproductivas, hábitos generalistas) (Asquith *et al.*, 1997; Mendoza y Dirzo, 2007). Este argumento se refuerza por el hecho que los mamíferos de tallas grandes son en general más apreciados como piezas de caza (Bodmer *et al.*, 1997). El estudio del impacto diferencial de la defaunación es de relevancia porque está involucrado en determinar la composición de las comunidades de mamíferos que prevalecen después del impacto humano y, además, por su impacto sobre los procesos ecológicos en los que esta fauna está involucrada (Bakker y Wilson, 2004; Galetti *et al.*, 2015; Ripple *et al.*, 2015). Dado el importante rol funcional que los mamíferos desempeñan en los ecosistemas que habitan, su abrupta extirpación puede desencadenar cascadas tróficas cuyos efectos descendentes tienen el potencial de afectar la estructura general del ecosistema (Terborgh, 1992; Dirzo, 2001).

Si bien el estudio de la deforestación tropical y sus efectos sobre la fauna ha recibido importante atención, aún existe escasa evidencia empírica que muestre cómo la respuesta diferencial de mamíferos a las perturbaciones antrópicas más comunes se vincula con sus atributos de historia de vida. Por otra parte, existen aún menos estudios que hayan explorado si es posible detectar cambios abruptos en parámetros como la riqueza de especies y la abundancia de la fauna conforme aumenta la pérdida de hábitat. Entre los pocos estudios que han abordado este tema está el de Banks-Leite *et al.* (2014), quienes encontraron que se requiere un mínimo de cerca del 30% de la cobertura original de bosque tropical para mantener la “integridad” de las comunidades de vertebrados, incluyendo a los mamíferos. En este caso la integridad está definida como la semejanza a la comunidad presente en los sitios mejor preservados de su tipo de vegetación (Banks-Leite *et al.* 2014). Esta clase de estudios son muy importantes porque pueden permitir tener un criterio sólido para evaluar la cantidad de hábitat que sería prioritario mantener en áreas con actividad humana. Si bien el estudio

referido representa un gran avance, sería riesgoso tomarlo como una guía general para todos los bosques tropicales ya que existe una amplia heterogeneidad en las características de estos bosques, así como de la fauna que los habita.

II. HIPÓTESIS

- a) Existen factores intrínsecos y extrínsecos que hacen más susceptibles a las especies de mamíferos silvestres a responder negativamente al impacto de las actividades humanas. Dentro de los intrínsecos destacan los atributos de historia de vida (e.g., ámbito hogareño, capacidad reproductiva, tamaño corporal, etc.) de la fauna. Entre los extrínsecos destaca la preferencia por parte de los cazadores.

Predicción: La riqueza de especies y frecuencia de registro de las especies de mamíferos que combinen características de historia de vida que las hacen menos capaces de reponerse al impacto humano (p.ej., ámbitos hogareños amplios y baja capacidad reproductiva) y que son cazadas, responderán de manera directamente proporcional a la reducción de selva mientras que las especies que combinan atributos de historia de vida como ámbitos hogareños reducidos y capacidad reproductiva alta con una baja preferencia por parte de los cazadores no responderán o lo harán de manera inversamente proporcional.

- b) Existen gremios tróficos de los mamíferos silvestres que incluyen especies con características (p.ej., talla corporal y calidad de su carne) que los hacen más susceptibles a ser más impactados por actividades humanas, como la cacería y que, por su dieta, son menos generalistas que especies en gremios como los omnívoros, que además tienden a ser menos preferidos por los cazadores.

Predicción: Se esperaría encontrar un mayor impacto negativo de la deforestación en la riqueza de especies de herbívoros que omnívoros, conforme avanza la pérdida de selva.

- c) Existen especies de mamíferos silvestres que pueden tener tolerancia a la perturbación de su hábitat, pero que una vez que se alcanza un cierto grado de pérdida de selva ya no son capaces de persistir.

Predicción: Se esperaría encontrar cambios marcados (i.e., umbrales ecológicos) en la trayectoria de disminución de la riqueza/frecuencia de registro de especies conforme aumenta la pérdida de selva.

- d) La presencia de bosque secundario puede amortiguar el impacto de la deforestación en los mamíferos silvestres al proporcionar fuentes de alimento o refugio.

Predicción: Se esperaría que las trayectorias de disminución de la riqueza/frecuencia de registro de especies conforme aumenta la pérdida de selva cambien si se evalúan en función de la extensión de bosque total o sólo bosque maduro.

III. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la respuesta de los mamíferos terrestres nativos de talla mediana y grande de la región de Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas, a la deforestación en términos de los cambios en su riqueza especies de herbívoros, omnívoros y la frecuencia de registro de especies clasificadas como “tolerantes” y “sensibles”.

Objetivos específicos:

1. Registrar las especies de mamíferos terrestres nativos medianos y grandes presente en sitios con distinto grado de deforestación en el área de estudio.
2. Clasificar a las especies registradas como tolerantes o sensibles a la perturbación en función de sus atributos de historia de vida y preferencia por cazadores.
3. Evaluar la relación entre deforestación y riqueza de especies de mamíferos (herbívoros y omnívoros) explorando la existencia de posibles umbrales en sus respuestas.
4. Evaluar la relación entre frecuencia de registro de especies de mamíferos agrupadas como tolerantes o sensibles a la perturbación, explorando la existencia de posibles umbrales en sus respuestas.

IV. REFERENCIAS

Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H. J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T., & Malingreau, J. P. (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297(5583), 999-1002.

- Ascensão, F., Desbiez, A. L., Medici, E. P., & Bager, A. (2017). Spatial patterns of road mortality of medium–large mammals in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Wildlife Research*, *44*(2), 135-146.
- Asquith, N. M., Wright, S. J., & Clauss, M. J. (1997). Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology*, *78*(3), 941-946.
- Bakker, J. D., & Wilson, S. D. (2004). Using ecological restoration to constrain biological invasion. *Journal of applied Ecology*, *41*(6), 1058-1064.
- Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L. R., Pearse, W. D., Bueno, A. A., Bruscagin, R. T., ... & Metzger, J. P. (2014). Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science*, *345*(6200), 1041-1045.
- Benítez-López A, Alkemade R, Schipper AM, Ingram DJ, Verweij PA, Eikelboom JAJ, Huijbregts MAJ (2017) The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, *356*:180–183.
- Bodmer, R. E., Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1997). Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals: Caza y Probabilidad de Extinción de Mamíferos Amazónicos. *Conservation Biology*, *11*(2), 460-466.
- Ceballos, G., Brown, JH., (1995) Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology* *9*: 559-568.

- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J., Medellín, R.A., (2002) Mamíferos de México. En: Ceballos, G., Simonetti, J.A., (ed.) Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales. CONABIO, UNAM. México. pp: 87-107.
- Ceballos, G., Oliva, G., (2005) Los mamíferos silvestres de México. Fondo de cultura económica. México. 986p.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J. (2012) Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 9: 21-71.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the national academy of sciences*, 114(30), E6089-E6096.
- Dirzo, R., & Miranda, A. (1991). El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16(5), 240-247.
- Dirzo, R. (2001). Tropical forests. In *Global biodiversity in a changing environment* (pp. 251-276). Springer, New York, NY.
- Dirzo, R., Mendoza, E., & Ortiz, P. (2007). Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica*, 39(3), 355-362.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *science*, 345(6195), 401-406.

- Fa, J. E., Peres, C. A., & Meeuwig, J. (2002). Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation biology*, *16*(1), 232-237.
- FAO. (2021). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 - Informe principal. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca9825es>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *science*, *309*(5734), 570-574.
- Galetti, M., & Dirzo, R. (2013). Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation*, *163*, 1-6.
- Galetti, M., Bovendorp, R. S., & Guevara, R. (2015). Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Global Ecology and Conservation*, *3*, 824-830.
- Jerzolimski, A., & Peres, C. A. (2003). Bringing home the biggest bacon: a cross-site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. *Biological Conservation*, *111*(3), 415-425.
- Kinnaird, M. F., Sanderson, E. W., O'Brien, T. G., Wibisono, H. T., & Woolmer, G. (2003). Deforestation trends in a tropical landscape and implications for endangered large mammals. *Conservation Biology*, *17*(1), 245-257.
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, *241*(4872), 1455-1460.

- Malhi, Y. (2017). The concept of the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 42, 77-104.
- Medellín, R. A. (1994). Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *conservation Biology*, 8(3), 780-799.
- Peres, C. A. (2001). Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation biology*, 15(6), 1490-1505.
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., ... & Van Valkenburgh, B. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science advances*, 1(4), e1400103.
- Ripple, W. J., Abernethy, K., Betts, M. G., Chapron, G., Dirzo, R., Galetti, M., ... & Young, H. (2016). Bushmeat hunting and extinction risk to the world's mammals. *Royal Society open science*, 3(10), 160498.
- Stoner, K. E., Vulinec, K., Wright, S. J., & Peres, C. A. (2007). Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. *Biotropica*, 39(3), 385-392.
- Terborgh, J. (1992). Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, 283-292.
- Terborgh, J., & Wright, S. J. (1994). Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology*, 75(6), 1829-1833.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., ... & Balbas, L. (2001). Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294(5548), 1923-1926.

Trischler, H. (2017). El Antropoceno, ¿un concepto geológico o cultural, o ambos? *Desacatos*, (54), 40-57.

Young HS, McCauley DJ, Galetti M, Dirzo R (2016). Patterns, causes, and consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 47:333–358.

Effects of forest loss on of tropical mammals with contrasting life-histories

Nury Alfaro-Díaz¹, Eduardo Mendoza^{1*}, Eduardo J. Naranjo², Irwing Saldaña-Ugaz³ and Miguel Martínez-Ramos⁴

^{1*}Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Av. San Juanito Itzícuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Mich., 58337, México

*eduardo.mendoza@umich.mx

²Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

³ Instituto Latinoamericano de Ciencias, Innovación y Desarrollo (ILCID), Lima, Perú.

⁴ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Morelia, Michoacán, México.

