



Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

**Instituto de Investigaciones sobre los
Recursos Naturales**

**EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE
LA RESPUESTA AL ESTRÉS EN POBLACIONES DE
ROEDORES EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ
TESIS**

Que presenta:

Biol. Berta Paulina Cedeño Chávez

**Como requisito para obtener el título de
Maestra en Ciencias en Ecología Integrativa**

Tutor de Tesis:

Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

Co-Tutora:

Dra. Esperanza Meléndez Herrera

Morelia, Michoacán. Julio 2016





Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales



Consejo Académico
Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa
INIRENA-UMSNH

PRESENTE

Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la respuesta al estrés en poblaciones de roedores en Los Tuxtlas, Veracruz" presentado por la **Biól. Berta Paulina Cedeño Chávez**, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Maestra en Ciencias.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

ATENTAMENTE

Morelia, Michoacán, a 09 de mayo de 2016

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA

Dr. Eduardo Mendoza Ramírez
Director

Dra. Esperanza Meléndez Herrera

Dr. Juan Carlos López Acosta

AGRADECIMIENTOS

Muchas gracias a mi director de tesis el Dr. Eduardo por darme la oportunidad de realizar este proyecto, le agradezco mucho que siempre estuviera presente para ayudarme, gracias también por su paciencia y disponibilidad.

A la Dra. Esperanza, gracias por su ayuda en la parte fisiológica de mi trabajo, por estar siempre disponible para ayudarme a resolver mis dudas, y muchas gracias también por sus aportaciones a mi trabajo.

Al Dr. Juan Carlos, muchas gracias por recibirme durante mi estancia. Gracias también por su ayuda en la caracterización de la vegetación de mis sitios de estudio, le agradezco mucho también sus aportaciones a este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada para realizar los estudios de maestría. A la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y la red PRODEB de Conservación de la Biodiversidad en Ambientes Antropizados por su financiamiento.

Muchas gracias a Santos Landa por su ayuda como guía de campo, gracias por la ayuda en la selección de los fragmentos de estudio y por ayudarme con el manejo con los roedores. Muchas gracias a toda su familia que siempre estuvo al pendiente de nosotras y nos trató con mucho cariño.

A Mel, Natis, Yess, Indi, Anel y a Isa por ayudarme en campo. Y a Natis y Ruth por ayudarme con el doble ciego para el conteo de células.

Agradezco a mis padres de todo corazón, que han sido mi apoyo en todas las decisiones que he tomado, siempre les agradeceré todo lo que han hecho por mí, los amo. Gracias a toda mi hermosa familia, principalmente a mis hermanos, Adriana y Salvador y a mis sobrinos Adrián, José y Valeria. A mis padrinos, en especial a mi madrina Paty, por quererme y apoyarme siempre, gracias por estar siempre pendiente de mí. Los quiero mucho.

Gracias Rubén, has sido un gran apoyo en mi vida, y me encanta que siempre estés animándome a cumplir mis metas. Gracias por amarme, eres increíble. Te amo.

A mis amigas de la maestría, Natis, Gina, Anita y Lluvia, porque siempre nos ayudamos a lo largo de la maestría.

Y por último quiero agradecer a todas las personas que me han ayudado a lo largo de este trayecto, que me han motivado, ayudado, y que me han deseado cosas buenas en mi vida.

ÍNDICE DE CONTENIDO

I. RESUMEN GENERAL.....	8
II. ABSTRACT.....	9
III. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	10
IV. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	13
V. CAPÍTULO I. ESTRÉS EN POBLACIONES DE MAMIFEROS EXPUESTAS AL IMPACTO HUMANO	
VI. CAPÍTULO II. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre <i>Heteromys desmarestianus</i> (Rodentia: Heteromyidae) y <i>Peromyscus mexicanus</i> (Rodentia: Cricetidae) en los Tuxtlas, Veracruz	
6.1 RESUMEN.....	23
6.2 ABSTRACT.....	25
6.3 INTRODUCCIÓN.....	27
VII. MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
7.1. ESPECIES FOCALES DE ROEDORES	
7.1.1. <i>Heteromys desmarestianus</i>	30
7.1.2. <i>Peromyscus mexicanus</i>	31
7.2. ÁREA DE ESTUDIO.....	31
7.3. FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS.....	32

7.4. CARACTERIZACIÓN DE LOS FRAGMENTOS DE ESTUDIO.....	33
7.5. CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN DE LOS FRAGMENTOS DE ESTUDIO.....	34
7.6. MUESTREO DE LOS ROEDORES.....	35
7.7. TOMA Y ANÁLISIS DE MUESTRAS FISIOLÓGICAS.....	37
VIII. RESULTADOS.....	38
8.1. OFERTA POTENCIAL DE ALIMENTO A LOS ROEDORES EN FRAGMENTOS DE DISTINTO TAMAÑO.....	38
8.2. ABUNDANCIA DE <i>Heteromys desmarestianus</i> y <i>Peromyscus mexicanus</i> EN LOS FRAGMENTOS.....	40
8.3. CONDICIÓN CORPORAL Y FISIOLÓGICA DE LOS ROEDORES REGISTRADOS.....	41
IX. DISCUSIÓN.....	44
X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48
XI. DISCUSIÓN GENERAL.....	54
XII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas.....	32
Figura 2. Imagen de los seis fragmentos de estudio. “Fragmentos grandes” (Fg1, Fg2, Fg3). “Fragmentos chicos” (Fc1, Fc2, Fc3) (Imagen Quick Bird, 2014).....	33
Figura 3. Comparación de los valores del Índice de valor de importancia de las especies de plantas que son alimento potencial para <i>Heteromys desmarestianus</i> y <i>Peromyscus mexicanus</i> entre fragmentos grandes y chicos.....	38
Figura 4. Dendrograma. Relación entre la abundancia de la vegetación registrada de consumo para los roedores/ Número de roedores capturados/ Tamaño de los seis fragmentos/ Distancia de cada fragmento de estudio al fragmento cercano más grande.....	39
Figura 5. Promedio del número de las capturas de <i>H. desmarestianus</i> y <i>P. mexicanus</i> en los fragmentos grandes y chicos.....	41
Figura 6. Células sanguíneas de <i>Peromyscus mexicanus</i> . (A) Eosinófilo. (B) Neutrófilo. (C) Monocito. (D) Linfocito. (E) Linfocito. (F) Basófilo.....	42
Figura 7. Boxplot del cociente Neutrófilos/Linfocitos de <i>P. mexicanus</i> machos en Fragmento Grande 1 (57 ha) y Fragmento Grande 2 (231 ha).....	43

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los seis fragmentos de estudio.	34
---	----

I. RESUMEN GENERAL

La fragmentación y degradación de los hábitats naturales es una de las principales amenazas que enfrenta la fauna. Sin embargo, el impacto que tienen estos cambios del hábitat sobre la fisiología de los organismos aún es poco conocido. Por lo que el Capítulo I de este trabajo fue una revisión de la literatura donde se buscaron los artículos en los que se midió el estrés en poblaciones de mamíferos expuestas al impacto humano. Se contabilizaron los estudios encontrados, y de estos se calcularon las siguientes proporciones: 1) Orden de mamíferos más estudiado para evaluar niveles de estrés. 2) Región donde se realizaron los estudios. 3) Muestra colectada para la medición de glucocorticoides. 4) Efectos en los organismos (positivos, negativos o sin efecto) ante la fragmentación. En el Capítulo II se evalúa el efecto que la fragmentación del hábitat tiene sobre poblaciones de roedores de *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus* en los Tuxtlas, Veracruz, tanto en términos de abundancia de los roedores, como también en el estado fisiológico de los individuos, este último medido en el Índice de condición corporal y en el cociente N/L. El resultado de esta tesis apoya que la fragmentación de los bosques tropicales afecta no solo en términos de reducción de las poblaciones de las especies, también tiene efectos negativos en la fisiología de los individuos que quedan confinados en los fragmentos.

Palabras clave: Fragmentación del hábitat, mamíferos, *Heteromys desmarestianus*, *Peromyscus mexicanus*, estado fisiológico.

II. ABSTRACT

Fragmentation and degradation of natural habitats are one of the main threats that affect animals. Nevertheless, the impact that these changes in habitat have in the physiology of organisms is still unknown. That's why in chapter I of this project we made a review of literature researching articles that measured stress in populations of mammals exposed to human impact. We counted the founded studies and we calculated the next proportions: 1) Mammals order more studied to assess stress levels. 2) Region where studies were made. 3) Sample collected to measure glucocorticoids. 4) Effect on the organisms (positive, negative or without effect) to fragmentation. In chapter II we evaluate the effect of the fragmentation of the habitat on rodent population of *Heteromys desmarestianus* and *Peromyscus mexicanus* in Los Tuxtlas, Veracruz in terms of abundance of rodents and in physiological condition of the individuals measure in body condition index and in neutrophil/ lymphocyte ratio (N/L). Our results support that fragmentation of tropical forests affect not only in terms of population decline of species, also have negative effects in the physiology of individuals that remain confined to fragments.

Key words: habitat fragmentation, mammals, *Heteromys desmarestianus*, *Peromyscus mexicanus*, physiological condition.

III. INTRODUCCIÓN GENERAL

La causa principal de la pérdida de la biodiversidad en las selvas tropicales es la destrucción y degradación de los hábitats naturales (Dirzo & Raven, 2003). En el caso de las selvas húmedas o bosques tropicales perennifolios, se estima que su extensión ha pasado de cubrir originalmente el 12% de la superficie de la tierra a estar presente en menos del 5% (FAO, 2011). Asimismo, se calcula que tan sólo en Latinoamérica en el periodo 1990-2010 hubo una pérdida neta de 88 millones de hectáreas de bosque mayoritariamente tropical (FAO, 2012). De esta manera son pocos los paisajes tropicales en el mundo que no muestran la evidencia del impacto humano. La mayoría de los paisajes tropicales presentan una importante proporción de su área dedicada al uso agropecuario, destacándose los pastizales para ganado y los monocultivos que tienen una estructura y composición de su vegetación y especies asociadas que contrastan fuertemente con las de la selva madura (Guevara *et al.*, 2006) Entre estas áreas transformadas se mezclan fragmentos remanentes de la selva con tamaños y formas variables y con diferente grado de conservación.

La fragmentación de las selvas tiene impactos muy notorios sobre variables abióticas (p.ej., patrones de humedad y temperatura) y bióticas (p.ej., incidencia de especies invasoras) que tiene un gran potencial para afectar la diversidad biológica por lo que este fenómeno requiere de gran atención (Laurance *et al.*, 1997).

La fragmentación de hábitat tiene repercusiones a nivel poblacional, de comunidades y de procesos biológicos. A nivel poblacional la fragmentación altera los niveles de diversidad genética y reduce la abundancia de las especies dependientes de la selva aumentando su probabilidad de extinción. A nivel de la comunidad se ha documentado que la fragmentación puede provocar una reducción en la diversidad al desaparecer las especies especialistas (Arita, 1992). Asimismo, la fragmentación puede alterar procesos mediados por interacciones bióticas tales como la depredación de semillas y la polinización (Allen-Wardell *et al.*, 1998).

