

N González-Valdivia
S Ochoa-Gaona
E Cambranis
O Lara
I Pérez-Hernández
A Ponce-Mendoza
El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de
Producción Alternativos.
Carretera Villahermosa a Reforma km 15.5
S/N, CP 86280
Villahermosa, Tabasco, México. Tel/Fax +52
(993) 3136110.
Email: ngonzal@ecosur.mx

LJ Rangel-Ruiz
J Gamboa-Aguilar
C Kampichler
División Académica de Ciencias Biológicas.
Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

C Pozo
El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal,
Quintana Roo, México.

BG Ferguson
El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal
de las Casas, Chiapas.
bferguson@ecosur.mx



**GASTERÓPODOS TERRESTRES ASOCIADOS A UN
PAISAJE AGROPECUARIO Y A UN REFERENTE
ECOLÓGICO EN EL SURESTE DE MÉXICO**



RESUMEN. El objetivo de la investigación fue determinar variaciones en la composición de Gasterópodos terrestres por efecto de la actividad humana en un paisaje perturbado en la zona montañosa de Tenosique, Tabasco, México. Se muestrearon cuatro unidades de la matriz agropecuaria (MA): acahuales maduros (AM) y jóvenes (AJ), potreros con árboles dispersos (PAD), árboles en línea (AL), y cuatro unidades del ecomosaico de selva remanente o referente ecológico (RE). Se registraron 50 especies (96 % de eficiencia). Existieron diferencias en el número de especies ($F=19.4$, $p < .001$) y en la densidad por parcela de muestreo ($F = 15.6$, $p < .001$). La prueba Duncan separa tres grupos: el menos diverso y abundante fue PAD (2 especies, 3 individuos), seguido por AL (9 spp, 14 individuos), mientras que las demás resultaron similares (12 a 15 spp, 20 a 26 individuos). Las variables estructurales y físico-ambientales influyen en la diversidad y el número de individuos registrados en cada unidad. El ambiente edáfico y superficial no tuvo relación relevante sobre la malacofauna. Las comunidades se agrupan en tres cúmulos por su composición (índice Bray-Curtis), con unidades de selva en un grupo, acahuales junto a AL en otro, y PAD formando un grupo distinto, muy similares a los resultados de la correlación canónica. La similitud entre los ecomosaicos de matriz agropecuaria y bosque se basa en el aporte de los acahuales. La diferencia es generada por pocas especies, compartiéndose el 72%. El manejo impacta en las comunidades de Gasterópodos terrestres, aunque el paisaje mantiene alta diversidad. Este patrón del paisaje, es potencialmente sustentable para moluscos terrestres.

Palabras clave: Moluscos terrestres, ecomosaicos, neotrópico, conservación biológica

ABSTRACT. The research aimed demonstrates a terrestrials Gastropods composition variation because human effects along disturbate landscape in Tenosique mountains zone, Tabasco, Mexico. Four land units of agricultural matrix (MA): mature (AM) and young fallow (AJ), dispersed tree pastures (PAD) and tree hedgerows (AL), and four land units of forest remnant ecomosaic or ecological reference (RE) were sampled. Fifty species were registered (96% of efficiency). Species number ($F=19.4$, $p < .001$) y and their densities ($F = 15.6$, $p < .001$) by sample plots were



diferents. Duncan test clustering tree groups. PAD's land units result the least diverse and abundant (2 spp, 3 individus), follow by AL (9 spp, 14 ind.), while another land units results to be similar (12 to 15 spp, 20 to 26 Ind.). Structural, physical and environmental variables influence the species number and as their abundances. Edafic and superficial environment do not had significative relation on mulluscians. The communities were separated in tree groups by their composition (Bray-Curtis index), with all forest forming a single group, tree fallows including AL units formed another, while PAD conforming a different cluster. Similar results were obtained by CCA. Similarity between agriculture matrix and forest ecomosaics is based on tree fallows diversity. Differences were generated by a few species, while both ecomosaics shared 72% of species. The landscape management has impact in Gastropod communities; however it can maintain a hight diversity yet. This landscape pattern is potentially sustainable for land snails.

Key words: Land snail, ecomosaics, neotropic, biological conservation

INTRODUCCIÓN

No obstante la gran diversidad de la Clase Gastropoda y su importancia ecosistémica hay relativamente pocos estudios que traten sobre moluscos terrestres (Pérez *et al.* 1996, Barrientos 2003, Vera 2008, Pérez *et al.* 2008), especialmente de aquellos de la región neotropical, y menos aún sobre como sus patrones de distribución y abundancia pueden ser afectados por las actividades de origen antrópico y el uso del suelo. Esto se debe a la carencia de investigadores en este grupo en la región, lo que limita los avances incluso de su inventario e identificación (Correa-Sandoval 2003). Debido a su escasa vagilidad, que los hace susceptibles a los impactos, los gasterópodos constituyen un grupo de organismos interesantes como indicadores biogeográficos (Vera 2008), de polución (Berger & Dallinger 1993, Dallinger 1994, Monge-Nájera 2003, Baqueiro-Cárdenas *et al.* 2007) y potencialmente, de la alteración de la calidad de los hábitats terrestres (Pérez *et al.* 2007). Las comunidades de invertebrados, como los gasterópodos terrestres, en mosaicos de paisajes que resultan de diferentes tipos de disturbios son claramente