Abstract

Tropical mammals are facing an unprecedented threat due to the impact of human activity. Despite an important effort has been made to assess the impacts of anthropic threats on the fauna, important knowledge gaps persist. We evaluated forest loss's effects on mammals differing in life history attributes (tolerant vs. sensitive to disturbance) and trophic guilds (herbivores vs. omnivores), and evaluated whether the effects were linear or showed changes in their trajectories. We selected 18 landscape units (LU), 1 km² each, in the Marques de Comillas region, of the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico. These LU varied in forest cover between 0 and 100%. We set five camera traps in each LU (one in the center and four in the corners) in two seasons (dry and wet) for 30 days each (total = 60 days). We compiled information on species diet, reproductive potential, home range, body size, and preference by hunters. We classified species as “tolerant” or “sensitive” to human perturbation based on these characteristics. We applied different regression models (linear, segmented, non linear and polynomial) to assess the response (and explore the existence of thresholds) of herbivore richness, omnivore richness, and frequency of recording of sensitive and tolerant species to changes in forest cover. We did not find evidence of thresholds in the faunal response to deforestation. However, we found a negative response of herbivore species richness and the frequency of recording of sensitive species to forest loss. Our results support the feasibility of predicting mammal regional susceptibility to human impact based on life-history traits and underscore the need to consider the ecological consequences of the balance between “loser” and “winner” species in anthropized tropical landscapes.

Kew words: tropical deforestation, hunting, mammal conservation, Lacandon Forest, ecological thresholds.

Introduction

A very evident facet of the negative impact human activities are having on biodiversity is the loss of wildlife (Dirzo et al. 2014). This situation is exemplified by the average 68% decline in the abundance of more than 20,000 populations of mammals, birds, fish, reptiles, and amphibians around the world (WWF 2020). This impact on vertebrate populations is particularly intense in some areas such as the tropical subregions of the Americas, where the decline has reached as much as 94% (WWF 2020). However, not all species react similarly to anthropic disturbance. For example, a comparison of the vertebrate communities of 25 sites in the Brazilian Amazon showed that the abundance of larger species (> 5 kg) was depressed by increased levels of hunting but small and medium-sized species were not affected (Peres 2000). Also, in the Peruvian Amazon, the Collared peccary (*Dicotyles tajacu*), Black agouti (*Dasyprocta fuliginosa*), Red brocket (*Mazama temama*), and Gray brocket deer (*M. gouazoubira*) were more abundant in hunting sites than in non-hunting sites (Bodmer et al, 1997). The opposite occurred with species such as the Brown woolly monkey (*Lagothrix lagotricha*), Red-faced spider monkey (*Ateles paniscus*), and Lowland tapir (*Tapirus terrestris*; Bodmer et al. 1997). The authors of this study explained such contrasts in the response of mammal species to hunting as a consequence of differences in population growth rates and ages at first and last reproduction. It is interesting that in some instances differences in life-history traits and preference by hunters varies among mammal trophic guilds. For example, mammal herbivores include large-bodied species whose activity is closely linked to forested areas, whereas omnivores

include predominantly medium-sized species more used to exploit transformed areas (Lacher et al. 2019).

On the other hand, Peres (2001) explored the way hunting can combine with the other major driver of wildlife threat: habitat loss. He estimated that most forest fragments in the Brazilian Amazon would be too small to support viable populations of hunted mammals, with few exceptions such as large rodents (*Dasyprocta* species) and Collared peccaries. Other studies show that even small rodents and marsupials are negatively affected by forest fragmentation when they are highly forest-dependent (Palmeirim et al. 2020).

Deforestation usually involves a drastic transformation of the structure and composition of the vegetation. However, it is not infrequent that areas used for cattle pasture or crops are abandoned after some years allowing the native vegetation to regenerate (Vargas et al. 2008). The resulting secondary forests can offer an important amount of resources that can help to mitigate the impacts of habitat perturbation but, the extent to which they can be used by the fauna varies among mammal species (Chazdon 2003). Therefore, it is important to include both mature and secondary forests in the assessments of the impacts of habitat loss on the fauna.

A better understanding of the different susceptibilities of tropical mammals to the most common human disturbances is essential to prioritize species to be protected, target conservation and management actions, and inform public policies. Moreover, knowing better the species that can be more affected by human disturbance would help to identify the ecological processes more likely to be altered by anthropic disturbance (Dirzo et al. 2014).

To the quest for understanding mammal's attributes associated with their habitat disturbance and hunting, it adds the need to determine if these responses are progressive (linear) or show ecological thresholds (i.e, marked changes in the trajectory of the response). The determination of these thresholds is of relevance to, for example, defining the extent of set-aside areas to protect fauna in anthropized landscapes (Banks-Leite et al. 2014).

In this study, we assessed the response of mammal species to deforestation in one of the few strongholds left for this fauna in Mexico, which is part of the Mesoamerican biodiversity hotspot. Using a set of landscapes units (LU) in a gradient of forest cover we assessed the relationship between the percentage of forest loss and: a) herbivore and omnivore mammal species richness, and b) the recording frequency of species classified as tolerant and sensitive to human perturbation based on their life-history traits and attractiveness to hunters. Moreover, we explored if these responses were linear or exhibited ecological thresholds and if they were affected by focusing exclusively on mature forest or including secondary forests. Our expectations are: a) that herbivore species richness will decline with increasing forest loss but omnivore species not; b) recording frequency of species classified as sensitive will decline with forest loss but frequency of tolerant species not; c) the trajectory of changes in species richness/recording frequency will show marked changes in their trajectories indicating the presence of ecological thresholds and d) the negative effects of forest loss on species richness/recording frequency will be more evident when including reductions in both mature and secondary forest.

Material and Methods

Study area

We conducted this study in the region of Marques de Comillas (MC), located in the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico (Fig. 1). The average temperature is 24°C, and the mean annual precipitation in this region is 3,000 mm with a relatively dry season occurring from January to May (Martínez-Ramos et al. 2009). This region was formerly covered by tropical rainforest and flooded forest; however, due to the forest conversion to agricultural fields, the forest extent has been greatly reduced by about 70% (Zermeño-Hernández et al., 2015, Carabias et al., 2016). Currently, landscapes in the region are composed of a mixture of forest fragments, secondary forests, crops, cattle pastures, and commercial plantations such as Oil palm (*Elaeis guineensis*) (Carabias et al., 2016; Zermeño-Hernández et al., 2015, Lohbeck et al. 2022). Despite the impact suffered by this region, it still supports a very rich mammalian fauna of 116 species (Rangel-Salazar et al. 2005, Falconi and Naranjo, 2011) including some of the largest remaining populations of threatened species such as Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) and jaguar (*Panthera onca*).

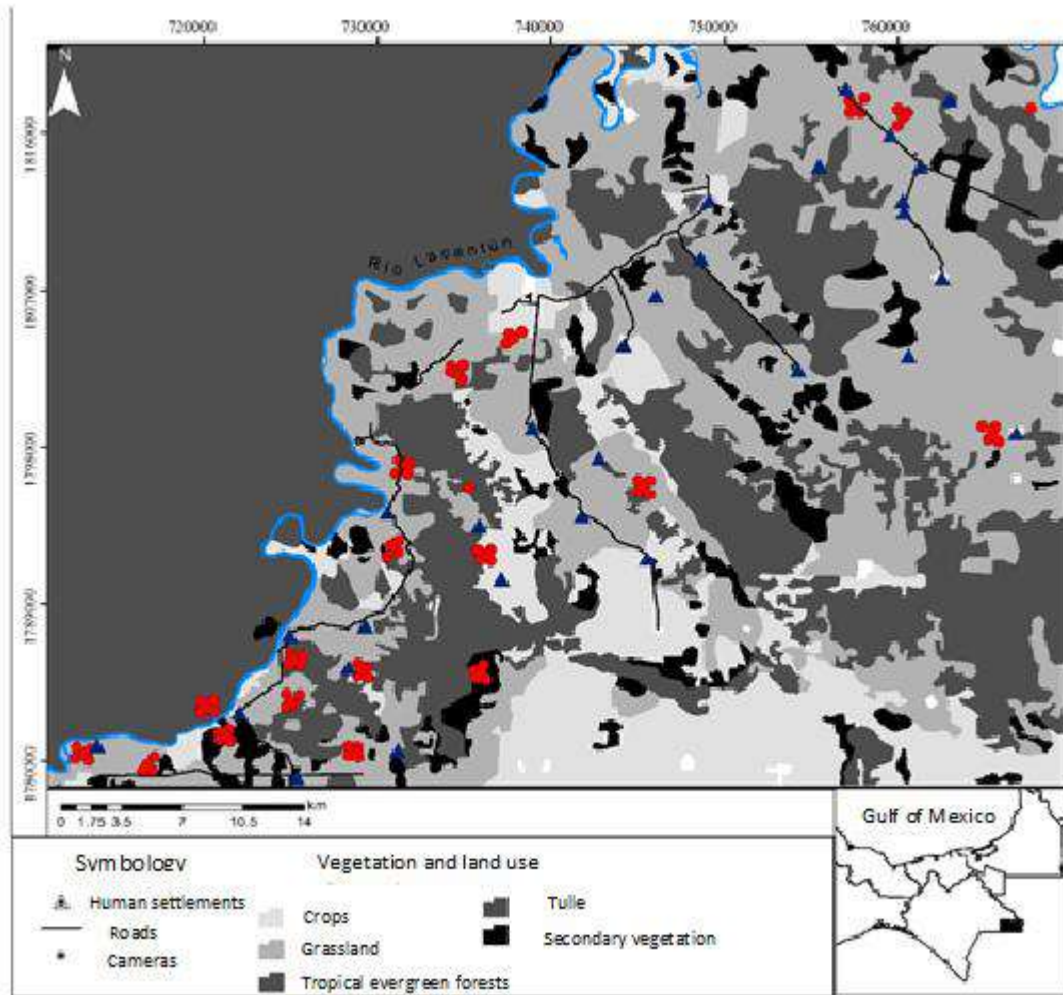


Figure 1. Location of the 18 landscape units where arrays of five camera traps (red dots) were set to record the presence of mammals in the Marques de Comillas region of the state of Chiapas, southern Mexico.

Selection of landscape units

We selected our sites to record mammalian presence based on the results of a previous study by Wies et al. (2021) in our same study area. In such a study, the percentage of forest in 20 landscape units (LU, 1 km²) was calculated based on the analysis of year's 2019 Sentinel-2 (10 m spatial resolution) satellite images and ground-truthing. The area in each

LU was classified using the following categories: mature forest, riparian forest, secondary forest, crops and cattle pasture. We selected from these 18 LU ranging in their percent of forest cover between 0 and 100.

Camera-trapping sampling design

We set five camera traps in each of the 18 LU, one in each of their corners, and one in their center (n = 90 camera traps). Mammalian surveys were conducted in the dry (April-May) and rainy (September-November) seasons of 2019. Each survey lasted 30 days. We used Bushnell Trophy (16 MP) and Wildgame (12 MP) camera traps. These cameras were set to be active 24 hours per day and to record still images with a resting period between activations of 30 s. The cameras were attached to tree stems at a height between 0.5 and 1 m above ground.