A pesar de la gran atención que ha atraído el estudio de los impactos ecológicos de la fragmentación del hábitat, persisten algunos aspectos muy poco explorados sobre este fenómeno que pueden tener una relevancia muy grande al momento de determinar la viabilidad de las poblaciones que quedan confinadas a los fragmentos. Unos de estos aspectos es el impacto que la fragmentación tiene sobre la fisiología de los organismos que permanecen en los fragmentos (Thomas *et al.*, 2000). Se ha propuesto que cambios en la conducta de la fauna en ambientes alterados, que se pueden manifestar por una mayor competencia por los recursos, cambios en la concentración de hormonas reproductivas, o mayor presencia de depredadores, entre otros, pueden estar relacionados con una actividad intensificada del eje adrenocortical, caracterizada en los vertebrados por la liberación de glucocorticoides (Wingfield *et al.*, 1997). Existe evidencia que indica que la liberación prolongada y continua de glucocorticoides influye negativamente en la respuesta inmunológica de los individuos afectados y los

hace más susceptibles a enfermedades (Maule *et al.*, 1996). Además, la activación prolongada del eje adrenocortical también está asociada a cambios en las concentraciones de hormonas reproductivas; estos cambios pueden tener como consecuencia alteraciones en los patrones conductuales y en las funciones fisiológicas, disminuyendo, entre otras cosas, las posibilidades de la reproducción (Pottinger, 1999).

De esta manera, existe una fuerte posibilidad de que alteraciones del hábitat como la fragmentación tengan impactos a nivel fisiológico que pueden afectar directamente el desempeño (supervivencia y reproducción) de los animales y por ende la viabilidad de sus poblaciones. Esto, sin embargo, es un tema que ha sido muy poco explorado. La presente tesis aborda este tema en el caso de poblaciones de roedores silvestres en ambientes fragmentados de la selva en el sureste de México.

IV. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Burquez A., Buchmann S., Cox, P.A., Dalton, V. & Nabhan, G.P. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 8-17.
- Arita, H.T. (1992). Introducción de especies animales exóticas, beneficios y costos. México DF. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.
- Dirzo, R. & Raven, P. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of the Environment and Resources* 28: 137-167.
- FAO. (2011). Global Forest Resources Assessment 2010. Food and Agriculture Organisation, Rome.
- FAO. (2012). Global Forest Resources Assessment 2010. Food and Agriculture Organisation, Rome.
- Guevara, S., Sánchez-Ríos, G. & Landgrave, R.R. (2006). La deforestación. En: Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra. Guevara., S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G. (Eds). Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa.
- Maule, A.G., Schrock, R., Slater, C., Fitzpatrick, M.S. & Schreck, C.B. (1996). Immune and endocrine responses of adult chinook salmon during freshwater immigration and sexual maturation. *Fish Shellfish Immunol.* 6: 221-233

- Laurance, W.F., Laurance, S. G., Ferreira, L., Rankin-de Merona, J., Gascon, C. & Lovejoy, T.E. (1997). Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments: a 22 Year Investigation. *Conservation Biology*. 16: 605-618.
- Pottinger, T.M. (1999). The impact of stress on animal reproductive activities. En: Stress physiology in animals. Balm, P.H.M. (Ed). Sheffield, England. Sheffield Academic Press Ltd. pp 130-177.
- Thomas, C.D., Baguette, M. & Lewis, O.T. (2000). Butterfly movement and conservation in patchy landscapes. In: Behaviour and conservation. Gostling, L.M., Sutherland, W.J. (Eds). Cambridge (UK): Cambridge University Press, pp 85-104.
- Wingfield, J.C., Hunt, K., Breuner, C., Dunlap, K., Fowler, G.S., Freed, L. & Lepson, J. (1997). Environmental stress, field endocrinology and conservation biology. In: Clemmons, J.R., Buchholz, R., (Eds). Behavioral approaches to conservation in the wild. Cambridge (UK): Cambridge University Press, pp 95-131.

**V. Capítulo 1. Estrés en poblaciones de
mamíferos silvestres expuestas al
impacto humano**

Estrés en poblaciones de mamíferos silvestres expuestas al impacto humano.

Cedeño Chávez, Berta Paulina^{1,2,6}; Mendoza, Eduardo^{1,2}; Meléndez Herrera, Esperanza^{1,3}; López Acosta, Juan Carlos⁴ y Rosas Pacheco, Luis Fernando⁵. 1. Instituto de Investigaciones Sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 2. Laboratorio de Análisis para la Conservación de la Biodiversidad. 3. Laboratorio de Ecofisiología. 4. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana. 5. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo [6. b.pav@hotmail.es](mailto:b.pav@hotmail.es)

Resumen

La reducción y fragmentación de los hábitats naturales como consecuencia de la deforestación puede provocar la desaparición parcial o total de poblaciones de plantas y animales. Además de ello, existen efectos negativos de la pérdida de hábitat más difíciles de detectar que pueden tener un impacto muy importante sobre la viabilidad de las poblaciones de animales silvestres; un ejemplo es el estrés crónico que sufren las especies debido a la alteración de su hábitat natural. El estrés crónico provoca una actividad intensificada del eje adrenocortical, que se refleja en una liberación de glucocorticoides, lo cual a su vez afecta la respuesta inmunológica de los animales y, por tanto, los vuelve más susceptibles a enfermedades y afecta su crecimiento y reproducción.

El objetivo de este estudio fue revisar la información del impacto que la fragmentación del hábitat tiene sobre la respuesta fisiológica en poblaciones de mamíferos silvestres. La búsqueda de literatura se realizó en diversas bases de datos especializadas en línea, donde se encontraron 16 artículos; de ahí se encontró que el 68.75% de los

estudios revisados fueron realizados en primates (n=11), 18.75% en marsupiales (n=3) y el resto, en el orden lagomorfos y probocideos, cada uno con 6.25% (n=1). De los estudios detectados, el 81.25% (n=13) se realizó en áreas tropicales (México, África, Ecuador) y 18.75% (n=3), en áreas subtropicales (Australia). Se encontró, además, que en el 75% (n=12) de los trabajos se utilizaron heces fecales para la cuantificación de glucocorticoides. En el 12% (n=2) se utilizaron muestras de sangre; un estudio utilizó pelo y otro orina (6.25%). Por último, en estos estudios también se documentó el efecto sobre la fisiología de los mamíferos que permanecen en hábitats fragmentados; en el 87.5% (n=14) hubo efectos negativos, lo cual se detectó en un mayor nivel de glucocorticoides en los organismos que habitan en fragmentos. Ningún estudio mostró que la degradación del hábitat tuviera un efecto positivo en los mamíferos, pero en el 12.5% (n=2) de los casos no se detectaron efectos por la perturbación.

Introducción

Alrededor de 1,140 de las 5,487 de especies de mamíferos conocidas están en riesgo de extinción (IUCN, 2008). La principal causa detrás de esta amenaza es la pérdida y el deterioro de sus hábitats naturales debido a las actividades humanas; este fenómeno es particularmente notorio en las regiones tropicales, donde se concentra la mayor diversidad de mamíferos y, con ellos, la mayor parte de la amenaza.

Una de las principales manifestaciones de la perturbación del hábitat tropical es la fragmentación de las selvas. Esta fragmentación tiene impactos muy notorios sobre variables abióticas, tales como humedad, temperatura y exposición a la luz y el viento; impactos que, a su vez, provocan un efecto indirecto sobre el componente biótico, por ejemplo, al incrementar

la incidencia de especies invasoras (Laurance *et al.*, 1997).

Por otro lado, la fragmentación tiene repercusiones directas en el nivel poblacional de comunidades y de procesos biológicos. A nivel poblacional, altera los niveles de diversidad genética y reduce la abundancia de las especies dependientes del hábitat conservado, lo que aumenta su probabilidad de extirpación; a nivel de la comunidad, se ha documentado que la fragmentación puede provocar reducciones de la diversidad al desaparecer especies especialistas (Arita, 1992). Finalmente, la fragmentación altera procesos biológicos mediados por interacciones bióticas como la depredación, la dispersión de semillas y la polinización (Allen-Wardell *et al.*, 1998).

A pesar de la gran atención que ha atraído el estudio sobre los impactos ecológicos en la fragmentación del hábitat, aún persisten algunos aspectos muy poco explorados que, sin embargo, pueden tener una gran relevancia sobre la viabilidad de las poblaciones que quedan confinadas en los fragmentos. Uno de ellos es el impacto que tiene el estrés sobre la fisiología de los organismos en selvas fragmentadas (Thomas *et al.*, 2000).

Se ha propuesto que los cambios a los que está sujeta la fauna en ambientes alterados (mayor competencia por los recursos, mayor presencia de depredadores e infestación por parásitos, entre otros) pueden provocar una actividad intensificada del eje adrenocortical, que se caracteriza en los vertebrados por la liberación de glucocorticoides (Wingfield *et al.*, 1997). La activación prolongada del eje adrenocortical está asociada a cambios en las concentraciones de hormonas reproductivas y puede dañar diversas funciones fisiológicas, lo cual perjudica el sistema

inmunológico y disminuye las posibilidades de reproducción de los individuos (Pottinger, 1999).

De esta manera, existe una alta posibilidad de que las alteraciones del hábitat, como la fragmentación, sean una fuente de estrés que afecte directamente el desempeño (supervivencia y reproducción) de los animales y, por ende, la viabilidad de sus poblaciones. Estos efectos, sin embargo, son menos evidentes que los cambios en abundancia o diversidad de especies, razón por la cual son más difíciles de cuantificar.

Desarrollo del tema

El estrés es un estado de homeostasis amenazada provocado por la exposición a diferentes estímulos externos o internos (estresores) que el individuo percibe como potencialmente dañinos. Frente a la amenaza, el organismo desencadena un amplio repertorio de mecanismos fisiológicos involucrados en el mantenimiento y restablecimiento de la homeostasis (Chrousos y Gold, 1992).

Ante un estresor agudo (de duración transitoria y mediana intensidad), se presentan respuestas temporales que maximizan las posibilidades de que el organismo contienda con el estresor y sobreviva (p.ej., aumentando el estado de alerta y mejorando la atención para que el individuo se centre en la amenaza percibida). Estas respuestas provocan un mayor aporte sanguíneo al cerebro, el corazón y los músculos; sin embargo, cuando los estresores aumentan su magnitud o frecuencia y rebasan los umbrales de respuesta del individuo, las reacciones fisiológicas pueden tener consecuencias potencialmente dañinas (McEwen, 1998). Este tipo de estresores se conocen como crónicos y pueden afectar un gran número de funciones fisiológicas esenciales, como el metabolismo, el crecimiento, la reproducción y la

inmuno-competencia (Boonstra *et al.*, 1998; Blas *et al.*, 2007).

Existen dos respuestas fisiológicas principales a los estresores. La primera involucra la activación del eje simpático-adreno-medular (SAM), que estimula la liberación de catecolaminas (adrenalina y noradrenalina). Esta respuesta es inmediata y transitoria, y tiene como objetivo preparar al cuerpo para el esfuerzo físico mediante el incremento de los niveles de glucosa y de ácidos grasos (Sánchez, 2008).

La segunda respuesta fisiológica involucra la activación secuencial del núcleo hipotalámico paraventricular (PVN), la glándula pituitaria anterior y la corteza adrenal, que en su conjunto constituyen el eje hipotalámico-pituitario-adrenal (HPA). Ante un estímulo percibido como amenaza, el hipotálamo secreta la hormona liberadora de corticotropina (CRH) en el sistema porta-hipofisario que conecta al hipotálamo con la hipófisis. La CRH en la hipófisis estimula la producción de adrenocorticotropina (ACTH), la cual se libera en el torrente sanguíneo y estimula la corteza suprarrenal para secretar glucocorticoides.