un objeto válido de estudio tal como lo sugieren Secret *et al.* (1996) Por otro lado, la ecología de paisaje (Forman & Godron 1986, Turner *et al.* 2001, Rundlöf & Smith 2006) y la restauración ecológica (Dobson *et al.* 1997, Holl *et al.* 2003, Clewell & Aronson 2006) permiten considerar, donde el conocimiento local es base del manejo (Berkes *et al.* 2000, Higgs 2003), como un proceso co-evolutivo a la dinámica histórica entre los sistemas complejos socio-económico y natural (Holling 2001). Es necesario entonces abordar los análisis ecológicos desde una perspectiva más flexible, que incluya conceptos de resiliencia, manejo adaptativo y persistencia de las especies y comunidades como parte de la realidad de los procesos ecosistémicos naturales (Connell & Sousa 1983). Los organismos han persistido durante milenios y el impacto humano es nada más que otro factor de estrés de los muchos que han sobrellevado. Conviene más analizar como ocurre ese acomodo, siguiendo la ruta de identificar especies o comunidades con características interesantes para estos abordajes investigativos, que permitan ilustrar como los afecta el cambio de uso del suelo.

Estudios de comunidades de moluscos a nivel de paisaje son aún muy escasos (Pérez *et al.* 2008) pero debería considerarse como una línea activa de investigación en adelante. Por ejemplo, la diversidad y abundancia de algunos invertebrados es influenciada por la heterogeneidad del paisaje y su escala (Weibull *et al.* 2000, Aauri & De Lucio 2001), y su resiliencia se constata al observar que éstos pueden existir e incluso recuperarse de disminuciones severas en sus densidades (Willig & Camilo 1991) aún en ambientes muy alterados por la actividad humana o por disturbios naturales, aún de gran intensidad o magnitud (Secret *et al.* 1996), siempre que se conserven remanentes de hábitats originales en el mosaico del paisaje (Ricketts *et al.* 2001). Es importante tener en cuenta que la alta diversidad de especies de un ensamble sólo será valiosa si incluye especies de alta distinción biogeográfica, por ejemplo las especialistas de hábitat interior del bosque (Hamer *et al.* 1997, Krauss *et al.* 2003) o endémicas (Pérez *et al.* 2008) y para ello deben utilizarse métodos y técnicas de muestreo adecuadas, y una correcta definición de la escala o



extensión del área de estudio (Davies & Smith 1997), así como de otros factores como la estacionalidad (Álvarez & Willig 1993) y el cambio climático.

En el neotrópico, los gasterópodos terrestres han sido considerados como un valioso componente biótico, que permite identificar el impacto de las condiciones del ambiente (Pérez *et al.* 2007). En Niños Héroes de Chapultepec, ejido del municipio de Tenosique, oriente del Estado de Tabasco, sureste de México, existe un patrón de paisaje que se caracteriza por una matriz agropecuaria heterogénea adyacente a remanentes de la selva mediana subcaducifolia. Esta particularidad llevó al planteamiento de la hipótesis de que dicho paisaje permite la conservación del ensamble de gasterópodos terrestres autóctonos de la zona de estudio, aún cuando se afecten algunas características de su composición y abundancia. En consecuencia, los objetivos de este trabajo son establecer la relación entre la composición de especies y unidades características del paisaje así como identificar especies indicadoras de la calidad de estos ambientes como refugios de la malacofauna terrestre.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

La zona de trabajo se ubica en el Ejido Niños Héroes de Chapultepec (en adelante NHC), Tenosique, Tabasco (Coordenadas 17°15'00"-17°40'48"N, 90°59'09"-91°38'16"O, Ochoa-Gaona *et al.* 2008), y es caracterizada por un relieve de lomas bajas (≤ 700 msnm, González-Valdivia *et al.*, datos sin publicar). En este ejido (sistema de tenencia comunitaria de México) fundado en 1977, la precipitación anual promedia 2,750 mm año⁻¹ y la temperatura 26 °C (Isaac-Márquez *et al.* 2005). La vegetación es de tipo selva mediana, con predominio de Sapotaceae (*Manilkara* spp., *Pouteria* spp.), Moraceae (*Brosimum* spp., *Ficus* spp., *Poulsenia armata*), Fabaceae (*Dialium guianensis*, *Lisyloma* spp., *Schyzolobium parabybum*), Clusiaceae (*Callophyllum brasiliense*) y Apocynaceae (*Aspidosperma megalocarpon* y *A. cruentum*). La selva fue sujeta a extracción selectiva de caoba (*Swietenia macrophylla*) y cedro



(*Cedrela odorata*) durante la década del 70. El sotobosque es dominado por Rubiaceae, Piperaceae, Arecaceae y Araceae. El área es de aproximadamente 2,066 ha, ubicada en la confluencia fronteriza de los estados de Tabasco y Chiapas de México con la República de Guatemala.

El patrón de paisaje en NHC se caracteriza dos ecosistemas, el remanente de selva mediana sub-perennifolia (RE) protegida por la normatividad ejidal, adyacente a la matriz agropecuaria (MA) que se identifica por la ocurrencia de franjas secuenciales de perturbación antropogénica, con las unidades de vegetación secundaria más antiguas hacia las partes más altas y disminuyendo en edad hacia las bases de las lomas. En las partes de topografía más llana se desarrollan las pasturas, con árboles dispersos y árboles alineados en los cercos. La RE está conectada al Petén de Guatemala y las estribaciones noroccidentales de la Selva Lacandona, y funciona como el núcleo emisor de biodiversidad hacia el interior del ejido.