Camera-trapping database

We used the programs Digikam© and CamtrapR (Niedballa et al., 2016) to tag pictures with mammalian species identity and to organize a database with information on the time, date, and camera-trapping station in which the species were recorded. For the analyses, we grouped in 24-hour intervals all the records of the same species obtained at the same site (hereafter picture events).

Classification of focal species as sensitive or tolerant to disturbance

We compiled information on mammal traits associated with their response to human disturbance. Based in the literature we grouped species based on the number of items they generally include in their diet: 1-2 (narrow), 3-4 (medium), and >5 (wide) Likewise, we grouped species based on the size of their home range: 1 to 300 ha (small), 300 to 700 ha (medium), and > 1000 ha (large). Moreover, we multiplied the species' number of

reproductive events/year per their average litter size to get an estimate of their reproductive output. We classified species as those potentially producing 1 to 4 cubs per year (small), 5 to 9 cubs per year (medium), and > 10 cubs per year (high). Finally, we identified if mammal species have been reported as hunted or not in the study area (Supplementary Table 2). Based on this information we classified species into two groups: 1) sensitive to disturbance (i.e., those having a narrow/medium diet amplitude, large home ranges, low reproductive output, and known to be hunted); and 2) tolerant to disturbance (i.e., those with a wider diet, small/medium home range, high reproductive output and, not hunted). To assess the robustness of the classification we conducted a Multiple factorial analysis (MFA, Herrera, 2007). This analysis allows for classifying data in which associated numeric or nominal variables are measured and combines different multivariate techniques such as Principal component analysis (PCA) and Multiple correspondence analysis (MCA). Moreover, we classified species as herbivores or omnivores based on the characteristics of their diet (Supplementary Figure 1).

Data analyses

Relationship between species richness of mammals and the percentage of forest cover in the landscape units

To assess the relationship between landscape forest cover and mammal species richness (number of species recorded per landscape during the whole sampling period) we used four alternative approaches. First, we applied segmented regression models (Muggeo 2003) using packages *Segmented* (Muggeo, 2017) and *Drc* (Ritz et al., 2015) i. The segmented regression models partition response variables into different intervals and fit lines to each of them. The boundaries between these fitted lines are breakpoints that help to identify

potential ecological thresholds. We used Davies's test to assess the statistical significance of 'breakpoints' suggested by segmented regressions (Davies 2002). When we did not find evidence of thresholds, we fitted a second-order polynomial regression, and simple linear regressions. When both regressions had a significant fit we compared them based on their R^2 values and using the option "anova" of R (R Development Core Team, 2013). The explicative variables in these analyses were, alternatively, the percent cover of mature forest (MF) and total forest (TF) which was the sum of mature forest + riparian forest + secondary forest. The response variables were: a) herbivore species richness, and b) omnivore species richness. The response variables were log transformed to meet to facilitate the interpretation of changes in the slope of the adjusted regression curves (Brindis-Badillo et al, 2022). All the analyses were conducted using the program R (R Development Core Team, 2013)

Relationship between frequency of sensitive and tolerant species and forest cover in landscape

As in the previous section, we applied segmented regression models to assess the existence of ecological thresholds in the response of sensitive and tolerant mammal species to forest loss. The explanatory variables were the same as in the previous section (MF and TF). The response variables were the frequency of picture events (i.e., number of photographs of the same species recorded per landscape in 24-hour intervals) of sensitive species and of tolerant species. We standardized these variables by dividing their corresponding sampling efforts (camera trap days) and multiplying them by 100 (Maffei et al. 2002). When we did not detect evidence of thresholds, we conducted the corresponding polynomial and linear regression analysis.

Results

We accumulated a total sampling effort of 3,888 camera-trap days (dry season = 1,052 and rainy season = 2,836) during which we recorded 25 species of medium/large mammals (Supplementary Table 1). We focused our analyses on 11 species that had 12 or more recording events (Table 1).

Table 1. Mammal species recorded in the Marques de Comillas region of the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico. The category refers to species classification based on their potential sensitivity to human disturbance. Events are photographs of the same species and 18 landscapes grouped within 24-hour intervals.

Order	Species	Category	No. of events	Frequency of events
Rodentia	<i>Dasyprocta punctata</i> [#]	Sensitive	47	1.21
Rodentia	<i>Cuniculus paca</i> [#]	Sensitive	116	2.99
Cetartiodactyla	<i>Dicotyles tajacu</i> ^o	Sensitive	28	0.72
Cetartiodactyla	<i>Mazama temama</i> [#]	Sensitive	37	0.95
Cetartiodactyla	<i>Odocoileus virginianus</i> [#]	Sensitive	26	0.67
Didelphimorphia	<i>Philander opossum</i> ^o	Tolerant	55	1.41
Cingulata	<i>Dasypus novemcinctus</i> ^o	Tolerant	66	1.70
Didelphimorphia	<i>Didelphis virginiana</i> ^o	Tolerant	29	0.75
Carnívora	<i>Nasua narica</i> ^o	Tolerant	20	0.51
Carnívora	<i>Procyon lotor</i> ^o	Tolerant	48	1.23
Carnívora	<i>Leopardus pardalis</i> ^o	Tolerant	12	0.31

H = Herbivores and O = Omnivores.

Effect of forest cover on herbivore and omnivore mammal species richness

We did not find statistical support for the existence of breakpoints in the response of omnivore mammal species richness to changes in the percentage of MF or TF. Likewise, we did not detect a relationship using polynomial or linear models. Likewise, we did not find statistical support for the existence of breakpoints in the response of herbivore species richness to changes in MF or TF. However, the mammal herbivore species' richness declined linearly with the MF and TF ($P = 0.008$, $R^2 = 0.32$ and $P = 0.001$, $R^2 = 0.58$, respectively; Figures 2A and 2B). For these analyses, we excluded 2 LU's in which some cameras were stolen, reducing markedly sampling effort.

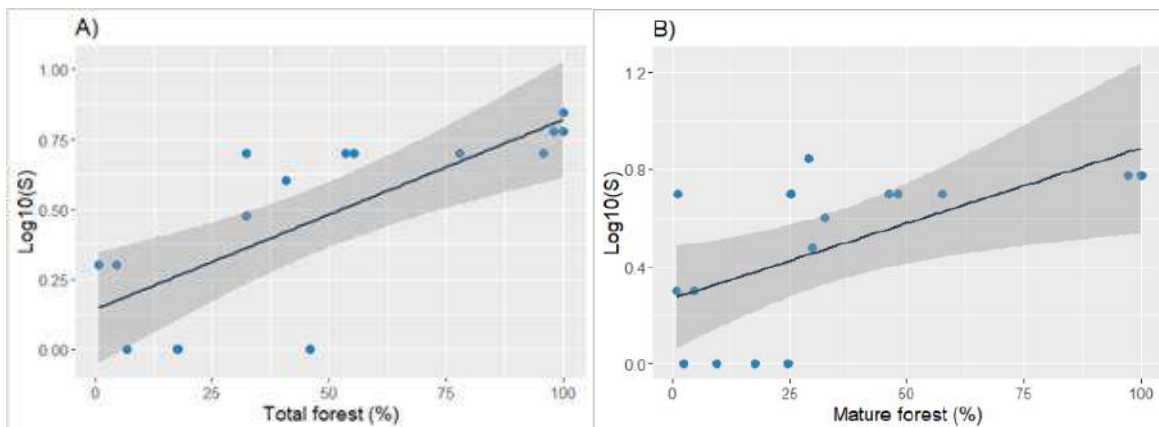


Figure 2. Linear regression showing the relationship between herbivorous mammal species richness and the percentage of A) Total forest cover ($P = 0.001$, $R^2 = 0.58$) and B) Mature forest ($P = 0.008$, $R^2 = 0.32$) in 16 landscape units (1km^2) in the Marques de Comillas region, Chiapas, Mexico. The gray area corresponds to the 95% confidence interval.

Relationship between the number of picture event of tolerant and sensitive species and forest cover loss

We did not find any evidence of breakpoints when we assessed the effect of forest cover on the frequency of events of sensitive species. However, there was a significant fit for linear models when using as the explanatory variable TF ($P = 0.003$, $R^2 = 0.3871$) and MF ($P = 0.04$, $R^2 = 0.1729$) as explanatory variables (Figure 3A and 3B). We did not find any significant relationship between the recording frequency of tolerant species and MF or TF. No significant relationship was found for any of the polynomial models.

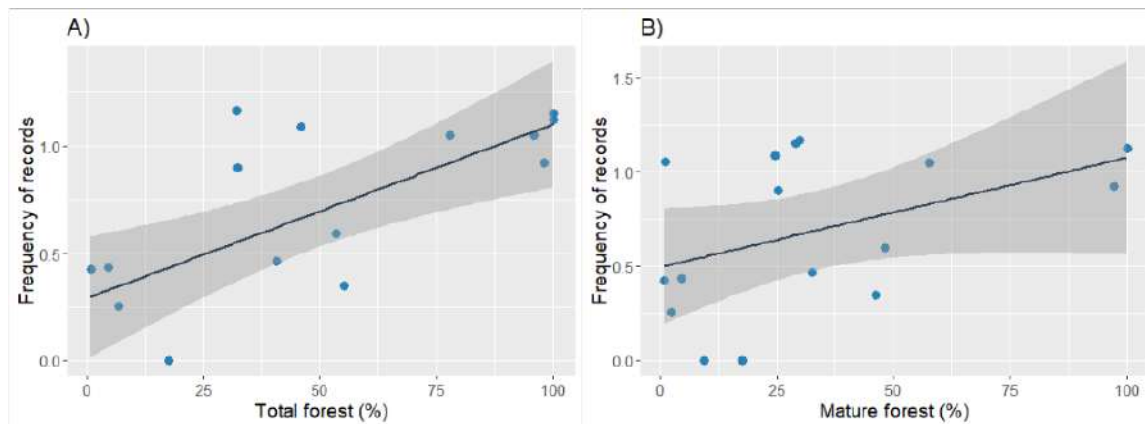


Figure 3. Linear regression showing the relationship between the frequency of records of mammals classified as sensitive, and changes in the percent of A) total forest cover ($P = 0.002$, $R^2 = 0.45$) and B) mature forest ($P = 0.09$, $R^2 = 0.12$) in the Marques de Comillas region, Chiapas, Mexico.