Niveles altos de glucocorticoides en la sangre generan una retroalimentación negativa a nivel del hipotálamo y disminuyen su activación. Sin embargo, cuando la retroalimentación negativa es débil y no disminuye la liberación de glucocorticoides, éstos pueden tener efectos negativos y dañar funciones fisiológicas de los organismos (**figura 1**) (Wingfield y Sapolsky, 2003).

Si bien en el laboratorio es relativamente sencillo medir el estrés en los animales, en el caso de los organismos en vida silvestre, se requiere de métodos indirectos. De esta manera, la forma más común de medir estrés en animales de vida libre

es a través de la obtención de muestras de sangre, heces, orina, saliva, pelo, piel, plumas.

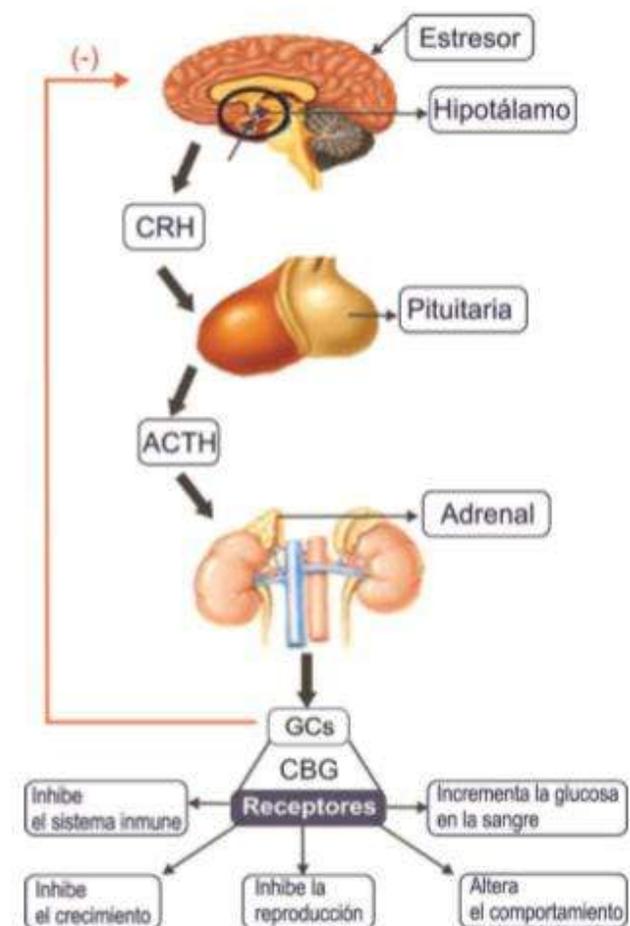


Figura 1. Ruta de activación del eje hipotalámico-pituitaria-adrenal (HPA) desde que es percibido el estresor y hasta la activación de la retroalimentación negativa que ejercen los glucocorticoides (GC) en el hipotálamo (flecha naranja). Cuando el estresor es crónico y la retroalimentación negativa es débil, puede ocurrir: inhibición de la reproducción y de la respuesta inmunológica, alteraciones del comportamiento, incremento en el metabolismo (flechas azules). CRH, hormona liberadora de corticotropina; ACTH, hormona adrenocorticotrópica (modificado de Romero, 2004).

A través del procesamiento de muestras de sangre se puede conocer el estado de salud en el que se encuentra el animal, ya que permite estimar la disponibilidad de recursos energéticos a través de mediciones de glucosa y del perfil de leucocitos. Sin embargo, una desventaja con estas técnicas es que, por su parte, su obtención puede implicar la

generación de estrés, lo que dificulta la obtención de mediciones basales precisas. Por otra parte, la medición de glucocorticoides a partir de heces fecales se puede ver afectada por el ambiente, el tiempo que se lleve coleccionar las muestras y la degradación causada por bacterias que empiezan a actuar después de la defecación. Una desventaja de estas pruebas (así como las de saliva, pelo, piel y plumas), en comparación con las obtenidas a partir de la sangre, es que proporcionan información fisiológica limitada (Sheriff *et al.*, 2011) y requieren de ser validadas en cada especie antes de ser utilizadas.

Dada la relevancia del tema y los desafíos metodológicos involucrados en su estudio resulta relevante revisar en qué medida se ha abordado el estudio del impacto de la fragmentación del hábitat sobre las poblaciones de mamíferos silvestres a nivel de estrés.

Métodos

Se realizó una búsqueda de literatura mediante el uso de las siguientes bases de datos especializadas en línea: Wiley Online Libery, BioOne, Google académico, Springerlink, RSCjournals, ScienceDirect, KARGER y PubMed; en esta búsqueda se utilizaron combinaciones de las siguientes palabras clave: fragmentación (fragmentation), estrés (stress), mamíferos (mammals). Además, se revisó la literatura citada de los artículos recopilados con el fin de identificar estudios adicionales que pudieran ser agregados a las bases de datos.

Con base en los artículos encontrados se analizaron los siguientes aspectos: 1) representación de diferentes grupos de mamíferos en los estudios realizados; 2) proporción de estudios realizados en regiones tropicales; 3) proporción de diferentes métodos de colecta para la medición de estrés, y 4) efecto documentado de

la fragmentación en los niveles de estrés de los mamíferos estudiados.

Resultados

Se encontró un total de 16 estudios en los que se evaluó el efecto que tiene la fragmentación del hábitat sobre los niveles de estrés en mamíferos silvestres. El orden de los primates fue el más estudiado (68.75%), seguido por el de los marsupiales (18.75%) y por último, lagomorfos y probocideos (6.25% cada uno) (figura 2).



Figura 2. Grupos de mamíferos cuyos niveles de estrés en hábitats fragmentados han sido medidos.

De los estudios detectados, 81.25% se realizaron en áreas tropicales (México, África, Ecuador, Colombia), mientras que 18.75% se realizaron en regiones subtropicales (Australia) (figura 3).

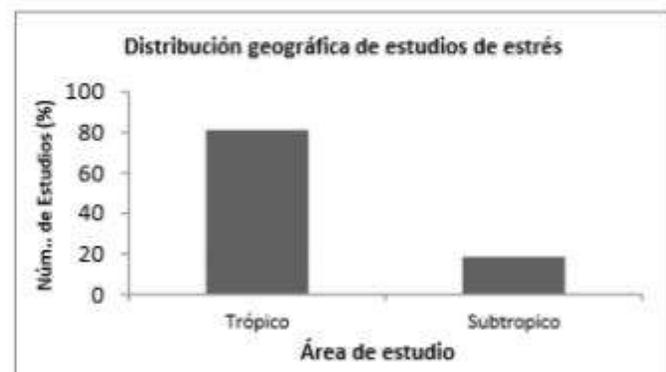


Figura 3. Proporción de estudios realizados en áreas tropicales y no tropicales.

El 75% de los estudios utilizó heces fecales para medir el estrés a través de la cuantificación de glucocorticoides. En el 12.5% de ellos se utilizaron muestras sanguíneas, en un solo estudio se utilizaron muestras de pelo, y otro, muestras de orina (6.25%) (figura 4).



Figura 4. Tipo de muestras utilizadas para medir estrés en mamíferos silvestres.

En el 87.5% de los estudios se encontró evidencia de efectos negativos del estrés, lo que se reflejó en un mayor nivel de glucocorticoides en los individuos presentes en los fragmentos, en comparación con los pertenecientes a ambientes más conservados. En ningún estudio se encontró que la degradación del hábitat tuviera un efecto positivo en los mamíferos, pero en el 12.5% de los casos no se detectó efecto debido a la perturbación (figura 5).



Figura 5. Frecuencia de distintos efectos fisiológicos provocados por la fragmentación del hábitat en mamíferos silvestres.

Conclusión

Contrario a lo que se esperaría, dada la relevancia del tema, se encontró un número muy reducido de estudios en los que se ha analizado el efecto de la fragmentación del hábitat sobre los niveles de estrés en poblaciones de mamíferos silvestres. Esto puede deberse a la dificultad para hacer las mediciones requeridas en campo en animales silvestres.

A pesar del reducido número de estudios, la evidencia apunta a que la fragmentación tiene efectos negativos en los individuos. Sin embargo, se requieren más estudios para corroborar esta tendencia y es muy importante que se empleen técnicas estandarizadas y validadas.

Por otra parte, resulta fundamental integrar una perspectiva ecológica más amplia, a fin de tener una visión más completa de los impactos a largo plazo que provoca el deterioro del hábitat sobre las poblaciones de mamíferos silvestres. Esta integración de aspectos ecológicos y fisiológicos en el estudio del impacto de la perturbación humana es una línea importante de investigación que requiere de una mayor atención.

Referencias bibliográficas

- Aguilar-Melo, A.R.; Andresen, E.; Cristóbal-Azkarate, C.; Arroyo-Rodríguez, V.; Chavira, R.; Schondube, J.; Serio-Silva, J.C.; Cuarón, A.D. 2013. Behavioral and physiological responses to subgroup size and number of people in howler monkeys inhabiting a forest fragment used for nature-based tourism. *American Journal of Primatology*.
- Allen-Wardell, G.; Bernhardt, P.; Burquez, A.; Buchmann, S.; Cox, P.A.; Dalton V. y Nabhan, G.P. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*. 12, 8-17.
- Arita, H.T. 1992. Introducción de especies animales exóticas, beneficios y costos. México, DF. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.
- Balestri, M.; Barresi, M.; Campera, M.; Serra, V.; Ramanamanjato, J.V.; Heistermann, M.; Donati, G. 2014. Habitat degradation and seasonality affect physiological stress levels of eulemur collaris in littoral forest fragments. *PLoS ONE*. 9(9): e107698.