Grupo de estudio

Los gasterópodos terrestres, un grupo numeroso estimado en 35,000 especies, en su mayoría no descritas, son organismos de pequeño tamaño, principalmente detritívoros que participan activamente en el reciclaje de nutrientes y por tanto de energía dentro de los ecosistemas terrestres (Barker 2001). Constituyen un grupo funcionalmente valioso, recientemente bien estudiado dentro de los invertebrados de los ecosistemas continentales, especialmente por características conquiológicas (Pérez & López 2002). Su composición y abundancia es afectada negativamente por la perturbación y el disturbio en sus hábitats (Willig & Camilo 1991, Álvarez & Willig 1993, Secret *et al.* 1996) por lo que funcionan como indicadores del grado de alteración de los mismos (Baqueiro-Cárdenas *et al.* 2007). En Tabasco se tienen datos parciales de la diversidad de estos invertebrados (Rangel & Gamboa 2001, Rangel *et al.* 2004, Rangel & Gamboa 2006) pero es necesario un mayor esfuerzo científico para completar el inventario de la malacofauna del estado, que puede ser importante en números debido a la



coexistencia de ambientes de planicie inundable, no inundable y de montañas, algunas con un aislamiento importante. La sierra de Tenosique, por su conexión con El Petén de Guatemala y la Selva Lacandona de Chiapas incluso puede contener más especies de este grupo. No obstante, como sugieren Rangel & Gamboa (2006) aún falta información científica sobre este grupo para tener referencias ecológicas confiables sobre la malacofauna de la región.

Diseño de muestreo

Entre el 24 de Julio y el 28 de Septiembre de 2008, se realizó el muestreo de gasterópodos terrestres siguiendo la técnica sugerida por L. J. Rangel (Com. pers.), ubicando 10 cuadrantes de 1 x 1 m en cada unidad de paisaje, en los cuales se colectó la hojarasca y el suelo superficial (explorando hasta 5 cm de profundidad), que fue depositado en doble bolsa de plástico de 5 kg, debidamente etiquetadas. Paralelamente a cada cuadrante se hizo un muestreo por unidad de tiempo, buscando durante 15 minutos, tanto en la vegetación como en otros elementos del entorno (rocas, troncos caídos, podridos) todo molusco vivo o su concha para incluirlo en la muestra. Así se generó una muestra compuesta para cada punto de muestreo. La ubicación de los puntos siguió una secuencia diagonal, atravesando cada una de las unidades de paisaje consideradas en el estudio. Se realizaron cuatro réplicas de cada unidad y así se lograron 40 puntos para representarlas respectivamente. Las cuatro réplicas de los ecosistemas, matriz agropecuaria (MA) y selva (RE), fueron alternadas secuencial y cronológicamente para disminuir sesgos. Bajo este esquema de muestreo cada uno de los dos ecosistemas fue representado por 160 puntos. El método de muestreo fue evaluado mediante curvas de acumulación de especies, la ecuación de Clench (1978) y el índice de rarefacción de Cole, con EstimateS 8.0 (Colwell 2006). Las unidades fueron ubicadas considerando la distribución espacial que sigue un gradiente posicional (Tabla 1), que en MA se distingue por acahuales maduros (AM) en las partes más altas de las lomas, seguidas en las laderas por los acahuales jóvenes (AJ), adyacentes a potreros con árboles dispersos (PAD) y árboles en línea



(AL) hacia el pie de monte y los valles. Dentro de la RE se ubicó unidades denominadas REAM (Equivalente posicional de AM), REAJ (Equivalente posicional de AJ), REPAD (Equivalente posicional de PAD) y REL (elementos lineales o veredas dentro de la selva).

Identificación taxonómica

Con apoyo de especialistas del Laboratorio de Malacología, División de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT-DACBIOL), Villahermosa, Tabasco, México, y utilizando literatura especializada que incluyó entre otros a Martens (1890-1901), Pilsbry & Lowe (1932) y Pérez & López (2002), se pudo identificar hasta especie a 43 gasterópodos de la zona y siete hasta género, totalizando 50 registros para la zona. Los especímenes fueron depositados en la colección malacológica de UJAT-DACBIOL.

Caracterización de unidades

Se consideró como descripción de cada unidad de paisaje al conjunto de características estructurales y físicas, medidas dentro de cada una de los elementos del paisaje estudiados y que incluyen a la temperatura y humedad relativa (medidos por HOBO Data Logger y procesados por Boxcar 3.0), iluminación total bajo el dosel (fotos hemisféricas procesadas con Hemiview 2.1 (Delta-T Devices 1999), altitud (Altímetro Cassio Forester FTS-100), pendiente (Clinómetro Suunto) y, variables estructurales usualmente consideradas en este tipo de estudios como densidad de estratos sucesionales arbóreos, arbustivos (DAP > 5 cm y DAP < 5cm) y herbáceos, área basal por hectárea (Vieira et al. 2003), cobertura del dosel (medida con Densitómetro GRS), cantidad de estratos sucesionales, altura media del dosel (Clinómetro Suunto) y cobertura del suelo, está última mediante foto hemisférica y Hemiview 2.1.