Discussion

We did not find evidence of a negative impact of the forest cover loss on omnivorous species richness. But, we detected a negative effect on herbivore species richness.

Moreover, we did not detect an effect of forest loss on the event frequency of species classified as tolerant. In contrast, the event frequency of species classified as sensitive clearly decreased with forest loss. Effects were stronger when considering total forest not only mature forest (R^2 values). We did not detect evidence of the existence of ecological thresholds in the response of mammals to forest loss.

Important efforts have been made to identify global predictors of faunal extinction and, whereas some of them have been found to be of relatively wide applicability (e.g., home range, body size, activity/diet patterns, population size, specialization and relative brain size), there is important variation among animal groups (Young et al. 2016). On the other hand, fewer efforts have been made to assess predictors of faunal population reduction at the local scale. Some examples exist in which local population declines of bird species have been accurately predicted based on life-history traits (see references in Young et al. 2016). However, important variation has been shown to occur among taxa and along the distribution range of species. Therefore, our results showing that life-history traits and hunting pressure help to identify groups of species more likely affected by forest loss are of relevance to advance in defining accurate predictors of the sensitivity of the fauna to human impacts at the local level.

We focused our analysis on forest loss as it is widely recognized as one of the main threats to biodiversity. In our study area, the magnitude of deforestation is highly correlated with some commonly used metrics of forest fragmentation, such as edge density and the

number of fragments (Wies et al. 2021). Moreover, forest loss can be correlated with other factors affecting native wildlife such as hunting intensity and arrival of alien species (Valladares et al, 2005, Benítez-López et al., 2017, Cedeño 2018). Whereas we were able to show that forest loss negatively affected some groups of species, it is important to identify if this effect emerged directly from the absence of forest-associated resources (e.g., food and shelter) or from factors correlated with forest loss (e.g., the frequency and intensity of human-wildlife conflicts). Most herbivore mammals can use a variety of plant-derived resources, helping them to forage in areas where native vegetation has been removed. For example, forest edges and secondary vegetation can favor an increase in the abundance of some herbaceous plants, which in turn may be used as feeding resources by herbivorous mammals (Magioli et al. 2021). Yet, it is not clear to what extent food sources occurring in transformed areas can compensate for the absence of forest-associated resources. Moreover, the search for food in areas where the forest has been transformed can result in mammals' incursions in crops, resulting in human-wildlife conflicts and an increased likelihood of killing (Serrano-Mac-Gregor et al. 2021).

Changes in abiotic factors due to forest loss can also have a negative effect on the fauna. For example, a rise in temperature in deforested areas can increase the risk of the fauna to suffer heat stress particularly in large-bodied animals with a low surface/volume ratio (Phillips and Heath 1995). Whereas deforestation brings about changes in the landscape that can have negative effects on wildlife, the most immediate threat seems to be hunting. An important hunting activity occurs in the study area, focused primarily on species such as the White-tailed deer, Red brocket deer, Nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*), paca (*Cuniculus paca*), White-nosed coati (*Nasua narica*), and Collared

peccary (Naranjo *et al.*, 2004, Naranjo, 2009, 2019, Tejeda-Cruz *et al.* 2014). There is a high potential for the above-mentioned effects of deforestation to accelerate the impoverishment of the local mammal community through synergy among them.

The resilience of some mammals to the effects of forest loss has important ecological implications, some of which have started to become very evident in recent years. For example, a study conducted in our study region found that, within the Montes Azules Biosphere Reserve, Baird's tapir was the main visitor to *Attalea butyracea* palms to consume their fruits. In contrast, outside the reserve the main visitors were White-nosed coatis (Delgado-Martínez and Mendoza 2021). Therefore, changes in the mammalian community associated with habitat disturbance seem to be affecting other trophic levels. An increase in tolerant species has also the potential to facilitate contact with domestic fauna and humans, favoring the transmission of zoonotic diseases (Raad Cisa 2019).

Despite finding a very consistent negative effect of forest loss on herbivorous mammal species richness, with even some LU not having records of their presence of mammals in this group, no ecological thresholds in such response were evident. The fact that some mammalian herbivores are able to persist in fragmented landscapes might help to make the response of the fauna, at the community level, more gradual. An increased abundance of some herbaceous plants in forest edges and secondary vegetation can enable an expansion of dietary choices by herbivores (Magioli *et al.* 2021). Moreover, source-sink dynamics could be operating to maintain the presence of some mammals in areas where hunting levels or poor habitat suitability would make it not possible otherwise (Naranjo and Bodmer 2007). Finally, there is also a chance that the lack of evidence of thresholds is related, to some extent, to the relatively small sample size used in our study. As a

comparison, Banks-Leite et al. (2014) detected thresholds in the response of mammals to forest loss using 79 landscape units, 200 ha each.

This study differs from previous ones focused on assessing human disturbance's impact on medium/large mammals in our study region. For example, Porras et al. (2016) reported no differences in mammal species richness and abundance in locations inside and outside Montes Azules Biosphere Reserve despite the strong contrast between tourism activity, logging, hunting, and anthropogenic cover between these locations. This lack of evidence of the impacts of human activity on mammals might be related to the small sample size used in such a study ($n=4$). In our study, using 18 LU allowed us to have enough landscape variation in the extent of anthropogenic cover and likely other anthropic factors associated with deforestation to detect negative impacts on our focal species.

Other studies have assessed the impact of habitat disturbance on mammals centering their analyses on focal forest patches (Garmendia et al. 2013). Using this approach, they explored the effects of patch level metrics (e.g., shape, size, and isolation) and landscape metrics (forest cover, number of forest patches, edge density, mean inter-patch isolation distance, and matrix quality) on mammal richness. In contrast, our cameras were set not only in forest patches but also throughout the different land covers occurring in the LU (patch-design approach vs. landscape-design approach) (Fletcher and Fortin 2018). An implicit assumption of the patch-design approach is that the area outside these patches is less suitable for focal species. Therefore, we believe the approach we followed can help to obtain a better idea of the extent to which mammal species are able to use transformed areas in the landscape. One potential disadvantage of our sampling approach is that we did not account for imperfect mammal detection. The use of methodological approaches aimed

at correcting for the failure to account for the unrecorded presence of species such as occupancy models has gained great support (MacKenzie et al 2006). Yet, we believe that by setting five cameras in each LU we minimized the chances of not detecting species that were actually present.

Current defaunation patterns threaten with causing a major loss of biodiversity due to their direct effects associated with the generalized loss of sensitive species. Moreover, the predominance of a set of tolerant species in anthropized landscapes is affecting several ecological processes (Young et al. 2016). A better understanding of the characteristics of “loser” and “winner” species is of prime importance to design adequate strategies to mitigate and ideally reverse some of the impacts of anthropic defaunation (Ripple et al. 2017).

Literature cited

- Álvarez, N. S., Gerritsen, P. R., & Llamas, J. C. G. (2015). Percepciones campesinas del Jaguar en diez localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán en el Occidente de México: implicaciones para su conservación. *Sociedad y Ambiente*, *1*(7), 35-54.
- Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L. R., Pearse, W. D., Bueno, A. A., Bruscagin, R. T., ... & Metzger, J. P. (2014). Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science*, *345*(6200), 1041-1045.
- Benítez-López, A., Alkemade, R., Schipper, A. M., Ingram, D. J., Verweij, P. A., Eikelboom, J. A. J., & Huijbregts, M. A. J. (2017). The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, *356*(6334), 180-183.
- Bodmer, R. E., Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1997). Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals: Caza y Probabilidad de Extinción de Mamíferos Amazónicos. *Conservation Biology*, *11*(2), 460-466.
- Bonilla-Morales MM, Rodríguez Pulido J, Murillo Pacheco R. Biología de la lapa (*Cuniculus paca* Brisson): una perspectiva para la zootecría. *Rev CES Med Zootec*. 2013; Vol 8 (1): 129-142.
- Brindis-Badillo, D. A., Arroyo-Rodríguez, V., Mendoza, E., Wies, G., & Martínez-Ramos, M. (2022). Conserving dominant trees in human-modified landscapes at the Lacandon tropical rainforest. *Biological Conservation*, *270*, 109548.

- Cabello, D. R. (2006). Reproduction of *Didelphis marsupialis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Venezuelan Andes. *Acta Theriologica* 51:427-433.
- Carabias J, et al. (2016). Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona.
- Ceballos, B. G. (1991). Avance preliminar sobre la excavación arqueológica de urgencia en la " cueva de los Murciélagos". *Antiquitas*, (2), 17-25.
- Ceballos, G. (Ed.). (2014). *Mammals of Mexico*. JHU Press. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C., México DF.
- Cedeño Olmedo, M. R. (2018). Uso del modelado de nicho ecológico para evaluar las afectaciones de la distribución potencial de especies exóticas invasoras sobre ecosistemas de Ecuador Continental, año 2018 (Bachelor 's thesis, Quevedo-UTEQ).
- Cuarón, A. D. (2000). Effects of land-cover changes on mammals in a neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology*, 14(6), 1676-1692.
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives In Plant Ecology, evolution and systematics*, 6(1-2), 51-71.
- Davies, R. B. (2002) Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative: linear model case. *Biometrika* 89:484–489.

- Delgado–Martínez, C. M., and E. Mendoza. (2022). "Human disturbance modifies the identity and interaction strength of mammals that consume *Attalea butyracea* fruit in a neotropical forest."
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B. y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345, 401–406.
- Falconi Briones, F. A., & Naranjo Piñera, E. J. (2011). Densidad y abundancia relativa de aves y mamíferos en el sector sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y comunidades adyacentes de la Selva Lacandona, Chiapas, México.
- Gallina, S. (1993). White-tailed deer and cattle diets at la Michilía, Durango. México. *Journal of Range Management* 46: 487– 492.
- García-Gil, J. G., & Lugo-Hupb, J. (1992). Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*, 51, 85.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E. J., & 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(4), 331-344.
- Herrera, J. M. (2007). El Análisis Factorial Múltiple: Un Paso más en la Superación de la Dicotomía Cualitativo-Cuantitativo. In *VI Congreso Chileno de Antropología*. Colegio de Antropólogos de Chile AG.
- Kamler, J. F., & Gipson, P. S. (2003). Space and habitat use by male and female raccoons, *Procyon lotor*, in Kansas. *The Canadian Field-Naturalist*, 117(2), 218-223.