- Barelli, C.; Rovero, F.; Hodges, K.; Araldi, A.; Heistermann, M. 2015. Source. Physiological stress levels in the endemic and endangered *udzungwa* red colobus vary with elevation. *African Zoology*. 50(1):23-30.
- Blas, J.; Bortolotti, G.R.; Tella, J.L.; Marchant, T.A., 2007. Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proc Natl AcadSci*. USA 104, 8880-8884.
- Boonstra, R.; Hik, D.; Singleton, G.R.; Tinnikov, A. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecol. Monogr*. 79, 317-394.
- Brearley, G.; McAlpine, C.; Bell, S.; Bradley, S. 2012. Influence of urban edges on stress in an arboreal mammal: a case study of squirrel gliders in southeast Queensland, Australia. *Landscape Ecol*. 27,1407-1419.
- Chapman, C.A.; Wasseman, M.D.; Gillespie, T.R.; Speirs, M.L.; Lawes, M.J.; Sai, T.L.; Ziegler, T.E. 2006. Do food availability, parasitism, and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? *American Journal of Physical Anthropology* 131:525-534.
- Chrousos, G.; Gold, P.; 1992. The concepts of stress and stress system disorders. Overview of physical and behavioral homeostasis. *JAMA*. 267,1244-1252.
- Espinosa, A.E. 2014. Evaluación del nivel de estrés en leoncillos (*Callithrix pygmaea*) mediante la medición de cortisol en heces. Universidad San Francisco De Quito: Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales.
- Gobush, K.S.; Mutayoba, B.M.; Wasser, S.K. 2008. Long-term impacts of poaching on relatedness, stress physiology, and reproductive output of adult female African elephants. *Conservation Biology* 22, 1590-1599.
- IUCN (www.iucnredlist.org, 2008).
- Jaimez, R.G.; Bnbiescas, G.P.; Aronsen, S.A.; Anestis, D.P.; Watts, D.P. 2012. Urinary cortisol levels of gray-cheeked mangabeys are higher in disturbed compared to undisturbed forest areas in Kibale National Park, Uganda N.A. *Animal Conservation*. Print ISSN 1367-9430.
- Johnstone, C.P.; Lill, A.; Reina, R.D. 2011. Response of the agile antechinus to habitat edge, configuration and condition in fragmented forest. *PLoS ONE*. 6(11):e27158. doi:10.1371/journal.pone.0027158.
- Johnstone, C.P.; Lill, A.; Reina, R.D. 2014. Habitat loss, fragmentation and degradation effects on small mammals: analysis with conditional inference tree statistical modelling. *Biological Conservation*. 176, 80-98.
- Laurance, W.F.; Laurance, S.G.; Ferreira, L.; Rankin-de Merona, J.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. 1997. Biomass collapse in amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*. 16, 605-618.
- Martínez-Mota, R.; Valdespino, C.; Sánchez-Ramos, M.A.; Serio-Silva, J.C. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation*. 10, 374-379.
- McEwen, B.S. 1998. Stress, adaptation, and disease. Allostasis and allostatic load. *Ann N Y AcadSci*. 840, 33-44.
- Pottinger, T.M. 1999. The impact of stress on animal reproductive activities. En: Balm, P.H.M. (eds.). *Stress physiology in animals*. Sheffield, England. *Sheffield Academic Press Ltd*. 130-177.
- Rangel-Negrin Alfaro, A.J.L.; Valdez, R.A.; Romano, M.C.; Serio-Silva, J.C. 2014. Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captive populations. *Animal Conservation*. Print ISSN 1367-9430.
- Rimbach, R.; Link, A.; Montes-Rojas, A.; Di Fiore, A.; Heistermann, M.A.; Heymann, E.W. 2014. Behavioral and physiological responses to fruit availability of spider monkeys ranging in a small forest fragment. *American Journal of Primatology*. 76:1049-1061.
- Rizo-Aguilar, A.; Guerrero, J.A.; Montoya-Lara, M.P.; Valdespino, C. 2014. Physiological stress in volcano rabbit *Romerolagus diazi* populations inhabiting contrasting zones at the Corredor Biológico Chichinautzin. *Mammalian Biology*. 79, 357-361.
- Romero, L.M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 249-255.
- Sánchez, P.T.; Sirera, R.; Peiró, G.; Palmero, F. 2008. Estrés, depresión, inflamación y dolor. *REME*. 28.
- Sheriff, M.J.; Dantzer, B.; Delehanty, B.; Palme, R.; Boonstra, R. 2011. Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoid. *Oecologia*. 166, 869-887.
- Thomas, C.D.; Baguette, M.; Lewis, O.T.; 2000. Butterfly movement and conservation in patchy landscapes. In: Gotling, L.M.; Sutherland, W.J. (eds.). *Behaviour and conservation*. Cambridge, UK. *Cambridge University Press*. 85-104.
- Vegas, C. 2008. Efectos de la transformación del hábitat en la conducta y niveles de estrés de *Alouatta palliata mexicana*. Universidad de Barcelona.
- Wingfield, J.C.; Hunt, K.; Breuner, C.; Dunlap, K.; Fowler, G.S.; Freed, L.; Lepson, J. 1997. Environmental stress, field endocrinology, and conservation biology. In: Ciemmons, J.R.; Buchholz, R. (eds.). *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge UK: *Cambridge University Press*. 95-131.
- Wingfield, J.C.; Sapolsky, R.M. 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how. *J Neuroendocrinology*. 15, 711-724.

**VI. Capítulo 2. Efecto de la fragmentación
del hábitat sobre *Heteromys
desmarestianus* (*Rodentia:*
Heteromyidae) y *Peromyscus mexicanus*
(*Rodentia: Cricetidae*) en los Tuxtlas,
Veracruz**

6.1. RESUMEN

En este trabajo se evaluó el impacto de la fragmentación de la selva sobre las poblaciones de dos especies de roedores: *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*. En particular se analizó: 1) La abundancia de estas especies en fragmentos grandes y chicos; 2) La disponibilidad de alimento potencial (frutos y semillas) en fragmentos grandes y chicos; 3) El efecto del tamaño de los fragmentos sobre la fisiología de los roedores. Se seleccionaron seis fragmentos de selva en la región de los Tuxtlas, Veracruz, tres grandes (57-231 ha) y tres chicos (2-5.2 ha). En cada fragmento se colocaron 50 trampas Sherman durante tres muestreos (de tres a cinco días) que se realizaron entre mayo y octubre del 2015. Además, se aplicó el método de Gentry en los fragmentos para caracterizar la vegetación arbórea y calcular el índice de valor de importancia (IVI) de las especies que constituyen alimento potencial para los roedores. Finalmente, se tomaron muestras de sangre de los individuos para evaluar el cociente neutrófilos/linfocitos (cociente N/L), utilizado como indicador de alteraciones fisiológicas. Se capturaron 61 roedores (15 *H. desmarestianus* y 46 *P. mexicanus*). Si bien el número de individuos capturados de ambas especies registrados en los fragmentos chicos fue menor (n=5) que en los fragmentos grandes (n=56), no hubo diferencias significativas (V=3, P=0.5). Asimismo, no se encontraron diferencias significativas en el promedio del IVI, aunque cuando se utilizaron solamente las especies de plantas que están reportadas como consumidas por los roedores fue posible segregar a los fragmentos chicos de los grandes en un dendrograma. Por la baja cantidad de roedores capturados en los

fragmentos, no se logró comparar las dos especies de roedores. Sin embargo, al comparar el cociente N/L en machos *P. mexicanus* presentes en dos fragmentos contrastantes en tamaño (57 ha vs 231 ha) se encontró una diferencia significativa (W de 47, P= 0.0275). Este resultado sugiere que los fragmentos chicos que predominan en Los Tuxtlas, podrían ser demasiado pequeños incluso para mantener poblaciones viables de roedores, y los roedores en los fragmentos más grande podrían ser afectados fisiológicamente por la fragmentación.

Palabras clave: fragmentos de selva, abundancia de los roedores, vegetación, efecto fisiológico, índice neutrófilo/linfocito.

6.2. ABSTRACT

Effect of habitat fragmentation on *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) and *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricetidae) populations in Los Tuxtlas, Veracruz. We evaluated the impact of rainforest fragmentation on two populations of rodents species: *Heteromys desmarestianus* & *Peromyscus mexicanus*. Specifically, we compared: 1) Abundance of both rodent species in large and small fragments; 2) Potential food availability (fruits and seeds suitable for rodent consumption) between forest fragments contrasting in size; and 3) Effect of size fragments on the rodent physiology. We selected six rainforest fragments in Los Tuxtlas, Veracruz; three large (over 57-231 ha) and three small (over 2-5.2 ha). In each of these fragments we set 50 Sherman traps during three fieldwork sessions (3-5 days each) conducted between May and October 2015. Moreover, in each fragments we applied Gentry's methodology to survey arboreal vegetation and used this information to calculate the importance value index (IVI) of each species potentially constituting food for focal rodents. Finally, we collected blood samples from individuals to assess the neutrophil/lymphocyte ratio (N/L) as a physiological indicator. We captured a total of 61 rodents (15 *H. desmarestianus* and 46 *P. mexicanus*). The number of organisms of both species recorded in small fragments (n=) was lower than in large fragments (n=), but these differences were not significant (V=3, P=0.5). Likewise, there were no significant differences in the IVI average between large and small fragments. However, it was possible to segregate small from large fragments in a dendrogram using only the abundance of previously reported plants consumed by focal rodents. Small sample size

precluded the possibility to contrast neutrophil/lymphocyte ratios between of individuals of the both rodent species inhabiting in small and large fragments but we found significant differences in this ratio when comparing *P. mexicanus* male individuals occurring in two fragments contrasting in size (231 ha vs. 57 ha) ($W=47$, $P = 0.0275$). Our results suggest that small fragments predominating in Los Tuxtlas might not support viable populations of forest dwelling rodents and that the physiology of rodents in larger fragment might be affected by fragmentation.

Key words: fragmented rainforest; rodent abundance; physiological impact; neutrophil/lymphocyte ratio.

6.3. INTRODUCCIÓN

La alteración de los hábitats naturales (p.ej., deforestación y fragmentación) es la causa principal de la amenaza de la biodiversidad tropical (Dirzo & Raven, 2003). En el caso de la fauna, el impacto de la pérdida del hábitat, se incrementa en la medida que las especies son más dependientes de los hábitats conservados y tienen mayores requerimientos de área para mantener sus poblaciones (Bustamante & Grez, 1995). Los roedores son el grupo más diverso de mamíferos terrestres de las selvas neotropicales (Guimarães *et al.*, 2005) y desempeñan importantes papeles ecológicos al ser dispersores y depredadores de semillas de una gran variedad de especies de plantas. Además, son consumidores de importantes cantidades de pequeños artrópodos (Sánchez-Cordero & Fleming, 1993; Vázquez-Domínguez *et al.*, 1999) y constituyen un importante componente en la dieta de vertebrados carnívoros (Price & Reichman, 1987). Se ha asumido que los pequeños roedores son capaces de tolerar, o incluso beneficiarse del impacto de la pérdida de hábitat debido a sus limitados requerimientos de extensión de hábitat (Mendoza & Dirzo, 2007). En este sentido, existe evidencia que muestra que la reducción y aislamiento del hábitat puede llevar a la existencia de un síndrome de insularización de los roedores (Adler & Levins, 1994). Este síndrome se caracteriza por que las poblaciones de roedores que están restringidas a islas, donde la mayoría de sus depredadores naturales están ausentes, presentan rasgos distintivos en su demografía, reproducción, conducta y morfología cuando se les compara con las poblaciones existentes en el continente (Adler & Levins, 1994). Esta situación se ejemplifica con el caso de las ratas de la

especie *Proechimys semispinosus* persistentes en islas formadas artificialmente después de la inundación de la región del canal de Panamá. En estas pequeñas islas se encontró que las poblaciones de *P. semispinosus* eran más abundantes y que las tallas de estos roedores eran significativamente mayores que las de los individuos presentes en hábitats más extensos. Por otra parte, se ha reportado que las poblaciones del ratón *Heteromys desmarestianus*, tienden a ser mayores en fragmentos pequeños de bosques mesófilos (ca. 20 ha) que en bosque continuo (Chinchilla, 2009). A esta evidencia empírica se agregan los modelos conceptuales que sugieren que en bosques defaunados, donde se pierden los mamíferos de mayor talla, los pequeños roedores son capaces de mantener sus poblaciones e incluso aumentarlas debido a la ausencia de depredadores (Dirzo *et al.*, 2007; Mendoza & Dirzo, 2007). Sin embargo, un hecho que es evidente en los bosques tropicales fragmentados actuales, es la gran contribución que hacen los fragmentos de tallas muy pequeñas (<5 ha) (Mendoza *et al.*, 2005). Actualmente son escasos los estudios que han evaluado el papel que estos pequeños fragmentos tienen para el mantenimiento de poblaciones de roedores cuya permanencia requiere la presencia de bosque maduro. Por otra parte, es importante notar que el impacto de la pérdida de hábitat sobre las poblaciones de mamíferos se puede manifestar en atributos que van más allá de los parámetros ecológicos (p.ej. abundancia). La alteración del hábitat puede tener efectos a nivel de la fisiología de los organismos, que en principio pueden ser menos evidentes pero que en última instancia pueden reducir fuertemente la viabilidad de sus poblaciones (Sheriff *et al.*, 2011). Una manera para inferir estrés crónico en los organismos silvestres, es a través de la evaluación del perfil leucocitario en la

sangre, ya que existen estudios que indican que las variaciones en la relación neutrófilos/leucocitos se ve alterado por la liberación de hormonas glucocorticoides, lo que constituye un indicador del estado fisiológico de los individuos (Davis *et al.*, 2008; Davis & Maerz, 2010, 2011).