Tabla 1. Descripción de las unidades que se incluyeron en el estudio de la relación entre paisaje y el ensamble de Gasterópodos terrestres en NHC

Unidad Mayor	Unidad	Descripción	Secuencia posicional
Matriz Agropecuaria (MA)	Acahual Maduro (AM)	Vegetación secundaria > 15 años	Ocurren en la parte superior de lomas.
	Acahual Joven (AJ)	Vegetación secundaria = 15 años	Ocupan predominantemente las laderas.
	Potrero con árboles dispersos (PAD)	Pasturas con árboles como componente de forraje o sombra	Se establecen principalmente al pie de monte, valles y algunas laderas.
	Árboles en línea (AL)	Árboles en los cercos, en hileras.	Pie de monte y valles
Remanente de Selva (RE)	Remanente de selva en parte superior de lomas (RE _{AM})	Selva establecida en partes altas de las lomas.	Partes altas o cimas de las lomas en una posición similar a AM.
	Remanentes de selva en las laderas (RE _{AJ})	Selva establecida en las laderas de las lomas.	Desarrollada en laderas de lomas, en similar posición a AJ
	Remanente de selva en pie de monte y valles (RE _{PAD})	Selva establecida en el pie de las lomas y valles.	Ubicada en el pie de monte o valles tal como PAD
	Remanente de selva adyacente a caminos (REL)	Selva perturbada por caminos de acceso	Aleatorio, siguiendo senderos o caminos dentro de la selva.

La composición específica y la diversidad alfa del ensamble de moluscos respecto a las unidades del paisaje fueron evaluadas según Pérez et al. (2007) mediante índices de riqueza, diversidad (Shannon-Weiner), dominancia (Simpson) y equitatividad (Pielou). Para detectar diferencias entre los tamaños de los ensambles y las abundancias de gasterópodos se aplicaron análisis de varianza. La normalidad y homocedasticidad de los datos fueron comprobados mediante la prueba Kolmogorov-Smirnov y el contraste de Levene respectivamente (Habit *et al.* 2003). Se determinó la correlación de Pearson entre la riqueza y abundancia de especies por unidad y las correspondientes variables físicas y estructurales. Para todas las pruebas se aceptó un nivel de riesgo $\alpha = 0.05$ y se utilizó SPSS 10.0 (Anonymous 1999). Un resumen de las características biofísicas de cada unidad se presenta en la Tabla 2.



Se categorizó la abundancia con base en una simplificación de la escala de Tansley & Chip (1926) propuesta para moluscos terrestres por Guevara-Muñoz (1998) considerando las densidades acumuladas, resultando en cinco categorías: 5) dominantes o muy abundantes (> 80 individuos colectados para la especie), 4) abundante (de 61 a 80 individuos), 3) poco abundante (41 a 60), 2) ocasional o escasa (21 a 40) y 1) rara cuando menos de 20 individuos han sido colectados para la especie. Para estimar la frecuencia se adaptó la escala considerando los cuadrantes o parcelas de muestreo, resultando en cinco categorías: 5) dominantes o muy abundantes (> 31 cuadrantes contienen la especie), 4) abundante (24 a 31), 3) poco abundante (16 a 23), 2) ocasional o escasa (8 a 15) y 1) rara cuando menos de ocho cuadrantes contienen a la especie.

La categorización de la asociación especie - grado de alteración antropogénica en las unidades por parte de los gasterópodos terrestres del ejido, se definió desde los que prefieren unidades conservadas (Cualquier combinación de las unidades REAM, REAJ, y RAPAD o REL), ligeramente alteradas (unidades de RE más acahuales o cuando solo se encontró en REL), moderadamente alterados (Cualquier tipo de acahual), alteradas (MA en general, pero que incluya combinaciones de hábitats muy alterados con acahuales o una unidad de RE) hasta los que prosperan en unidades muy alteradas (cuando solo se registró en AL y/o PAD). Además se aplicó la categoría de cosmopolita (euribiontes) para aquellas especies que estuvieron presentes en todas o la mayoría de las unidades de ambos ambientes mayores. Las especies asociadas exclusivamente a cada unidad de paisaje fueron consideradas indicadoras de ese hábitat, constituyendo el grupo más efectivo para evaluar cambios en la biota a través de la heterogeneidad del paisaje.

Para analizar inicialmente la diversidad beta, comparando las unidades entre sí con base en su composición específica, se utilizó el análisis multivariado de cúmulos con el índice Bray-Curtis como medida de distancia por ser asimétrico y considerar el valor cuantitativo del dato (Zuur *et al.* 2007). También se utilizó el análisis de ordenación no métrica dimensional (NMD) y de correlación



canónica (CCA) para mostrar relaciones entre ensamble de moluscos y variables estructurales y ambientales de las unidades (Araujo 2000, Legendre 2008). Para estos cálculos se utilizaron las aplicaciones ADE4 en ambiente R 2.5.1 (Venables *et al.* 2007), PAST 2.0 (Øyvind *et al.* 2001), CANOCO 5.0 (Lepš & Šmilaur 2005) y PRIMER 6.0 (Clarke & Gorley 2006).

Tabla 2. Características estructurales y biofísicas de las unidades del paisaje del ejido NHC,