- Lacher Jr, T. E., Davidson, A. D., Fleming, T. H., Gómez-Ruiz, E. P., McCracken, G. F., Owen-Smith, N., ... & Vander Wall, S. B. (2019). The functional roles of mammals in ecosystems. *Journal of Mammalogy*, *100*(3), 942-964.
- Leopold, S. A. (1965). Fauna Silvestre de México: Aves y Mamíferos de Caza. Primera Edición en español. *Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, DF.*
- Lees, A. C., & Peres, C. A. (2008). Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. *Animal conservation*, *11*(2), 128-137.
- Lohbeck, A., & Frenzel, A. C. (2022). Latent motivation profiles for choosing teaching as a career: How are they linked to self-concept concerning teaching subjects and emotions during teacher education training?. *British Journal of Educational Psychology*, *92*(1), 37-58.
- Lorenzo, C., Lara, L. E. C., Piñera, E. J. N., & Barragán, F. (2007). Uso y conservación de mamíferos silvestres en una comunidad de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Etnobiología*, *5*(1), 99-107.
- Maffei, L., Cuellar, E., & Noss, A. (2002). Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, *11*, 55-65.
- Magioli, M., Rios, E., Benchimol, M., Casanova, D. C., Ferreira, A. S., Rocha, J., ... & Morato, R. G. (2021). The role of protected and unprotected forest remnants for

- mammal conservation in a megadiverse Neotropical hotspot. *Biological Conservation*, 259, 109173.
- Martínez-Ceceñas, Y., Naranjo, E. J., Hénaut, Y., & Carrillo-Reyes, A. (2018). Ecología alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en áreas conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(2), 507-515.
- Martínez-Ramos, M., Anten, N. P., & Ackerly, D. D. (2009). Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology*, 97(5), 1050-1061.
- Mayer, J. J., & Brandt, P. N. (1982). Identity, distribution and natural history of the peccaries, Tayassuidae. *Mammalian Biology in South America*, 6, 85-93.
- MacKenzie D. I., Nichols J. D., Andrew Royle J., Pollock K. H., Bailey L. L. & Hines J. E. (2006). — Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species. Elsevier, Burlington, 324 p.
- Muggeo, V. M. (2003). Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in medicine*, 22(19), 3055-3071.
- Muggeo, V. M. (2017). “Interval estimation for the breakpoint in segmented regression: a smoothed score-based approach.” *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 59, 311-322.
- Naranjo, E. J., & Cruz, E. (1998). Ecología del tapir (*Tapirus bairdii*) en la reserva de la biosfera La Sepultura, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 73, 111-123.

- Naranjo, E. (2001). El tapir en México. *Biodiversitas*, 36, 9-11.
- Naranjo E. J. (2002) Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. Tesis. University of Florida. Gainesville, FL, EEUU. 160 pp.
- Naranjo, E. J., M. M. Guerra, R. E. Bodmer, and J. E. Bolaños. (2004). Subsistence hunting by three ethnic groups of the Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Ethnobiology* 24:233-253.
- Naranjo, E. J., & Bodmer, R. E. (2007). Source–sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation*, 138(3-4), 412-420.
- Naranjo, E. J. (2009). Ecology and conservation of Baird's tapir in Mexico. *Tropical Conservation Science*, 2(2), 140-158.
- Naranjo, E. J. (2019). Ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. Pp. 105-115 en: S. Gallina-Tessaro (Ed). Ecology and conservation of tropical ungulates in Latin America. Springer, Cham, Switzerland.
- Niedballa J, Sollmann R, Courtiol A, Wilting A (2016). “camtrapR: an R package for efficient camera trap data management.” *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1457–1462. doi: 10.1111/2041210X.12600,
<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/2041-210X.12600>.
- Ojasti, J., & Dallmeier, F. (2000). *Manejo de fauna silvestre neotropical* (No. QL84. 3. A1. O53 2000.). Washington, DC: Smithsonian Institution.

- Palmeirim AF, Santos-Filho M, Peres CA (2020) Marked decline in forest-dependent small mammals following habitat loss and fragmentation in an Amazonian deforestation frontier. *PLoS ONE* 15(3): e0230209.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230209>.
- Peres, C. A. (2000). Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation biology*, 14(1), 240-253.
- Peres, C. A. (2001). Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation biology*, 15(6), 1490-1505.
- Phillips, P. K., & Heath, J. E. (1995). Dependency of surface temperature regulation on body size in terrestrial mammals. *Journal of Thermal Biology*, 20(3), 281-289.
- Porras, L. P., Vazquez, L. B., Sarmiento-Aguilar, R., Douterlungne, D., & Valenzuela-Galván, D. (2016). Influence of human activities on some medium and large-sized mammals' richness and abundance in the Lacandon Rainforest. *Journal for Nature Conservation*, 34, 75-81.
- Raad Cisa, P. (2019). La importancia del vínculo entre la fauna silvestre, los ecosistemas y la salud pública, en el marco de “una sola salud” en línea] Tesis de grado. Montevideo: Udelar.FV,
- Rangel-Salazar, J. L., Enríquez, P. L., & Will, T. (2005). Diversidad de aves en Chiapas: prioridades de investigación para su conservación. *La diversidad biológica en Chiapas*, M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (eds.). Plaza y Valdés, México, DF, 265-323.

- Ritz, C., Baty, F., Streibig, J. C., Gerhard, D. (2015) Dose-Response Analysis Using R
PLOS ONE, 10(12), e0146021.
- Serrano-Mac-Gregor, I., Reyna-Hurtado, R., Molina-Rosales, D., & Naranjo-Piñera, E.
(2021). Baird's tapir: predicting patterns of crop damage surrounding the Calakmul
Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92,
923520.
- Team, R. C. (2013). R development core team. *RA Lang Environ Stat Comput*, 55, 275-
286.
- Tejeda-Cruz, C., Naranjo-Piñera, E. J., Medina-Sanson, L. M., & Guevara-Hernández, F.
(2014). Cacería de subsistencia en comunidades rurales de la selva Lacandona,
Chiapas, México. *Quehacer Científico en Chiapas*, 9(1), 59-73.
- Trippel, E. A. (1999). Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for
Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *Journal of Northwest Atlantic Fishery
Science*, 25.
- Valladares, F., Peñuelas, J., & de Luis Calabuig, E. (2005). Impactos sobre los ecosistemas
terrestres. *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio
climático*, 65-112.
- Vargas, O., Mora, F. S. F., & Capítulo, I. (2008). La restauración ecológica. Su contexto,
definiciones y dimensiones.
- Weber, M., & Galindo Leal, C. (1992). Distocia en venado cola blanca: Informe de un caso
reincidente. *Vet. Mex*, 69-71.

- Wies, G., Arzeta, S. N., & Ramos, M. M. (2021). Critical ecological thresholds for conservation of tropical rainforest in Human Modified Landscapes. *Biological Conservation*, 255, 109023.
- WWF (2020) Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.
- Young, H. S., McCauley, D. J., Galetti, M., & Dirzo, R. (2016). Patterns, causes, and consequences of anthropocene defaunation. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 47, 333-358.
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J., & Martínez-Ramos, M. (2015). Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied vegetation science*, 18(3), 443-455.

Supplementary material

Table 1s. List of mammals recorded in the Marques de Comillas region in the Lacandon Forest, southern Mexico.

Order	Species	No. picture events	Frequency of picture events (events/camera-trapping effort)	No. of landscape units in which the species was recorded.
Rodentia	<i>Cuniculus paca</i>	116	2.99	10
Cingulata	<i>Dasybus novemcinctus</i>	66	1.70	11
Didelphimorphia	<i>Philander opossum</i>	55	1.41	8
Carnivora	<i>Procyon lotor</i>	48	1.23	10
Rodentia	<i>Dasyprocta punctata</i>	47	1.21	7
Cetartiodactyla	<i>Mazama temama</i>	37	0.95	5
Didelphimorphia	<i>Didelphis virginiana</i>	29	0.75	7
Cetartiodactyla	<i>Dicotyles tajacu</i>	28	0.72	8
Cetartiodactyla	<i>Odocoileus virginianus</i>	26	0.67	8
Carnivora	<i>Nasua narica</i>	20	0.51	5
Carnivora	<i>Leopardus pardalis</i>	12	0.31	7
Carnivora	<i>Conepatus semistriatus</i>	8	0.20	6
Pilosa	<i>Tamandua mexicana</i>	6	0.15	5
Carnivora	<i>Canis latrans</i>	5	0.12	4
Perissodactyla	<i>Tapirella bairdii</i>	5	0.12	3
Carnivora	<i>Eira barbara</i>	4	0.10	4
Carnivora	<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	3	0.07	3
Cingulata	<i>Cabassous centralis</i>	3	0.07	2
Carnivora	<i>Galictis vittata</i>	2	0.05	2

Lagomorpha	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	2	0.05	2
Carnivora	<i>Puma concolor</i>	2	0.05	1
Carnivora	<i>Panthera onca</i>	1	0.02	1
Cetartiodactyla	<i>Tayassu pecari</i>	1	0.02	1
Carnivora	<i>Lontra longicaudis</i>	1	0.02	1
Carnivora	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	1	0.02	1

According to the literature, they were grouped into the following categories. For the diet category, 3 ranges were taken: restricted, medium, and wide, for the restricted diet 2 species were recorded that included 1 or 2 preferred foods in their diet (eg. Order Rodentia, seeds, and fruits, Álvarez del Toro, 1991). For the average diet, 5 species were considered that included 3 to 4 favorite foods in their diet (e.g., Orders Lagomorpha, Cingulata, Cetartiodactyla and Perissodactyla, fruits, shoots, leaves and stems, Ceballos, 1991, Weber and Galindo-Leal, 1992 and Naranjo and Cruz, 1998). And for the broad diet, 5 species were considered that included 5 or more preferred foods in their diet (e.g., Didelphimorphia, Carnivora, Cetartiodactyla, seeds, fruits, insects, invertebrates, small vertebrates and carrion, Mayer and Brandt, 1982). For the category of preferred as hunt, each of the mammal species was classified, with 7 species as preferred as game and 5 species as not hunted (Ojasti, 2000). For the classification of household area (ha), 3 ranges were obtained: wide, medium, and restricted, given the variation that exists between the species; having 4 species with a restricted home range, 4 species with a medium home range, and 4 species with a wide home range (Ceballos and Navarro, 1991). The reproductive rate classification was obtained by the number of offspring per litter multiplied by the number of litters per year, obtaining an average, having a total of 4 species with a low reproductive rate, 4 species with a medium

reproductive rate, and 4 species with a high rate. reproductive. In this way, each of the species could be classified as sensitive or tolerant given the effects of anthropogenic disturbance.