Este estudio se enfoca en evaluar el impacto que la fragmentación de la selva húmeda tiene sobre la presencia y abundancia de roedores *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Asimismo, exploramos si el impacto de la pérdida del hábitat se refleja en el cociente de las células blancas presentes en la sangre.

VII. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1 Especies focales de roedores

7.1.1. *Heteromys desmarestianus* (Gray, 1868). Esta especie se distribuye en elevaciones medias y altas desde el sur de México hasta el este de Panamá (Emmons, 1990). Su presencia generalmente se asocia a bosques tropicales conservados (Cimé-Pool *et al.*, 2007; Cruz-Lara *et al.*, 2004). Son animales nocturnos y solitarios, usualmente terrestres, pero se pueden llegar a encontrar en árboles hasta 3 metros de altura (Jolon, 1994). Su alimentación se compone en un 90% de semillas, principalmente nueces de palmas, frutos y en menor medida pequeños invertebrados, polen, plántulas y hongos (Sánchez-Cordero & Fleming, 1993). Su reproducción se lleva a cabo principalmente a finales de la temporada de secas y durante las lluvias (Schmidt *et al.*, 1989, Sánchez-Cordero & Fleming, 1993).

En la región de los Tuxtlas, *H. desmarestianus* se encuentra principalmente en la selva alta perennifolia, y en otros hábitats su abundancia es más baja (Cimé-Pool *et al.*, 2007; Cruz-Lara *et al.*, 2004). Su alimentación incluye las siguientes especies de plantas: *Welfia georgii*, *Socratea durrisima*, *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea alternans*, *Bactris tricophylla*, *Poulsenia armata*, *Pseudolmedia oxyphyllariay*, *Brosimum alicastrum*, *Dipholis minutiflora*, *Pouteria campechiana* y *Bumelia perspicillata* (Fleming, 1983; Martínez-Gallardo & Sánchez-Cordero, 1993).

7.1.2. *Peromyscus mexicanus* (Saussure, 1860). Es el miembro del género que presenta la distribución geográfica más amplia, se encuentra en bosques de tierras medias y altas (600–3000 m s.n.m.) desde México hasta el oeste de Panamá (Reid, 1997; Mora, 2000). Algunos estudios han encontrado que *P. mexicanus* puede habitar zonas de bosque de crecimiento secundario (Johnson & Vaughan, 1993; Van den Bergh & Kappelle, 1998). Es una especie terrestre y nocturna que se alimenta de tallos, semillas, frutas y de algunos insectos (Mora, 2000). Su alimentación incluye las siguientes especies de plantas: *Astrocaryum mexicanum*, *Nectandra ambigens*, *Trophis mexicana*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. (Coates-Estrada & Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1988).

7.2 Área de estudio

La sierra de Los Tuxtlas tiene una superficie de 83,644 ha, y está conformada por una serie de montañas de origen volcánico, localizadas entre los 18°10´-18°45´N y 94°42´-95°27´O (Figura 1). Destacan los volcanes San Martín (1780 m s.n.m.) y Santa Martha con 1660 m s.n.m. (Dirzo & García, 1992). La temperatura promedio va de los 24° a los 26 °C. Es una de las regiones más lluviosas del país, con una precipitación anual entre 3,000 y 4,500 mm (Soto & Gama, 1997).



Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (Vegas, 2008).

7.3. Fragmentación del hábitat en la región de los Tuxtlas

La región de Los Tuxtlas ha sufrido una fuerte transformación de su cobertura original, debido a su conversión a pastizales y campos agrícolas (Estrada & Coates-Estrada, 1996). Por otro lado, la construcción de carreteras que conectaron Veracruz y otras áreas importantes con la región de Los Tuxtlas, promovieron el desarrollo de actividades como el comercio de madera, azúcar, plantaciones de tabaco y ganadería, marcando el comienzo de un proceso de transformación de los hábitats naturales de la región (Dirzo & García, 1992; Guevara *et al.*, 1997).

Se estima que la extensión de la selva tropical en la Sierra de Los Tuxtlas se ha reducido más de un 84%, quedando la vegetación remanente en forma de fragmentos rodeados principalmente por pastizales para el ganado (Dirzo & García, 1992; Guevara *et al.*, 2004; Mendoza *et al.*, 2005). Uno de los mayores remanentes de selva (~700 ha), forma parte de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Esta área se conecta con el volcán San Martín, constituyendo un área de aproximadamente 9,500 ha. Sin embargo, el valor de la mediana del área de los fragmentos es tan solo de 0.89 ha (Mendoza *et al.*, 2005).

7.4. Caracterización de los fragmentos de estudio

Se seleccionaron seis fragmentos de selva, estos se dividieron en dos categorías: “Fragmentos grandes” (57-231 ha) y “Fragmentos chicos” (2-2.5 ha) (Figura 2).

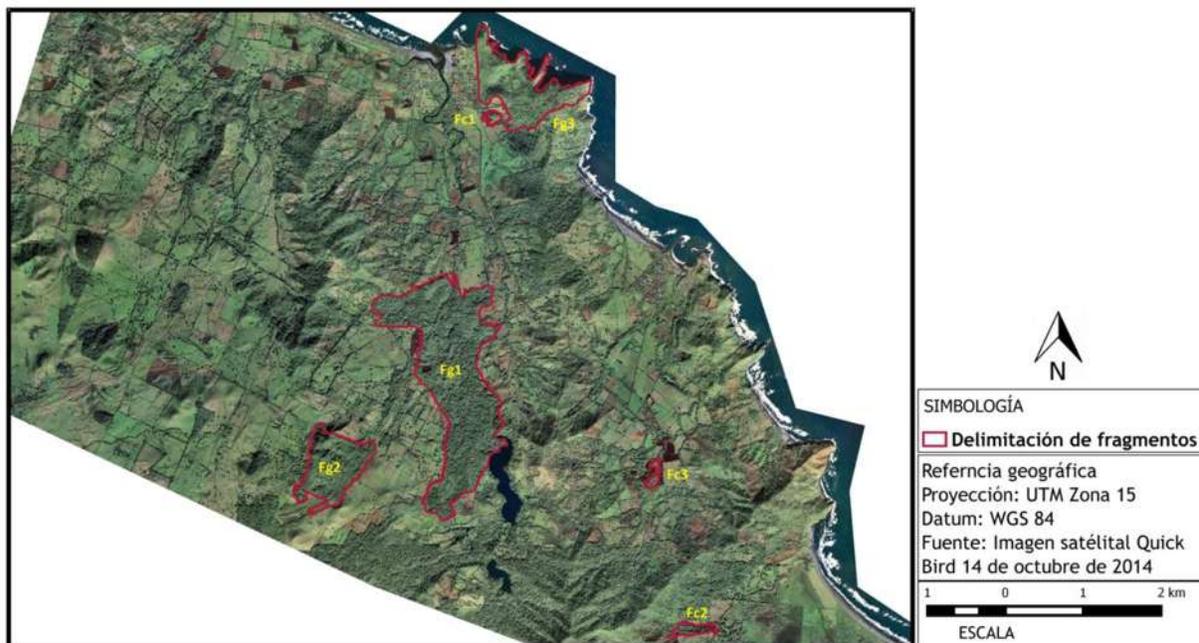


Figura 2. Imagen de los seis fragmentos de estudio. “Fragmentos grandes” (Fg1, Fg2, Fg3). “Fragmentos chicos” (Fc1, Fc2, Fc3) (Imagen Quick Bird, 2014).

Se buscó que fueran accesibles para permitir el muestreo de los roedores y que variaran poco en sus altitudes (52 a 201 m) (Tabla 1). Asimismo, se seleccionaron de manera que tuvieran una distancia mínima entre ellos que redujera las posibilidades de movimiento de los roedores, pero que a su vez no estuvieran tan dispersos en la zona de manera que presentaran variaciones muy marcadas en la estructura de su vegetación. El tipo de vegetación predominante en los fragmentos fue selva alta perennifolia.

Tabla 1. Descripción de los seis fragmentos de estudio.

SITIO	SUPERFICIE (ha)	ALTITUD (m)	LATITUD N	LATITUD O
Fg1	231	76	18.61°	95.09°
Fg2	57	201	18.59°	95.10°
Fg3	79.9	93	18.64°	95.09°
Fc1	2	52	18.63°	95.09°
Fc2	5.2	73	18.57°	95.06°
Fc3	2.5	65	18.59°	95.07°

7.5. Caracterización de la vegetación de los fragmentos de estudio

Se aplicó el método de Gentry (1982) consistente en establecer 10 transectos de 2 x 50 m en cada fragmento. Cada uno de ellos se seleccionó de manera aleatoria para tratar de capturar la mayor variación de la vegetación dentro de cada fragmento. Se identificaron y midieron todos los árboles, arbustos y lianas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq 10 cm.

Se realizó una revisión de la literatura para identificar las especies que pudieran ser consumidas por *H. desmarestianus* y *P. mexicanus*. A la lista de especies que se obtuvo, se le agregaron las especies de plantas que presentaban un tamaño de semilla > 1 cm por considerarlas alimento potencial para *H. desmarestianus* y *P. mexicanus*.

Para determinar el aporte que cada una de las especies de plantas hizo a la estructura de vegetación de los fragmentos, se calculó el índice de valor de importancia (IVI). Este índice, se calcula con base a los valores de abundancia, frecuencia y dominancia relativa, la suma de los cuales tiene un valor total de 300 (Alvis, 2009). La abundancia relativa se calculó como $Ab\% = (n_i/N) \times 100$. Donde n_i = Número de individuos por especie y N = Proporción de individuos de cada especie en el total de los individuos del hábitat. La frecuencia relativa (%) se calculó como $Fr\% = (FrA/FrR) \times 100$. Donde FrA = Frecuencia absoluta de una especie y FrR = La suma de las frecuencias absolutas de todas las especies. La dominancia relativa se calculó como $D\% = (DaS/DaT) \times 100$. Donde DaS = Dominancia absoluta de una especie y DaT = Dominancia absoluta de todas las especies.