Parámetro	AM	AJ	AL	PAD	RE _{AM}	RE _{AJ}	RE _{PAD}	REL
Pendiente (%)	46.75 ± 3.40	44 ± 8.87	10 ± 5.23	10.75 ± 5.50	31 ± 10.10	31.5 ± 10.34	20.5 ± 13.82	24.75 ± 13.40
Temp. (°C)	27.35 ± 1.21	28.41 ± 1.07	29.54 ± 1.46	31.51 ± 1.76	25.24 ± 0.79	25.31 ± 0.74	25.31 ± 0.80	25.45 ± 0.72
Humedad Relativa (%)	84.72 ± 6.4	81.73 ± 6.81	76.69 ± 5.57	73.03 ± 6.79	89.79 ± 3.35	89.99 ± 2.87	90.77 ± 1.81	89.11 ± 4.00
Iluminación total (Mjoul/m ² /año)	3395.65 ±2930.1	4580.62 ±3381.0	11543.7 ±2943.6	15017.6 ±595.82	1919.37 ±1661.5	2519.04 ±1326.4	2630.35 ±1222.0	2564.24 ±235.39
Cobertura dosel (%)	80.06 ± 7.68	65.35 ± 7.14	31.25 ± 8.21	10.67 ± 4.95	84.33 ± 0.99	84.04 ± 3.37	83.2 ± 6.20	74.22 ± 5.82
Cobertura suelo (%)	73.92 ± 22.05	40.28 ± 48.95	25.57 ± 24.84	1.05 ± 0.93	77.87 ± 21.21	74.57 ± 12.53	73.36 ± 18.97	73.24 ± 8.32
Estrato sucesional	4	3	3	3	4	4	4	4
Altura dosel (m)	18.55 ± 4.82	9.2 ± 2.76	7.43 ± 0.79	6.5 ± 1.66	28.08 ± 2.83	29.13 ± 0.69	29.13 ± 2.43	28.45 ± 4.02
Densidad herbáceas y plántulas (ind/ha)	66979.2 ± 9618.8	104583.3 ± 15080.8	151146 ± 40455.1	241562.5 ± 109775.9	127083.3 ± 17772.4	150000 ± 49914.3	124583.3 ± 20567.5	144375 ± 45103.4
Densidad arbustiva (ind/ha)	2941.67 ± 1591.5	2075 ± 319.0	891.67 ± 422.8	275 ± 241.0	2091.67 ± 419.3	2308.34 ± 824.3	2350 ± 1017.8	1925 ± 1095.7
Densidad arbórea (ind / ha)	1125 ± 253.2	1028.33 ± 336.0	356.67 ± 143.0	63.33 ± 34.6	1145 ± 81.0	1226.67 ± 118.8	1088.33 ± 33.3	835 ± 171.5
Área Basal (m ² /ha)	18.56 ± 4.50	12.94 ± 5.08	15.24 ± 5.81	4.79 ± 2.18	41.52 ± 18.10	85.08 ± 66.97	32.77 ± 3.96	25.31 ± 14.00

RESULTADOS

Eficiencia de muestreo

Se capturaron 1,782 especímenes de moluscos terrestres, de 50 especies y 19 familias, alcanzando una eficiencia de 96%, pues para el



ejido se esperaban, según la ecuación de Clench (1978), una riqueza de 52 especies (asíntota de la curva de acumulación). La captura de 41 spp. en ecosistemas de selva logra el 100% de eficacia (Figura 1 a), con base en la acumulación esperada. La mayor captura ocurrió en REAJ (32 especies, 82.05%) y la menor en unidades REAM y REL (30 spp, 77%). En la matriz agropecuaria se capturó el 100% de las especies esperadas (45 spp.). En las unidades asociadas a este ecosistema, la captura fluctuó desde el 33.33% (14 spp) en PAD hasta el 83.33% (35 spp.) en AM (Figura 1 b).

La asíntota, considerando la curva de acumulación de especies generada por la secuencia gráfica de los valores del índice de Cole para la intensidad de muestreo aplicada en este estudio (Figura 2) indica que 52 especies de Gasterópodos terrestres pueden esperarse en todo el paisaje del ejido. De esta riqueza se capturó 50 especies (96%). En los dos ecosistemas del ejido, RE y MA, la proporción de capturas alcanza el 100% de lo que se esperaba respectivamente, constituyendo evidencia de la eficacia del muestreo bajo el método empleado.

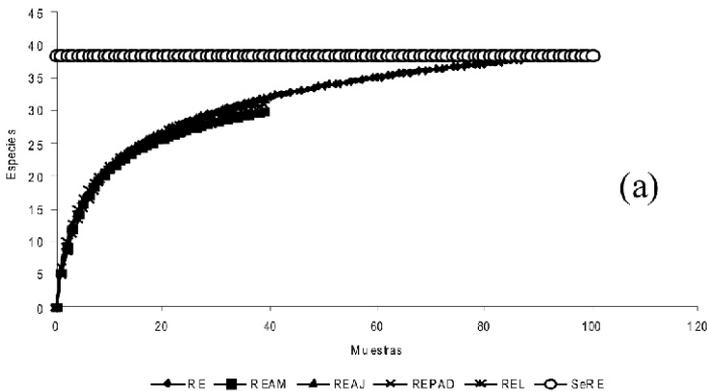
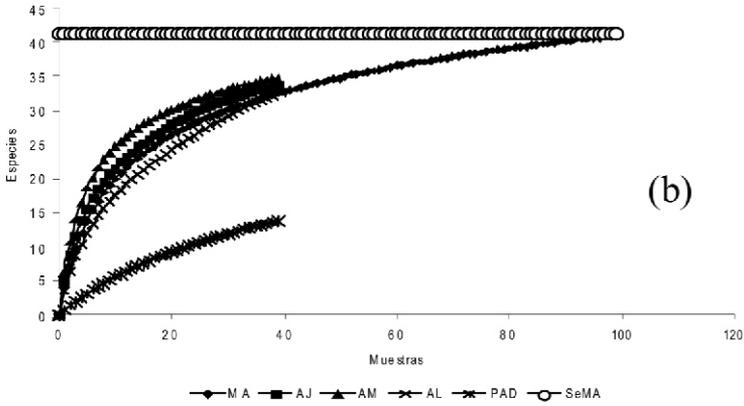


Figura 1. (a) Curva de acumulación de especies, utilizando el índice de Cole, para las comunidades de Gasterópodos asociadas a unidades del ecosistema de selva remanente (RE).