Table 2s. Classification of the different orders and species of medium and large-sized mammals of the Lacandon Forest.

Species	Favorite foods	Weight (kg)	Preferred as hunt	Home environment ha	Number of litters per year	Number of pups per litter
<i>Dasyprocta punctata</i>	Fruits and seeds	3.3	No	1.5	2	1.5
<i>Cuniculus paca</i>	Fruits and seeds	6.15	Yes	3.34	2	1
<i>Dicotyles tajacu</i>	Fruits, seeds, stems, invertebrates, and small vertebrates	20	Yes	330	2	2
<i>Mazama temama</i>	Fruits, mushrooms, leaves, stems, and flowers	38.5	Yes	298.5	1	1
<i>Odocoileus virginianus</i>	Leaves, buds, stems, and fruits	41	Yes	780	1	1.5
<i>Philander opossum</i>	Fruits, insects, invertebrates, and small vertebrates	0.4	No	20	3	5.5

<i>Dasypus novemcinctus</i>	Insects, fruit, invertebrates, small vertebrates, carrion	5	Yes	7.5	2	4
<i>Didelphis virginiana</i>	Fruits, seeds, invertebrates, small vertebrates, and carrion	1.92	No	20	2	6.5
<i>Nasua narica</i>	Fruits, insects, and small vertebrates	3.8	No	50	2	4.5
<i>Procyon lotor</i>	Seeds, fruits, invertebrates, eggs, crustaceans, fish, amphibians, reptiles, small mammals	6.2	No	52	1	4
<i>Leopardus pardalis</i>	Invertebrates, fish, amphibians, reptiles, birds, small mammals	10	No	1825	2	1.5

Table 3s. Results of the segmented regression and linear model to assess the impact of forest cover (Total forest = TF, Mature forest = MF) on total mammal, herbivorous mammals, omnivorous mammal species richness, and sensitive species and tolerant in the years 2017 and 2019 in the Marques de Comillas region, Chiapas, Mexico.

Model	Estimated breakpoint Davies	P Davies	R²	P	
TF2019 vs. Total richness	34.133	0.3787	0.06409	0.1607	
MF2019 vs. Total richness	43.856	0.5846	0.06807	0.1538	
MF2019 vs. Total herbivore richness	34.133	0.3547	0.5849	0.0001322	***
MF2019 vs. Total herbivore richness	33.167	0.5653	0.3215	0.008316	***
TF2019 vs. Total omnivore richness	23.156	0.3396	0.006087	0.309	
MF2019 vs. Total omnivore richness	11.789	0.9437	-0.06059	0.8673	
TF2019 vs. Total sensitive species	12.178	0.7196	0.3787	0.003893	**
MF2019 vs. Total sensitive species	11.789	0.9589	0.1152	0.092	
TF2019 vs. Total tolerant species	23.156	0.4488	-0.01306	0.3899	
MF2019 vs. Total tolerant species	22.478	0.9142	-0.02354	0.4465	

MFA of the descriptive variables of medium and large-sized mammals

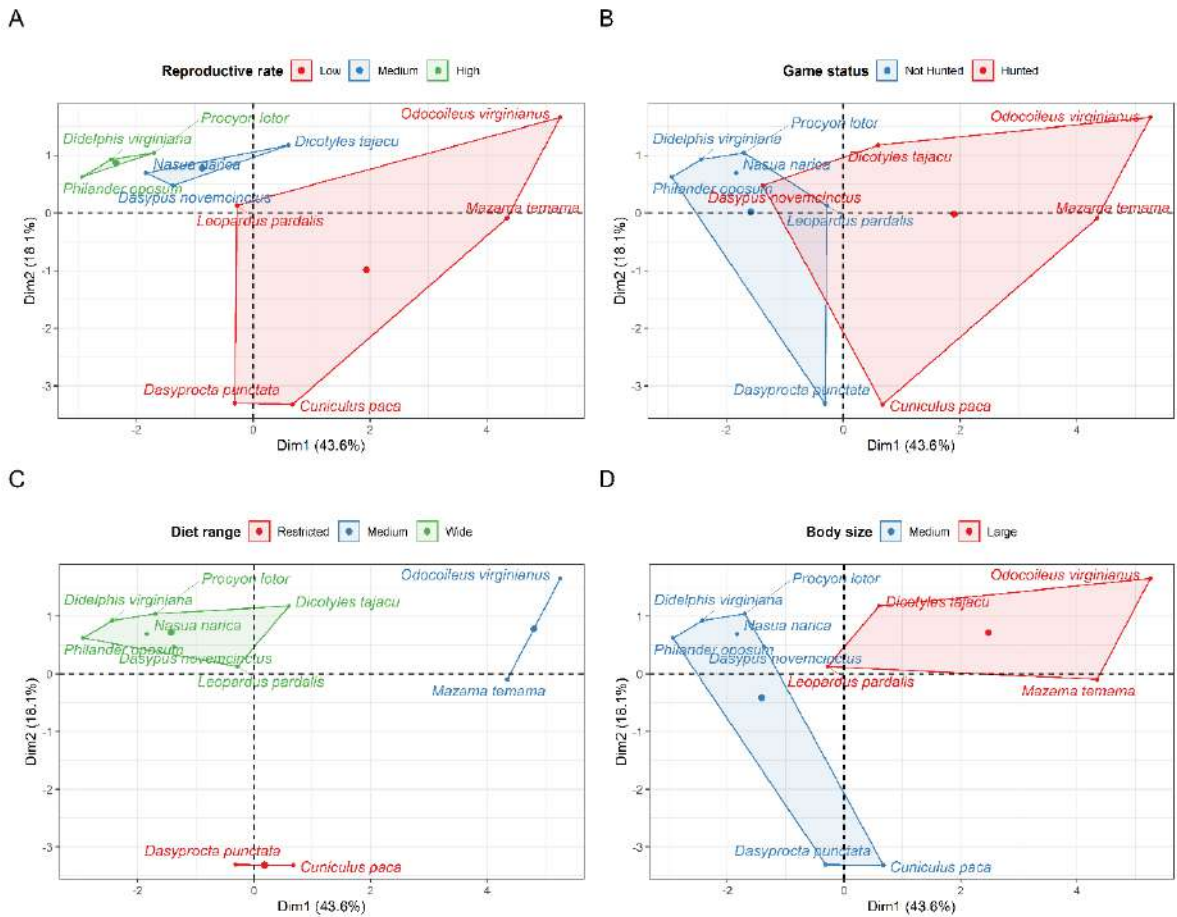


Figure 1s. Biplot graph of the MFA with the scores of dimensions 1 and 2 with all the species of medium and large-sized mammals analyzed, grouped by qualitative variables: reproductive rate (A), being preferred as game species (B), diet breadth (C), and length (D).

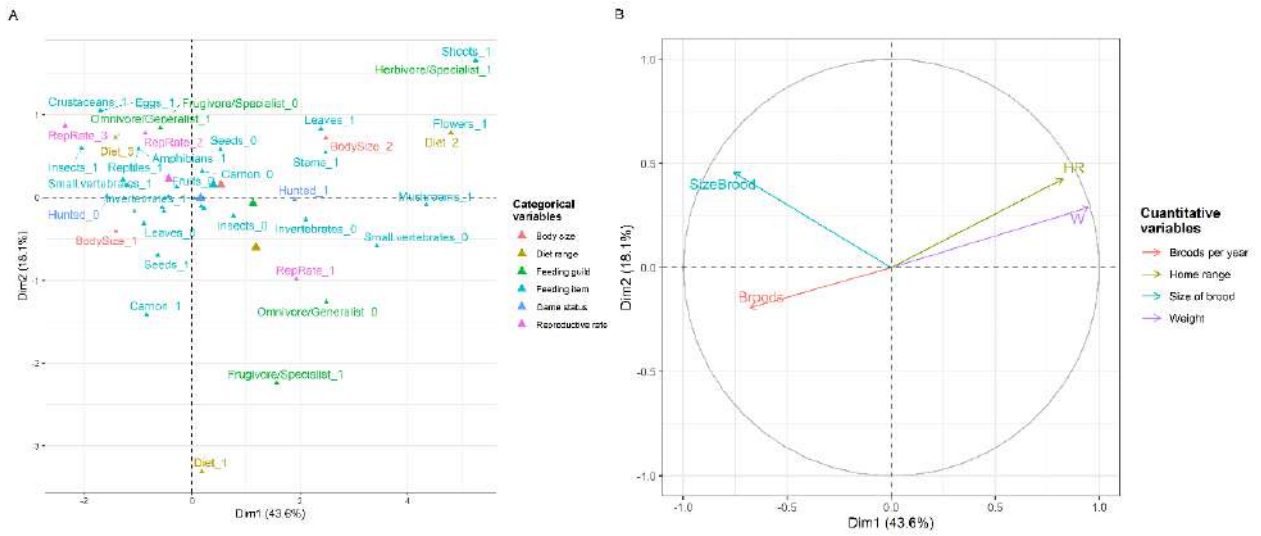


Figure 2s. It is about the position of the factor variables (and their categories: A) and of the numerical variables (B). Here you can see the contribution of each variable (and their categories as well) to the canonical X and Y axes. In addition, the individuals (points) of the G1 graph are also associated with the position of the variables in the MFA space.

Discusión general

Conforme disminuye el área de hábitat natural disponible para los mamíferos silvestres, se desencadenan una serie de factores que alteran las características de las comunidades animales y los procesos ecológicos en los que intervienen. El efecto que más ha resaltado por su inmediatez y gravedad es la pérdida de poblaciones y consecuente defaunación. Sin embargo, como lo muestra este estudio, si bien existen muchas especies afectadas de manera claramente negativa por la perturbación antrópica, hay otras más resistentes. Esta situación en donde un subconjunto de la comunidad faunística logra tolerar (e incluso resulta beneficiada) el impacto antrópico, favorece un fenómeno que se ha denominado “homogeneización biótica” (Vázquez-Reyes et al. 2017). Este fenómeno está siendo tan acelerado en los últimos años que algunos científicos han propuesto que estamos en “la era de la homogeneización” al que han denominado “Homogeoceno”. Resulta de gran relevancia el abordar las consecuencias que este proceso de homogeneización biótica puede tener para el mantenimiento de la diversidad animal en sus distintas vertientes: taxonómica, funcional y filogenética.