7.6. Muestreo de los roedores

En el año 2015, se realizaron tres salidas para capturar individuos de *H. desmarestianus* y *P. mexicanus*. La primera salida se realizó en mayo (temporada de secas), la segunda en el mes de julio (temporada de lluvias), y la tercera en el mes de octubre (temporada de lluvias). Para la colecta de los roedores se tramitó

el permiso correspondiente por parte de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

Se colocaron 50 trampas Sherman en cada fragmento, distribuidas a lo largo de dos transectos separados por una distancia aproximada de 20 m entre sí, y con una distancia entre trampas de 10 m. Estas trampas fueron cebadas mezclando avena, vainilla y crema de cacahuate. Este cebo se cambió todos los días. Las trampas se mantuvieron activas en promedio 5 noches en cada fragmento, y fueron revisadas diariamente entre las siete y ocho de la mañana. Se muestrearon simultáneamente dos fragmentos por día.

Cada animal capturado fue marcado con una grapa metálica numerada en la base de la oreja, fue pesado y sexado de acuerdo con criterios morfológicos (p.ej., posición del escroto en machos). Se obtuvieron las medidas morfométricas de cada roedor capturado (masa, longitud del cuerpo, largo y ancho de orejas, largo de patas traseras). Todos los roedores capturados fueron liberados en el sitio donde se capturaron originalmente. Se realizaron pruebas de Wilcoxon usando el programa estadístico R (R Core Team, 2016) para comparar la abundancia de los roedores entre los fragmentos chicos y grandes.

Se calculó el Índice de condición corporal (ICC), dividiendo la masa de cada individuo entre la longitud de su cuerpo elevado al cuadrado. Se realizaron pruebas de Wilcoxon para comparar el ICC entre fragmentos para machos y hembras de manera separada.

7.7. Toma y análisis de muestras fisiológicas

De cada roedor capturado, se tomó una muestra de sangre de la vena maxilofacial utilizando una lanceta. La sangre colectada se extendió en un portaobjetos de vidrio y se dejó secar. Estas muestras se fijaron con alcohol etílico al 90% y fueron transportadas al laboratorio donde se tiñeron con el colorante de Wright (Davis, 2008). Una vez teñidas, las láminas se observaron al microscopio de luz a 1000x, para realizar conteos estandarizados de 100 células blancas. Se identificaron los diferentes tipos de células blancas (neutrófilos, linfocitos, eosinófilos, basófilos, monocitos). En cada frotis se calculó la relación entre el número de neutrófilos/linfocitos (cociente N/L) (Davis *et al.*, 2004). Los conteos de células fueron realizados por dos evaluadores, de manera independiente, que no conocían el origen de las muestras (fragmentos chicos o grandes). Se realizaron comparaciones del cociente N/L entre fragmentos utilizando pruebas de Wilcoxon.

VIII. RESULTADOS

8.1. Oferta potencial de alimento a los roedores en fragmentos de distintos tamaños

Se registraron 306 especies de árboles, arbustos y lianas en el muestreo en los seis fragmentos, de las cuales, 192 se encontraron en los fragmentos chicos y 217 en los fragmentos grandes. Con base en lo reportado en la literatura y las características de sus frutos y semillas, 62 de las 306 especies de plantas identificadas, fueron clasificadas como alimento potencial para los roedores. En los fragmentos chicos estuvieron presentes 44 (14.37%), de esas especies de plantas y en los fragmentos grandes se encontraron 46 (15.03%). El promedio del IVI de estas plantas en los fragmentos chicos y grandes fue muy similar (6.24 vs. 6.04) ($W=1117$, $P=0.4008$) (Figura 3).

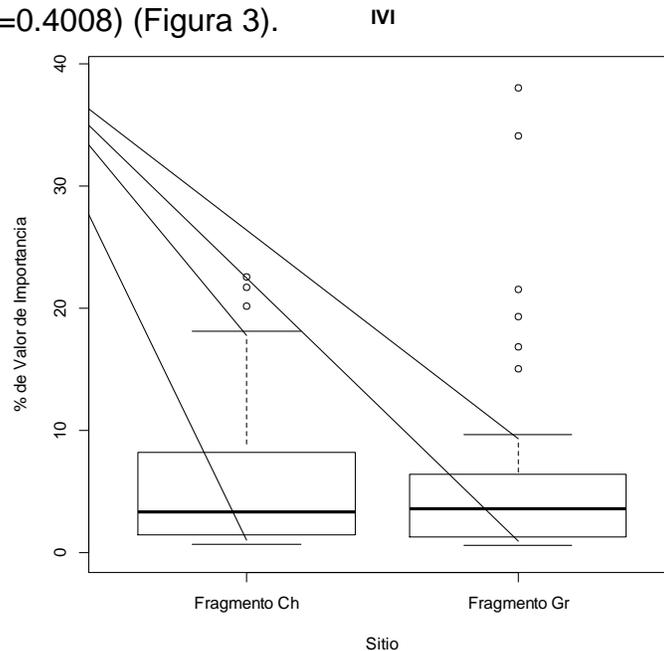


Figura 3. Comparación de los valores del índice de valor de importancia de las especies de plantas que son alimento potencial para *H. desmarestianus* y *P. mexicanus* entre fragmentos grandes y chicos.

Sin embargo, cuando se consideró solo la abundancia de las plantas para las que existe certeza que son consumidas por los roedores fue posible diferenciar dos grupos de fragmentos mediante un dendrograma (Figura 4). En una de las ramas de este dendrograma se ubicaron los tres fragmentos chicos. En otra rama del dendrograma se incluyeron dos de los fragmentos grandes y en una rama intermedia el fragmento grande restante (Figura 4).

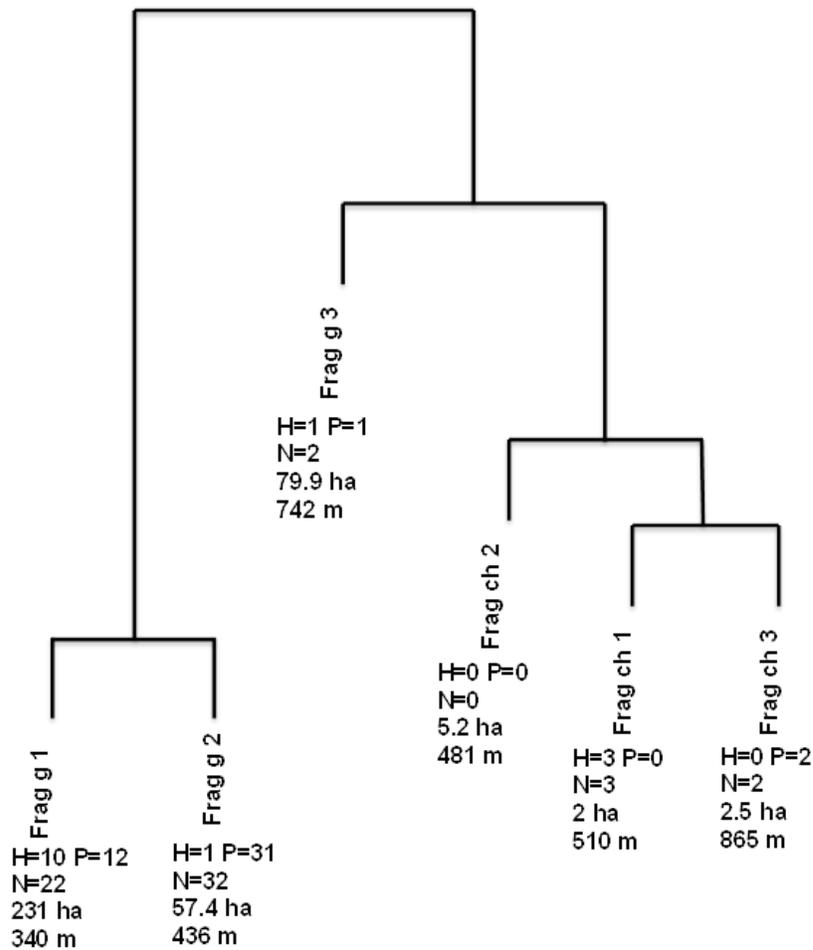


Figura 4. Dendrograma. Relación entre la abundancia de la vegetación registrada de consumo para los roedores/ Número de roedores capturados/ Tamaño de los seis fragmentos/ Distancia de cada fragmento de estudio al fragmento cercano más grande.

8.2. Abundancia de *H. desmarestianus* y *P. mexicanus* en los fragmentos

Se registró un total de 61 roedores a lo largo de las 3 salidas de campo. De éstos, 15 correspondieron a *H. desmarestianus* (siete hembras y ocho machos, cuatro de ellos juveniles) y 46 correspondieron a *P. mexicanus* (22 machos, dos juveniles y 24 hembras, de las cuales 12 estaban gestantes).

Dos de los fragmentos grandes, presentaron los números totales mayores de roedores registrados (N=32 y N=22). Sin embargo, en el fragmento grande restante solo se registraron dos individuos a lo largo del estudio. En los fragmentos chicos en general se registraron muy pocos individuos, siendo el máximo tres individuos en un fragmento (Figura 5).

El promedio total mayor de roedores registrados en los fragmentos grandes fue para *P. mexicanus* (15.66) seguido por *H. desmarestianus* (3.33) (Figura 5). En el caso de los fragmentos chicos, el promedio de capturas fue de un individuo en ambas especies (Figura 5).

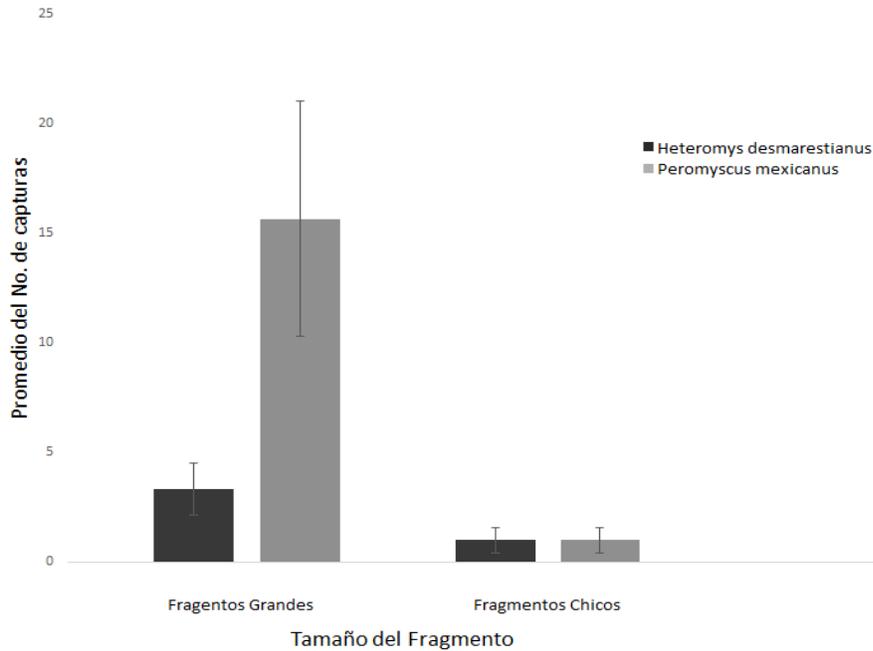


Figura 5. Promedio del número de las capturas de *H. desmarestianus* y *P. mexicanus* en los fragmentos grandes y chicos.