(b) Acumulación de especies asociadas a cuatro unidades del ecosistema de matriz agropecuaria (MA) en NHC.

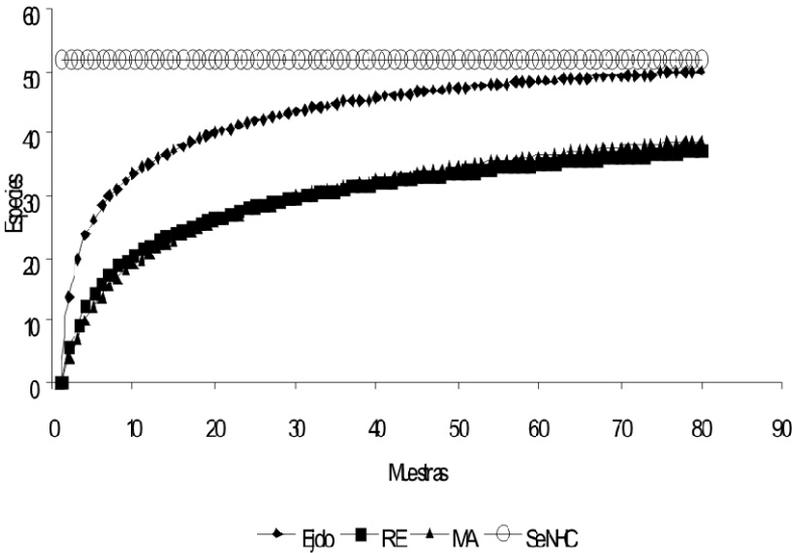


Figura 2. Curvas de acumulación de Gasterópodos terrestres esperados en cada ecosistema (RE y MA) y todo el paisaje de NHC. La asintota muestra el número teórico de especies ($S_{\text{enNHC}} = 52$ spp)



Relaciones ecológicas

El ANDEVA demuestra que hay diferencias entre las unidades respecto al número de especies colectadas en cada unidad ($F=19.362$, $p < 0.001$, Anexo 1.1) y entre las densidades de moluscos colectados en ellas ($F=15.573$, $p < 0.001$, Anexo 1.2). La prueba Duncan ubica a las PAD como las unidades de menor diversidad en términos de colecta (dos especies por ecounidad), inferior al registro de 9 especies que se encuentran en promedio en las unidades AL, y muy por debajo de las 12 a 15 que se encuentran en unidades de vegetación secundaria o de selva. Los AM registraron el mayor número promedio de especies (15 spp), probablemente debido al efecto de disturbio intermedio (Connell 1978) o efecto del dominio medio o MDE (Colwell *et al.* 2004) que, entre extremos del paisaje, representa la vegetación secundaria. Las variables estructurales y ambientales se correlacionan de manera altamente significativa con la cantidad de individuos y con la cantidad de especies, pero las variables edáficas y de la superficie (densidad de herbáceas y plántulas) aparentemente no están influyendo significativamente en el número de especies e individuos colectados en las diferentes unidades. Las correlaciones de Pearson más relevantes ($p < 0.05$, Anexo 2) demuestran que los hábitats con mayor número de estratos, cobertura y altura media de dosel, menor temperatura, mayor humedad relativa y altitud sobre el nivel del mar (RE y Acahuales) tienden a presentar mayores promedios de especies y de individuos colectados, contrario a lo que ocurre conforme el hábitat es más abierto, caluroso y seco (AL, PAD). Debido a que la mayoría de las especies de gasterópodos terrestres habitan en el sustrato superficial o mantillo (en su interior o debajo), y que esta condición es característica de la selva y los acahuales debido a la acumulación abundante de hojarasca, ambos conjuntos de hábitats proporcionan mejor refugio, protección y alimento para estos organismos (Rangel y Gamboa 2006), por lo cual incrementan su número y diversidad. Lo contrario ocurre hacia condiciones de vegetación más abierta, con menor deposición de material al mantillo (p.e. PAD).



Índices de diversidad

La riqueza de especies muestra disimilitudes en cuanto al número de taxa que ocurren en las ocho diferentes unidades, fluctuando entre un total de 35 especies presentes en AM a 14 especies colectadas en PAD (Tabla 3). A través del gradiente de perturbación no se observó dominancia, y la alta equitatividad es una tendencia en las comunidades de moluscos terrestres de cada unidad. El índice de diversidad Shannon–Weiner muestra similitudes entre ensamblajes, con valores de medios a altos que van de 2.43 a 3.17 en el rango de 0 a 4 en los que comúnmente se expresa este índice.

Tabla 3. Índices de diversidad para las diferentes unidades del ejido NHC.

	AJ	AL	AM	PAD	RE _{AM}	RE _{AJ}	RE _{PAD}	REL
Taxa S	34a	33a	35a	14b	30a	32a	31 ^a	30a
Individuos	238	162b	291a	28c	255ab	267ab	239ab	302a
Dominancia	0.06a	0.07a	0.05a	0.11b	0.07a	0.07a	0.07 ^a	0.07a
Shannon H	3.04a	2.94a	3.17a	2.43b	2.98a	2.96a	2.95 ^a	2.94a
Simpson	0.94a	0.93a	0.95a	0.89a	0.94a	0.93a	0.93 ^a	0.93a
Equitatividad	0.86ab	0.84ab	0.89ab	0.92b	0.88ab	0.85ab	0.86 ^a	0.87ab

Categorías de abundancia

Utilizando el método de Guevara-Muñoz (1998) se estableció que a nivel de ecosistemas (Figura 5) hay una mayor proporción de especies no colectadas en RE (22%) que en AM (11%), manteniéndose similares aquellas especies consideradas raras (61% y 71% respectivamente), ocasionales (20% y 16%) o poco abundantes (5% y 9%). Variaciones relevantes se encuentran en las categorías abundantes y dominantes, que tienden a incrementarse hacia la RE mientras las categorizadas como abundantes destacan hacia la MA. A escala de todo NHC, las proporciones de raras destacan sobre las demás (28 spp, 56%), mientras las dominantes obtienen nueve especies (18%), similar proporción que las ocasionales (ocho especies, 16%), patrón frecuente en las comunidades animales y vegetales en el trópico (Lamprecht 1990, Delgado y Finegan 1999, Hartshorn 2002). Las listas de estas especies por unidad y ecosistema se detallan en el Anexo 3.