En este sentido, progresivamente, la atención sobre el impacto que la actividad humana tiene sobre la fauna se ha ampliado para abarcar el análisis de la consecuente alteración de los procesos ecológicos. Por ejemplo, la eliminación de poblaciones de carnívoros afecta las interacciones entre depredadores y presas (Terborgh et al. 1999; Gittleman y Gompper 2001). La depredación juega un papel importante en el control poblacional de sus presas lo que puede ayudar a mantener una mayor diversidad en las comunidades animales (Miller *et al.* 2001) y disminuir las posibilidades de zoonosis al ser las presas vectores potenciales de enfermedades (Ostfeld y Holt 2004). Por otro lado,

algunos estudios se han enfocado a analizar el fuerte impacto que la defaunación tiene sobre interacciones bióticas como la herbivoría y la frugivoría en los trópicos (Mendoza y Camargo-Sanabria 2019, Zamora et al. 2021, Delgado-Martínez y Mendoza 2022).

Por otra parte, la alteración del hábitat natural y de los recursos utilizados por la fauna silvestre favorecen el surgimiento de conflictos fauna silvestre-humanos (Le Bel et al. 2010). Estos conflictos se presentan cuando la fauna silvestre, en aras de conseguir alimento, causa la destrucción de cultivos, consumen alimentos almacenados (Goldstein 2013, Muñoz & Muñoz-Santibañez 2016), depredan el ganado (Bonacic et al. 2007) poniendo en riesgo su vida así como la de animales domésticos y humanos (Conforti y de Azevedo 2003, Treves 2003).

La región de la Selva Lacandona es una de las más importantes para el país en por la biodiversidad que alberga. Sin embargo, a lo largo de los años ha estado sujeta a un marcado proceso de deterioro que no se detiene y que pone en fuerte riesgo la viabilidad de dicha biodiversidad y de una serie de procesos ecológicos fundamentales para la vida humana, como es la regulación del ciclo hidrológico, el clima y el almacenamiento de carbono.

Es fundamental, por lo tanto, plantearse la implementación de una serie de estrategias que ayuden a frenar tal impacto e idealmente en revertirlo. Entre estas estrategias están:

1. Aumentar el apoyo y favorecer las iniciativas locales que permitan el empleo mejor remunerado en actividades que limiten la transformación o el impacto en las áreas que aún mantienen vegetación o sistemas acuáticos en buen estado.
2. Establecer mecanismos para incentivar la conservación de la vegetación y la fauna nativas.
3. Incrementar los apoyos para implementar la legislación vigente que permita evitar la invasión de áreas protegidas y la extracción de recursos de las mismas.
4. Promover el incremento de la conectividad entre los fragmentos de selva a través de actividades de restauración ecológica apoyadas por las comunidades locales.
5. Con el apoyo de la gente de las comunidades locales, mantener un programa permanente de monitoreo biológico.

Bibliografía

- Bonacic, C., Ibarra, T., Amar, M.F., Sanhueza, D., Guarda, N., Gálvez, N. & Murphy, T. (2007) Informe técnico final proyecto 'Evaluación del conflicto entre carnívoros silvestres y ganadería'. Report. Servicio Agrícola y Ganadero, Santiago, Chile.
- Carvalho, G. (2009). Especies exóticas e invasiones biológicas. *Ciencia ahora*, 23(12), 15-21.
- Conforti, V. A., & de Azevedo, F. C. C. (2003). Local perceptions of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in the Iguazu National Park area, south Brazil. *Biological conservation*, 111(2), 215-221.
- Delgado-Martínez, C. M., & Mendoza, E. (2022). Human disturbance modifies the identity and interaction strength of mammals that consume *Attalea butyracea* fruit in a neotropical forest.
- Gittleman, J. L., & Gompper, M. E. (2001). The risk of extinction--what you don't know will hurt you. *Science*, 291(5506), 997-999.
- Goldstein, T., Mena, I., Anthony, S. J., Medina, R., Robinson, P. W., Greig, D. J., ... & Boyce, W. M. (2013). Pandemic H1N1 influenza isolated from free-ranging Northern Elephant Seals in 2010 off the central California coast. *PLoS One*, 8(5), e62259.
- Lebel, L., Grothmann, T., & Siebenhüner, B. (2010). The role of social learning in adaptiveness: insights from water management. *International Environmental Agreements: Politics, Law and Economics*, 10(4), 333-353.

- Mendoza E, Camargo-Sanabria A. A. (2019). Escalas y magnitudes de los efectos de la defaunación de mamíferos tropicales sobre la diversidad biológica. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 327-346.
- Miller, C. (2001). Hybrid management: boundary organizations, science policy, and environmental governance in the climate regime. *Science, Technology, & Human Values*, 26(4), 478-500.
- Muñoz, A., & Muñoz-Santibañez, P. P. (2016). *Aspectos de liderazgo aplicados en la creación de un sistema nacional de radio en 10 ciudades de Colombia*.
- Ostfeld, R. S., & Holt, R. D. (2004). Are predators good for your health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(1), 13-20.
- Terborgh, J., Estes, J. A., Paquet, P., Ralls, K., Boyd-Heger, D., Miller, B. J., & Noss, R. F. (1999). The role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. *Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks*, 39, 44-58.
- Treves, A., & Karanth, K. U. (2003). Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation biology*, 17(6), 1491-1499.
- Vázquez-Reyes, L. D., Arizmendi, M. D. C., O. Godínez-Álvarez, H., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests. *The Condor: Ornithological Applications*, 119(2), 275-288.

Zamora-Espinoza, M., López-Acosta, J. C., & Mendoza, E. (2021). Anthropogenic perturbation modifies interactions between mammals and fruits in a tropical forest of southern Mexico. *Animal Biology*, 71(3), 311-327.

Anexos fotográficos

1. Tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*, Linnaeus 1758)

El tlacuache cuatro ojos (Fig. 1) es un mamífero neotropical que se distribuye desde el noreste de Argentina y sur de Brasil, hasta el noreste de México (Reid 1997, Castro-Arellano et al 2000). *P. opossum* pesa entre 263 y 1400 gramos y mide entre 253 y 315 mm, superado solo por los tlacuaches (*Didelphis marsupialis* y *Didelphis virginiana*). Esta especie es común en diferentes tipos de bosque (primario, y de crecimiento secundario) (Reid, 1997). Es una especie omnívora que se alimenta de invertebrados, vertebrados pequeños y frutos, dieta similar a la observada en las zarigüeyas del género *Didelphis* (Jackson, 1994).



Figura 1. A. Tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*), en el municipio Benemérito de las Américas. B. Tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*) en el ejido Flor de Marqués, el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

2. Tlacuache (*Didelphis virginiana*, Allen 1900)

El tlacuache (Fig. 2) es un marsupial de talla mediana, de cuerpo robusto con patas cortas, hocico largo y puntiagudo y orejas redondas; su cola es larga, desnuda y prensil, de color negro en la base y blanco en la punta; las hembras presentan un marsupio bien desarrollado (Zarza y Medellín, 2005; Krause y Krause, 2006). Se distribuye desde el sureste de Canadá hasta el noreste de Costa Rica. En México, se le puede encontrar en casi todo el país excepto en la península de Baja California y la meseta central, por lo que está presente en una gran variedad de hábitats desde el matorral xerófilo hasta el bosque tropical perennifolio y a elevaciones que van desde el nivel del mar en la costa hasta más 3,000 m en las montañas del centro de México (Zarza y Medellín, 2005). El periodo de gestación de esta especie es muy corto (11 a 13 días); pasado este tiempo llegan a nacer hasta 21 crías.



Figura 2. A. Tlacuache (*Didelphis virginiana*) en el ejido Flor de Marqués, en la época de lluvias. B. Tlacuache (*Didelphis virginiana*) en el ejido Zamora Pico de Oro, en la época de secas, en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

3. Guaqueque (*Dasyprocta punctata*, Gray 1842)

Los guaqueques o seretes (Fig. 3) son roedores terrestres de tamaño medio (3-6 kg), con una amplia distribución en los bosques neotropicales, desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Se les encuentra principalmente en sabanas neotropicales, este ecosistema se caracteriza por ser una llanura con vegetación abierta que usualmente se inunda en la época lluviosa y en los bosques de hoja perenne. Todas las especies de *Dasyprocta* son diurnas y se clasifican como frugívoras (Orellana, 2004 y McWilliams, 2009). Son animales terrestres, solitarios, de hábitos diurnos o crepusculares y son más activos por la mañana y en horas avanzadas de la tarde. Descansan en árboles huecos, debajo de raíces de estos o en la vegetación densa. Su dieta consiste principalmente en frutas, pequeñas cantidades de plantas y hongos. Es un importante dispersor ya que almacena semillas que en ocasiones no son recuperadas lo que permite que germinen y contribuyen a la regeneración del bosque (Estrada y Estrada, 2008).



Figura 3. A. Guaqueque (*Dasyprocta punctata*) en el ejido Boca de Chajúl. B. Guaqueque (*Dasyprocta punctata*) en la época de secas, en el ejido Loma Bonita del municipio de Ocosingo, Chiapas.

4. Coatí (*Nasua narica*, Linnaeus 1766)

El coatí o tejón (Fig. 4) es una de las siete especies de prociónidos presentes en México (Ramírez-Pulido *et al.* 2005; Ceballos y Arroyo-Cabrales 2012). Es un mamífero de talla mediana, de hábitos gregarios con manadas compuestas por hembras adultas y sus crías, mientras los machos adultos son solitarios (Valenzuela, 2005). La distribución de *N. narica* se localiza en la región Neártica y Neotropical, desde el sur de Estados Unidos de América hasta Colombia (Samudio *et al.* 2008). Se encuentra en hábitats boscosos templados y tropicales y, ocasionalmente en desiertos y sabanas (Gompper, 1995). Su alimentación es omnívora; consume principalmente frutas e insectos, y en menor cantidad vertebrados pequeños (Gompper, 1995; Valenzuela 1998). Es un importante dispersor de semillas (Russell 1982; Sáenz 1994) y forma parte de la dieta de los grandes depredadores tropicales como el puma y el jaguar (Núñez *et al.* 2000; Oliveira 2002; Weckel *et al.* 2006).



Figura 4. A. Coatí de nariz blanca (*Nasua narica*) en el ejido Boca de Chajúl (Agropecuario), época de lluvias. B. Coatí de nariz blanca (*Nasua narica*) en el municipio de Boca de Chajúl (Panteón) Marqués de Comillas, Chiapas.

5. Armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*, Linnaeus 1758)

El armadillo (Fig. 5) es un mamífero mediano encontrado en el continente americano, desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Gardner, 2008; Loughry & McDonough, 2013). Es una de las dos especies de armadillos existentes en México (Ramírez-Pulido et al., 2005), en donde se distribuye en zonas cálidas y templadas, en pastizales, matorral xerófilo y diversos tipos de bosque, y en suelos arenosos o arcillosos en donde construye madrigueras subterráneas (Ceballos & Galindo, 1984). Se alimenta preferentemente de escarabajos y hormigas, complementa su dieta con pequeños anfibios, reptiles, tubérculos, e incluso huevos de aves (Layne, 2003; Butler et al., 2004; Staller et al., 2005). Sus funciones ecológicas incluyen el ser fuente de alimento para depredadores y carroñeros, controlador de insectos plaga, proveedor de nutrientes para las plantas, bioindicador del cambio climático al expandir su distribución geográfica hacia lugares que han registrado aumento de temperatura (Moeller, 1990; Bowles, 2008).



Figura 5. **A.** Armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) en el ejido Boca de Chajúl en época de lluvia. **B.** Armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) en cuerpo de agua del ejido Loma Bonita en el municipio de Ocosingo, Chiapas.

6. Tepezcuintle (*Cuniculus paca*, Linnaeus 1766)

El tepezcuintle (Fig. 6) es uno de los roedores vivos más grandes de América Latina. El área de distribución del tepezcuintle incluye desde el sureste de San Luis Potosí, en México, hasta Paraguay, Guyana, sur de Brasil y noreste de Argentina (Woods y Kilpatrick, 2005). Principalmente, habita en bosques tropicales lluviosos, aunque se le puede encontrar en una amplia variedad de hábitats boscosos (Pérez, 1992). El tepezcuintle es una especie de hábitos solitarios, nocturnos y territoriales que utiliza cavidades como refugio ante condiciones naturales adversas y el ataque de depredadores (Ortega y Arita, 2005). Este roedor forma parte importante de la dieta base de felinos en peligro de extinción como el jaguar (*Panthera onca*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*), y también participa en la dispersión y depredación de semillas de árboles tropicales (Eisenberg y Redford, 2000).



Figura 6. A. Tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en el ejido Pirú, en la época de secas. B. Tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en cuerpo de agua en el ejido Flor de Marqués en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

7. Mapache (*Procyon lotor*, Linnaeus 1758)

El mapache (Fig. 7), es una especie con una amplia distribución y capacidad de adaptación a distintos ambientes. El mapache vive prácticamente en cualquier tipo de ambiente, siempre y cuando tenga agua cercana, de preferencia durante todo el año. En épocas de abundancia de frutos suele alejarse del agua, pero durante la temporada seca regresa a los lugares húmedos de su hábitat donde siempre obtiene comida (Leopold, 1977). Es omnívoro, ya que incluye en su alimentación mamíferos, ranas, reptiles, crustáceos, peces, insectos, frutos y semillas (Ceballos y Galindo 1984, Guerrero et al., 1995) lo que les da gran adaptabilidad a distintos tipos de hábitat (Leopold, 1977). El mapache es un carnívoro de tamaño mediano. Su masa corporal, entre 4 y 12 kg, varía dependiendo de la latitud (mayor tamaño corporal de los individuos nortños) (Meiri et al., 2004).



Figura 7. A. Mapache (*Procyon lotor*) en el ejido Belisario Domínguez en el municipio de Marqués de Comillas, época de lluvias. B. Mapache en el ejido Loma Bonita, época de lluvias, en el municipio de Ocosingo, Chiapas.

8. Ocelote (*Leopardus pardalis*, Linnaeus 1758)

El ocelote (Fig. 8) pertenece a la familia Felidae (Murray y Gardner, 1997). Tiene una longitud corporal total entre 97-1475 cm, un peso entre 11-16 kg. y por lo que se considera un mamífero mediano. Es un cazador terrestre que se alimenta principalmente de pequeños roedores, reptiles, y aves (Emmons, 1987, Tewes y Schmidly, 1987). El apareamiento puede ocurrir en cualquier temporada del año, pero en los lugares más septentrionales es más frecuente en los meses de septiembre y noviembre (Tewes, 1986). Es un cazador solitario y nocturno, presenta una gran adaptación en el uso de hábitat que va desde las selvas húmedas, zonas montañosas, hasta semidesérticas. Tiene un periodo de gestación que varía entre 70 y 80 días y la camada comúnmente consiste de una o dos crías.



Figura 8. A. Ocelote (*Leopardus pardalis*) en el ejido Boca de Chajúl (Panteón). B. Ocelote (*Leopardus pardalis*) en el ejido Zamora Pico de Oro, Chiapas, en la época de lluvias.

9. Pecarí de collar (*Dicotyles tajacu*, Linnaeus 1758)

El pecarí de collar (Fig. 9) se distribuye desde el sur de los Estados Unidos (Arizona, Nuevo México y Texas) hasta el norte de Argentina y Uruguay (Sowls, 1997). En México presenta una distribución muy amplia, ya que se puede encontrar a lo largo de localidades de todo el país con excepción de las zonas áridas de la Mesa Central y Baja California (Villa y Cervantes, 2003). Es una especie adaptable a vivir en distintos tipos de vegetación tanto tropical como templada, entre los que se incluyen: bosque tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo, pastizales, bosque de encino, bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña y diferentes tipos de vegetación secundaria (Sowls, 1997).



Figura 9. A. Pecarí de collar (*Dicotyles tajacu*) en el ejido Flor de Marqués en el municipio de Marqués de Comillas. B. Pecarí de collar en el ejido Boca de Chajúl en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

10. Venado temazate (*Mazama temama*, Kerr 1972)

El venado temazate (Fig. 10) habita en la selva tropical perennifolia, subperennifolia y en el bosque mesófilo de montaña (Lira y Naranjo, 2003), pero también se le puede llegar a encontrar en bosques secundarios y tierras de cultivo (Bodmer, 1989). Posee una preferencia por los sitios bien conservados lo que se ha propuesto es una estrategia para obtener protección de los depredadores en la vegetación densa (Gallina, 2005; Bello *et al.*, 2010). Su alimentación se basa principalmente en frutos, hojas y flores, siendo importantes dispersores de semillas. El ámbito hogareño de esta especie es menor a 1 km de diámetro. Sus principales depredadores son el jaguar y el puma (Gallina, 2005). Su distribución continental comprende desde México hasta Centroamérica (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Geist, 1998; Weber y González, 2003). Los temazates actualmente se encuentran en una situación alarmante en el sureste de México, ya que, en gran medida se desconocen aspectos básicos de su biología y ecología (Briseño-Méndez y Contreras, 2020).



Figura 10. Temazate rojo (*Mazama temama*) en la Reserva de la Biósfera Montes Azules. **B.** Venado temazate rojo (*Mazama temama*) en cuerpo de agua en el ejido Reforma en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

11. Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*, Zimmermann 1780)

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Fig. 11) es una especie de cérvido mediano, caracterizado por un cuello largo y relativamente grueso, patas largas, hocico alargado y orejas grandes. Los principales elementos que el hábitat debe proveer son: alimento, cobertura y agua (Álvarez-Cárdenas *et al.* 1999; Boyce *et al.* 2003). Esta especie se puede encontrar en una gran variedad de ecosistemas, pero prefiere áreas boscosas para refugiarse, aunque no muy densamente arboladas. Los tipos de vegetación ocupados por esta especie pueden ser: bosques templados y tropicales, pastizales templados, chaparrales, desiertos, bosque tropical caducifolio y matorral (Nowak, 1991). Por lo que, *O. virginianus* es considerado como un cérvido de gran plasticidad adaptativa, tolerante a las actividades humanas por lo que es común su presencia en áreas altamente perturbadas como zonas agrícolas y ganaderas, siempre y cuando encuentre sus requerimientos necesarios para su supervivencia.



Figura 11. Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en el ejido López Mateos en el municipio de Marqués de Comillas. **B.** Venado cola blanca en el ejido Loma bonita en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

12. Tapir o danta (*Tapirus bairdii*, Gill 1865)

El tapir (Fig. 12) es una especie que se encuentra en peligro de extinción (NOM-059- ECOL 2000) debido al efecto de las actividades humanas. La pérdida de hábitat y la cacería excesiva son frecuentemente las causas principales de su disminución poblacional. El tapir tiene una importante función ecológica como dispersor y depredador de semillas (Bodmer 1991; O’Farril et al. 2006) y es una fuente de proteína animal para pobladores en algunas comunidades rurales de México (Naranjo et al. 2004; Lira et al. 2006). El área de distribución en México del tapir o “danta”, comprendía originalmente desde el sureste de Guerrero y Veracruz, hasta la Península de Yucatán, habitando varios tipos de vegetación a través del paisaje (Reid 1997; Naranjo 2009).



Figura 12. **A.** Tapir (*Tapirus bairdii*) parte del Proyecto BIOPAS, en el ejido Playón de la Gloria en el municipio de Marqués de Comillas, época de secas. **B.** Tapir en la Reserva de Montes Azules, Chiapas, época de lluvias.

13. Jaguar (*Panthera onca*, Linnaeus 1758)

El jaguar es el felino más grande de América, y el único representante vivo del género *Panthera* encontrado en el nuevo mundo (Nowell y Jackson 1996). Los jaguares pesan entre 30 a 100 kg, son activos de día y de noche, y su periodo de actividad depende de la disponibilidad de sus presas. Los jaguares son terrestres, aunque suben bien a los árboles, y también son buenos nadadores (Wong et al. 1999). El jaguar se distribuye desde el sur de Estados Unidos (donde hay todavía algunos, cerca de la frontera con México) y a través de México y Centro América llega a Sudamérica y se extiende por la cuenca del Amazonas, hasta el río Negro en la Argentina. El jaguar es considerado una especie indicadora por su alta sensibilidad a la cacería y a cambios en la cobertura boscosa de su hábitat, en las poblaciones de sus presas y las fuentes de agua (Miller y Rabinowitz 2002).



Figura 13. Jaguar (*Panthera onca*), en la Reserva de Montes Azules, Chiapas, época de lluvias.





No se puede pasar un solo día sin tener un impacto en el mundo que nos rodea. Lo que hacemos marca la diferencia, y tenemos que decidir qué tipo de diferencia queremos hacer”.

JANE GOODALL