8.3. Condición corporal y fisiológica de los roedores registrados

Dado el bajo tamaño de muestra obtenido de roedores, se modificó el esquema de análisis de datos, centrándose exclusivamente en la especie *P. mexicanus* y los fragmentos Fg1 (231 ha) y Fg2 (57.4 ha). No se encontraron diferencias en términos del ICC en los individuos de *P. mexicanus* presentes en esos fragmentos, tanto en el caso de machos ($W=20$, $P=0.0757$) como en el de las hembras ($W=16$, $P=0.7879$).

Por otra parte, se logró obtener muestras de sangre de 16 roedores machos de *P. mexicanus* (cinco individuos en el Fg1 y 11 del Fg2) (Figura 5). Se encontraron diferencias significativas en los valores del cociente N/L ($W=47$, $P=0.0275$), obteniendo un promedio del cociente de 0.2424 en los individuos del Fg1, y de 0.5419 en los individuos del fragmento Fg2 (Figura 6).

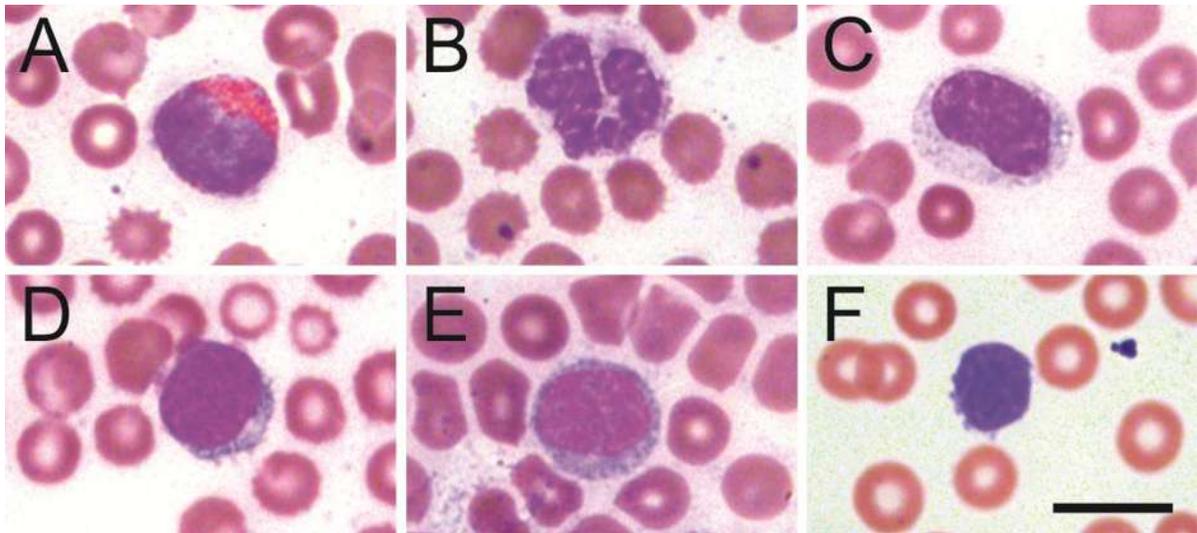


Figura 6. Células sanguíneas de *Peromyscus mexicanus*. **(A)** Eosinófilo. **(B)** Neutrófilo. **(C)** Monocito. **(D)** Linfocito. **(E)** Linfocito. **(F)** Basófilo.

Peromyscus mexicanus machos

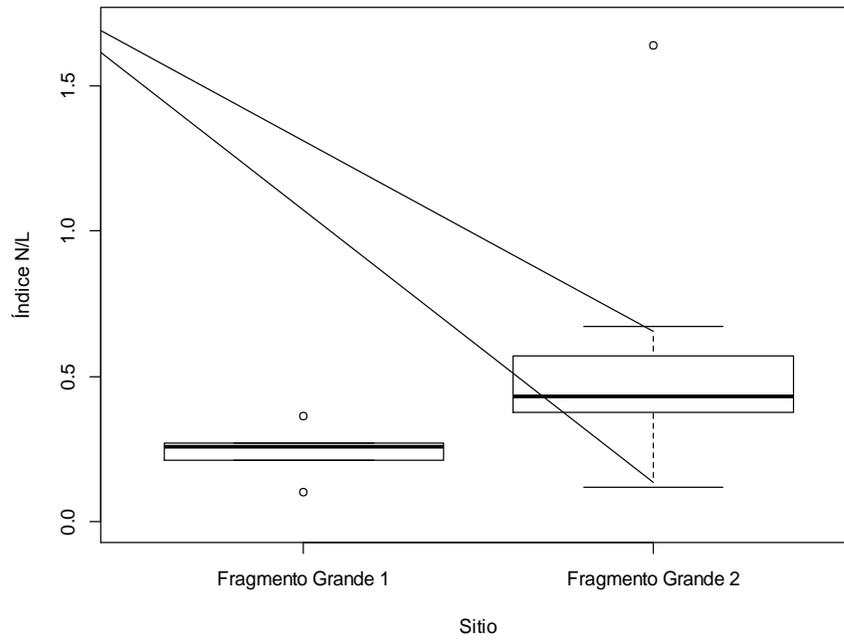


Figura 7. Boxplot del cociente Neutrófilos/Linfocitos de *P. mexicanus* machos en Fragmento Grande 1 (57 ha) y Fragmento Grande 2 (231 ha).

IX. DISCUSIÓN

El principal resultado de este trabajo es que la captura obtenida de roedores de las dos especies fue muy baja tanto en los fragmentos chicos como en los fragmentos grandes. En particular, la presencia de *H. desmarestianus*, fue muy escasa, a diferencia de lo encontrado en otros estudios (Chinchilla, 2009). Para *P. mexicanus*, no fue tan reducida su abundancia, lo que puede relacionarse con los hábitos más generalistas de esta especie en comparación con *H. desmarestianus*. Si bien no hubo diferencias significativas, en términos absolutos si se encontró mayor número de roedores en los fragmentos grandes que en los chicos.

Por otra parte, no se encontraron diferencias marcadas, entre fragmentos grandes y chicos en cuanto a la abundancia general de las plantas que potencialmente pueden producir alimento para las dos especies de roedores. Sin embargo, si se pudo diferenciar en buena medida a los fragmentos grandes de los chicos, cuando la comparación se restringió a las especies de plantas para las que existe evidencia reportada de que constituyen alimento para las especies de roedores analizadas. De esta manera es posible que la disponibilidad de alimento sea uno de los factores que influye sobre la variación y abundancia de *P. mexicanus*, pero se requiere un tamaño de muestra mayor para evaluar esta hipótesis de manera formal.

Según el síndrome de insularización de Adler y Levins (1994), se esperaría que la fragmentación de la selva no tuviera un impacto negativo en las poblaciones de los roedores, debido a su bajo requerimiento del hábitat. Esto

también lo refleja un estudio realizado por Sánchez-Cordero & Fleming (1993) donde encontraron altas densidades de *H. desmarestianus* y *P. mexicanus* en los fragmentos del área de los Tuxtlas (hasta 50 ind. /ha). La región de los Tuxtlas ha perdido más del 84% de su selva original (Dirzo & García, 1992), esta reducción extrema puede haber tenido un efecto general sobre la capacidad de los fragmentos de selva para funcionar como hábitats para especies incluso con requerimientos de área bajos. Esta posibilidad es particularmente importante, dado el grado creciente de fragmentación que se está alcanzando en los paisajes tropicales de diferentes regiones (Laurance, 1999).

Otro factor más que puede estar asociado con la baja abundancia de los roedores puede ser el efecto de borde en los fragmentos, sobre todo en los más pequeños, ya que se ha visto que favorece la invasión de especies generalistas que habitan en la matriz, lo que puede reducir la supervivencia de las especies que necesitan de la selva conservada al aumentar los niveles de depredación o la competencia por los recursos (Tallmon *et al.*, 2003).

Por otra parte, no se encontraron diferencias en la condición corporal de los roedores de *P. mexicanus* al comparar las poblaciones presentes en fragmentos que diferían casi 5 veces en su tamaño, esto se asocia con el hecho de que no se detectaron diferencias entre estos dos fragmentos en términos de la abundancia en las plantas que pueden proporcionarle alimento.

Sin embargo, si se encontró una diferencia en el cociente N/L, el cual tuvo un valor significativamente más alto en los roedores presentes en el fragmento de

menor tamaño. Esto sugiere la existencia de una diferencia en el estado fisiológico de los roedores, que podría estar vinculada con la existencia de mayores niveles de estrés en los roedores presentes en el fragmento de menor tamaño. No obstante, para tener mayor certeza sobre este resultado, se requiere, por una parte, coleccionar mayor número de muestras, y por otra parte realizar estudios en condiciones controladas, en los cuales se requiere someter a los organismos a una fuente de estrés durante un periodo que permita medir el cambio en el cociente N/L a través del tiempo (Romano 2010).

En general, el estudio del impacto de la fragmentación del hábitat es un tema poco abordado especialmente en el caso de los mamíferos tropicales en general y aún más en el caso de los roedores (Abolins *et al.*, 2011).

Se ha planteado que cuando se alcanza un estado muy elevado de fragmentación del hábitat puede provocar una reducción en la resiliencia ecológica del sistema, llevándolo a la hiperfragmentación. En estos sistemas, la alta tasa de pérdida del bosque puede empujar la biota nativa a través de un proceso de extinción (Pardini *et al.*, 2010). La región de los Tuxtlas podría haber entrado en un proceso de hiperfragmentación del hábitat, en la que los fragmentos más comunes son de un tamaño tan pequeño, y probablemente con una conectividad tan baja que no reúnen las condiciones necesarias del hábitat para mantener incluso poblaciones de pequeños mamíferos. De continuar con la reducción de los fragmentos en el área, *H. desmarestianus*, sería la especie más afectada, debido a que es más sensible a la pérdida de su hábitat. Sin embargo, de *P. mexicanus* que no es tan especialista como *H. desmarestianus*, también se obtuvo una baja

captura de individuos, por lo que puede también verse muy afectado por la pérdida de cobertura forestal.

Es importante conocer los efectos a largo plazo que la fragmentación provoca en la fauna, ya que en la actualidad estos paisajes son cada vez más comunes, y no solo es importante el monitoreo de las poblaciones en términos de sus poblaciones, también es fundamental conocer el estado fisiológico en el que se encuentran los individuos.

X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abolins, S.R., Pocock, M.J.O., Hafalla, J.C.R., Riley, E.M. & Viney, M.E. (2011). Measures of immune function of wild mice, *Mus musculus*. *Molecular Ecology*, 20, 881–892.
- Alvis, J.F. (2009). Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de Popayan. Facultad de Ciencias Agropecuarias Vol 7, No. 1.
- Adler, G.H. & Levins, R. (1994). The island syndrome in rodent populations. *The quarterly review of Biology* Dec; 69 (4): 473-90.
- Bustamante, R. & Grez, A.A. (1995). Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. Ambiente y desarrollo. Vol. XI No. 2, pp 58-63 (ISSN 0716-1476).
- Chinchilla, F.A. (2009). Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 57 (3): 865-877.
- Cimé-Pool, J.A., Hernández-Betancourt, S.F. & Chablé-Santos, J. (2007). Comunidades de pequeños roedores en dos agrosistemas del estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 11:57-68.
- Coates-Estrada, R. & Estrada, A. (1986). Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Universidad Nacional Autónoma de México. México. 151 pp.
- Cruz-Lara, L., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo, E. & Ramírez-Marcial, N. (2004). Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva lacandona Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:63-81.