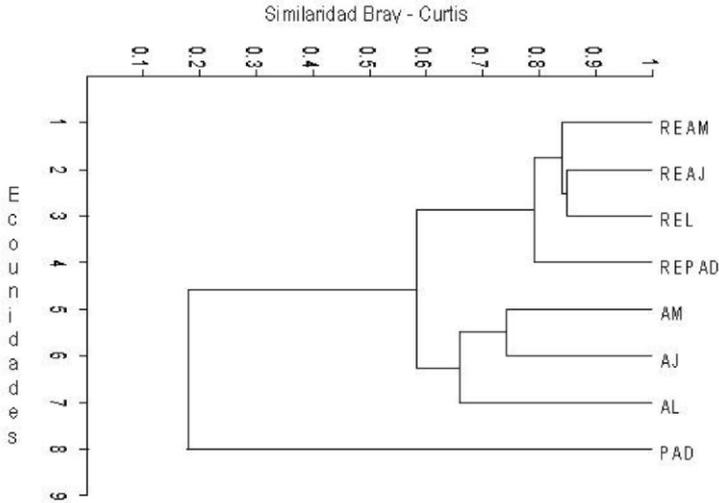


Figura 6. Análisis de cúmulos utilizando el índice de Bray-Curtis para los ensambles comunitarios de gasterópodos terrestres en NHC, Tenosique, Tabasco.

El NMD resulta útil para describir el comportamiento de los datos, previamente sometidos a la prueba Box & Cox (1964), y transformados por raíz cuadrada, siguiendo la Ley de Taylor (Herrando-Pérez 2002). El ordenamiento resultante es congruente con los resultados anteriores y demuestra que existe un impacto importante sobre los ensambles, provocado por el manejo del paisaje del ejido (Figura 7). Ciertas especies de moluscos se encuentran en ambientes muy alterados como PAD o AL, y un número importante de especies aparentemente prefiere los sitios de vegetación secundaria (AM y AJ) mientras un grupo ligeramente menos diverso se asocia más con los remanentes de selva mediana subperennifolia (RE).

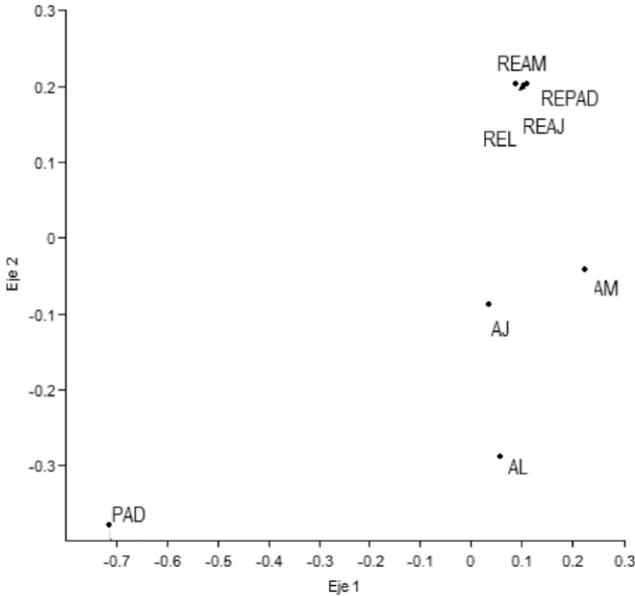
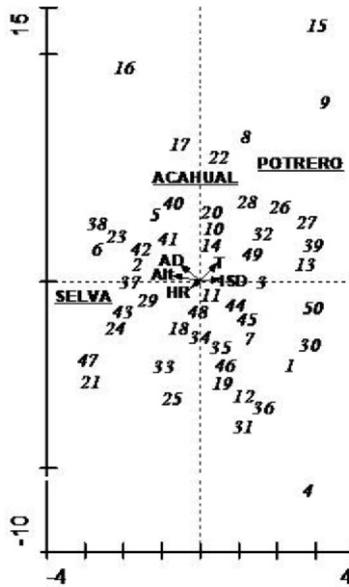


Figura 7. Ordenamiento Dimensional No Métrico (NMDS, estrés 0.048) para los ensamblajes de moluscos terrestres y unidades de paisaje de NHC

El análisis de correlación canónica CCA (Figura 8) muestra la separación de las unidades debidas a la influencia de las variables estructurales y biofísicas, que sigue un patrón similar a los análisis multivariados anteriormente aplicados. Todas las unidades del ecosistema RE se agrupan bajo condiciones similares para ambas categorías de variables. Los AL y PAD se presentan más próximos. Tanto los ensamblajes de gasterópodos de AM como los AJ se separan de las demás unidades de la matriz, aproximándose a las de RE.