-
- Davis, A.K., Cook, K.C. & Altizer, S. (2004). Leukocyte profiles of House Finches with and without mycoplasmal conjunctivitis, a recently emerged bacterial disease. *Ecohealth* 1, 362-373.
- Davis, A.K., Maney, D.L. & Maerz, J.C. (2008). The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional Ecology* 22, 760-772.
- Davis, A.K. & Maerz, J.C. (2010). Effects of exogenous corticosterone on circulating leukocytes of a salamander (*Ambystoma talpoideum*) with unusually abundant eosinophils. *International Journal of Zoology*. Article ID 735937, 8 pages, DOI:10.1155/2010/735937.
- Davis, A.K., Maney, D.L. & Maerz, J.C. (2011). Assessing Stress Levels of Captive-Reared Amphibians with Hematological Data: Implications for Conservation Initiatives. *Journal of Herpetology*. Vol. 45, No. 1, pp. 40–44.
- Demattia, E.A., Curran., L.M., Rathcke, B.J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. *Ecology*. 85 (8): 2161–2170.
- Dirzo, R., Mendoza, E. & Ortiz, P. (2007). Size -related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.
- Dirzo, R. & García, M.C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6, 84-90.
- Dirzo, R. & Raven, P. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of the Environment and Resources* 28: 137-167.
- Emmons H. 1990. Neotropical Rainforest Mammals: A field guide. United States of America: The University of Chicago Press. pp. 281.

- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology* 5: 759-783.
- Fleming, T.H. (1983). *Heteromys desmarestianus*. En: D.H. Janzen (Ed.) *Costa Rican natural history*. The University of Chicago Press, Chicago Illinois, pp.474-475.
- Gentry, A.H. (1982). Patterns of Neotropical plant diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-18.
- Guevara, S., Laborde, J., Liesenfeld, D. & Barrera, O. (1997). Potrerros y ganadería. In: González E, R Dirzo & RC Vogt (Eds) *Historia Natural de Los Tuxtlas*: 43-58. CONABIO, Instituto de Ecología-UNAM, Instituto de Biología-UNAM, México City, México.
- Guevara, S., Laborde, J. & G. Sánchez-Ríos. (2004). Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36: 99–108.
- Guimarães Jr., López, P.R., Lyra, P.F.M., M. I. & Muriel, A.P. (2005). Fleshy pulp enhances the location of *Syagrusro manzoffiana* (Arecaceae) fruits by seed-dispersing rodents in an atlantic forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21(1): 109–112.
- Johnson, W. & Vaughan. C. (1993). Habitat use of small terrestrial rodents in the Costa Rican highlands. *Revista de Biología Tropical* 41: 521-527.
- Jolon, M.R. (1994). Informe final realizado en el Parque Nacional Tikal. Universidad de San Carlos de Guatemala. pp 81.

-
- Laurance, W.F. (1999). Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91: 109-117.
- Martínez Gallardo, R. (1988). Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perenifolia de la estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”. Tesis ENEP-Zaragoza, UNAM, México, D.F.
- Martínez-Gallardo, R. & Sánchez-Cordero, V. (1993). Dietary value of fruits and seeds to Spiny Pocket Mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy* 74, 436-442.
- Mendoza, E. & Dirzo, R. (2007). Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116: 1841–1852.
- Mendoza, E., Fay, F. & R. Dirzo. (2005). A Quantitative analysis of forests fragmentation in Los Tuxtlas, Southeast Mexico: Patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451–467.
- Mora, J.M. (2000). Los mamíferos silvestres de Costa Rica. EUNED San José, San José, Costa Rica.
- Pardini, R., Bueno, A.A., Garder, T.A., Prado, P.I. & Metzger, J.P. (2010). Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes. *PLoS ONE* 5(10): e13666. doi:10.1371/journal.pone.0013666.

- Price, M. & Reichman, O. (1987). Distribution of seeds in Sonoran Desert soils: Implications for Heteromyidae Rodent foraging. *Ecology* 68, 1797-1811.
- R Core Team. (2014). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reid, F. (1997). A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico. Oxford University, Nueva York, EEUU.
- Romano, M.C., Rodas, A.Z. & Valdez, R.A. (2010). Stress in wildlife species: Non-invasiva monitoring of glucocorticoids. *Neuroimmunomodulation*. 17:209-212.
- Sánchez-Cordero, V. & Fleming, T. (1993). Ecology of tropical Heteromyidae. In: Genoways, H., Brown, J. (Eds). *Biology of the Heteromyidae*. Publicación especial N° 10. The American Society of Mammalogist, pp 596-615
- Schmidt, Ch., Ergstrom, M. & Genoways, H. (1989). *Heteromys gaumeri*. *Mammalian Species* 345, 1-4.
- Sheriff, M.J., Dantzer, B., Delehanty, B., Palme, R. & Boonstra, R. (2011). Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids. *Oecologia. Physiological ecology* 166: 869-887.
- Soto, E.M. & Gama, L. (1997). Climas. In: González, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds) *Historia natural de Los Tuxtlas*: 7-23. CONABIO, Instituto de Ecología UNAM, Instituto de Biología-UNAM, México City.
- Tallmon, D.A., Jules, E.S., Radke, N.J. & Mills, L.S. (2003). Of mice and men and trillium: cascading effects of forest fragmentation. *Ecological Applications* 13: 1193-1203.

-
- Van den Bergh, M.B. & Kapelle, M. (1998). Diversity and distribution of small terrestrial rodents along a disturbance gradient in montane Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46: 331-338.
- Vázquez-Domínguez, E., Piñero D. & Ceballos, G. (1999). Linking heterozygosity, demography, and Fitness of tropical populations of *Liomys pictus*. *Journal of Mammalogy* 80:810-822.
- Vegas, C. (2008). Efectos de la transformación del hábitat en la conducta y niveles de estrés de *Alouatta palliata mexicana*. Universidad de Barcelona.

X1. DISCUSIÓN GENERAL

A pesar del gran interés que ha despertado entre la comunidad científica el estudio de las repercusiones de la fragmentación de selva sobre la diversidad biológica existen aún importantes huecos de conocimiento al respecto de este tema (Haddad *et al.*, 2015). La mayoría de los estudios realizados, se centran particularmente a la presencia y abundancia de los organismos, por lo que hace falta la realización de estudios más profundos que nos permitan inferir sobre el estado fisiológico de los individuos (en este caso, niveles de estrés), que es un tema que aún está poco estudiado.

Los principales resultados de este trabajo (la baja cantidad de roedores) contrasta con los resultados de varios estudios que indican que debido a los bajos requerimientos del hábitat de los roedores, estos pueden mantener o incluso incrementar sus poblaciones en ambientes alterados, donde la fauna mayor está ausente (Dirzo *et al.*, 2007; Mendoza & Dirzo, 2007). De esta manera, es posible que el fuerte grado de fragmentación que afecta de manera general la selva de Los Tuxtlas (Mendoza *et al.*, 2005) pueda estar provocando que la calidad del hábitat haya decaído substancialmente, afectando incluso los organismos con bajos requerimientos de área de hábitat. En este escenario se podría considerar que el caso de la fragmentación en los Tuxtlas podría ser cercano al nivel de hiperfragmentación (Hernández *et al.*, 2013). Por otra parte, también se evaluó el efecto que tiene la fragmentación del hábitat sobre la fisiología de los roedores, sin embargo, la baja captura obtenida, no permitió obtener resultados definitivos sobre si los roedores que se encuentran en los fragmentos más pequeños están sometidos a estrés crónico.

Los estudios realizados en laboratorio que evalúan los efectos del estrés en los organismos (normalmente en ratas), han encontrado que estos efectos son negativos debido a las altas concentraciones de glucocorticoides que presentan (Romero, 2004). En contraste, los estudios realizados en campo con mamíferos silvestres, que intentan entender el efecto que tiene la alteración del hábitat a un nivel fisiológico, se han limitado solo a la evaluación de la cantidad de glucocorticoides que presentan los organismos, y no son estudios a largo plazo que puedan identificar concretamente el efecto que causó la alteración del hábitat en los individuos.

A pesar de la poca cantidad de estos estudios fisiológicos en los mamíferos silvestres, la mayoría en ellos apunta a que la fragmentación de los hábitats naturales tiene efectos negativos en la mayoría de los mamíferos estudiados. La escases de estudios donde se evalúan hormonas de estrés en mamíferos en vida libre, puede estar relacionado con lo complicado que es en muchas ocasiones la toma de muestras a los individuos en su medio libre (Sheriff *et al.*, 2011). En este trabajo no se hicieron mediciones de hormonas como tal, pero el cociente N/L (que se ve alterado por las altas concentraciones de glucocorticoides) mostró una diferencia significativa en los roedores de *Peromyscus mexicanus* capturados en el fragmento de menor tamaño, y esta diferencia podría asociarse con la existencia de mayores niveles de estrés en los roedores que están presentes en el fragmento más chico. Por lo que es muy importante aumentar el esfuerzo sobre esta línea de investigación, ya que la respuesta al estrés en los organismos juega

un papel clave para que estos puedan hacer frente a los cambios que ocurren en su medio ambiente.

La fragmentación de las selvas tropicales, además de tener un fuerte impacto sobre las especies que son dependientes de su presencia, es también una de las principales causas del incremento del bióxido de carbono en la atmósfera que provoca el efecto de invernadero (Laurence *et al.*, 2000). Se estima que en un futuro los cambios en el hábitat derivados de los sistemas agrícolas y la expansión de la población humana sigan incrementándose considerablemente provocando aún más la reducción y fragmentación de los hábitats naturales (Tilman, 1999 & Seto *et al.*, 2012). Por lo que el mantenimiento de la biodiversidad en las selvas dependerá en gran medida de la cantidad y de la calidad que tengan estos fragmentos, su grado de conectividad y la forma en que sean afectados por otras perturbaciones como el cambio climático y especies invasoras. Ya que esta tendencia va en aumento, es muy importante la comprensión de los efectos que tiene la alteración de los hábitats naturales a largo plazo, para esto es importante realizar experimentos que incluyan enfoques que evalúen los efectos que tiene la perturbación del hábitat a nivel fisiológico en las poblaciones de vertebrados silvestres.

XI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Dirzo, R., Mendoza, E. & Ortiz, P. (2007). Size -related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.X. & Townshend, J.R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Journal of applied ecology*. 1-9.
- Hernández, L., Delgado, L., Meier, W. & Duran, D. (2012) Empobrecimiento de bosques fragmentados en el norte de la gran sabana, Venezuela. Vol. 37 N° 12 891-898.
- Laurance, W. F., Delamonica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T. E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*.
- Mendoza, E., Fay, F. & R. Dirzo. (2005). A Quantitative analysis of forests fragmentation in Los Tuxtlas, Southeast Mexico: Patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451–467.
- Mendoza, E. & Dirzo, R. (2007). Seed–size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116: 1841–1852.
- Romero, L.M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 249-255.

- Seto, K.C., Guneralp, B. & Hutyra, L.R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109, 16083–16088.
- Sheriff, M.J., Dantzer, B., Delehanty, B., Palme, R. & Boonstra, R. (2011). Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids. *Oecologia. Physiological ecology* 166: 869-887.
- Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 96, 5995–6000.