Las especies afines hacia hábitat conservados (zona izquierda de la figura 8) incluyen especies con conchas muy traslúcidas (*Glyphyalinia* spp., *C. exiguum*) que están mencionadas como indicadores de estabilidad de los sistemas forestales del trópico. Las variables ambientales vinculadas a la condición de “selva” tales como el mayor número de estratos o la mayor altura en el dosel o del área basal, claramente están influyendo al mayor número de especies y, en el

caso de los hábitat más alterados, la altitud sobre el nivel del mar, la densidad de hierbas y plántulas (que genera un microclima más húmedo) y la iluminación bajo el dosel (más sombra) pueden considerarse los más relevante para las comunidades de moluscos terrestres que ahí prosperan.



DISCUSIÓN

Eficiencia de muestreo: Si consideramos que se puede esperar una comunidad teórica de 52 especies (según curvas de acumulación), de las cuales capturó el 96% para el ejido en la temporada de lluvias, que es cuando la humedad permite la más dinámica actividad de la malacofauna terrestres, se puede asumir que el muestreo fue suficientemente exhaustivo como para hacer inferencias válidas



sobre el ensamble del ejido, y representaría una fuerte evidencia tanto de la fortaleza de la referencia ecológica que representa el remanente de selva como de la sustentabilidad del manejo del paisaje de NHC por los ejidatarios. Los números de especies aportan esa misma evidencia cuando se comparan con otros estudios similares en Tabasco, en otros estados de México y de Mesoamérica. Así Rangel & Gamboa (2001) reportan respectivamente 17, 22 y 32 spp para las Reservas Boca del Cerro, Agua Blanca y el Parque Estatal La Sierra en Tabasco, mientras que para inventarios realizados a escalas geográficas mayores y con mayor tamaño muestral, algunos autores reportan comunidades bastante cercanas a las del ejido de Niños Héroes de Chapultepec (con un área aproximada de 19 km²). Así Correa-Sandoval (2000) reporta 51 spp en el norte de Veracruz, 84 spp en el sur de Nuevo León (Correa-Sandoval *et al.* 2007), mientras un estudio biogeográfico de gran magnitud realizado por Pérez *et al.* (2008) registraron 79 especies para toda la región Pacífico de Nicaragua de 38,700 km².

Índice de diversidad

Con base en la diversidad, el efecto de dominio medio (MDE), no pierde su validez, como lo sugieren Kerr *et al.* (2006), sino que refuerza la base de evidencia sobre la teoría de que un sistema sometido a régimen de perturbación intermedio puede mantener una alta riqueza de especies, tal como lo establece Connell (1978). Los acahuales, especialmente los AM, aportan un fuerte aporte biológico a todo el paisaje, y enriquecen al ecosistema de MA de forma tal, que en suma con las demás unidades de este, superan al ensamble identificado dentro del ecosistema de remanente de la selva mediana subperennifolia, que funciona como la referencia ecológica propia de esa zona de Tabasco, y aceptada como tal por los ejidatarios, tal como sugiere Higgs (1995). Los resultados obtenidos difieren contrastantemente de Pérez *et al.* (2006) quienes encontraron mayor riqueza de especies en zonas conservadas de bosque que en los de vegetación secundaria.



Categorías de abundancia

Destaca el hecho de que las diferencias en los ensamblajes favorecen a la MA como ambiente de mayor diversidad, y que esta se deba a la ocurrencia de acahuales. Pero también es remarcable el hecho de que la diferencia este circunscrita a un número de especies muy reducido, cinco organismos que solo fueron encontrados en RE, que, para el caso funciona como el punto de referencia del ensamblaje original del ejido. Al menos uno de ellos, *Carychium exiguum*, aparece exclusivamente asociado a la selva, y se comprueba su valor como indicador de este tipo de condición tal como lo aseguran López y Perez (sf). Este dato, junto con la mayor riqueza de MA, induce a considerar que la heterogeneidad de la matriz agropecuaria es capaz de sostener un importante componente de la comunidad de gasterópodos terrestres asociado a hábitats menos perturbados, y aún aportar más a este grupo indicador.

Análisis de diversidad beta

Todas las técnicas de análisis multivariado empleadas describen un marcado efecto sobre las comunidades de moluscos, que puede ser debido al tipo de ambiente biofísico y a la diferenciación estructural de la vegetación que existe a lo interno de cada tipo de unidad de paisaje, a la cual responden las especies por sus respectivos potenciales adaptativos, tendencia que puede considerarse como preludio de especiación inducida por los cambios climáticos (Chiba 1998), esta vez por la acción del hombre. Los remanentes de selva contienen ensamblajes muy similares entre sí, independientemente de la posición de las unidades que se anidan en ellos. Las unidades de la matriz tienden a diferenciarse más entre sí. No obstante, los acahuales, especialmente aquellos con edades mayores a los 15 años, AM, contienen una mayor diversidad que cualquier otra unidad de paisaje, manteniendo diferencias consistentes respecto a la composición de especies que ocurre en otras unidades. Esto puede deberse al “efecto de ecotono” que se genera en tales unidades de paisaje y que tiende a incrementar las condiciones edáficas que favorecen a los moluscos terrestres, combinando una probable



mayor cantidad de mantillo fresco, su alimento (Solem 1974) con condiciones similares a la selva en humedad relativa, temperatura y luminosidad.

Los ecosistemas, aún cuando difieren entre sí en sus ensamblajes de malacofauna, se complementan de manera que la diversidad total del paisaje del ejido NHC resulta bastante aproximada a aquella de otras áreas, incluso más conservadas, como reservas naturales y parques estatales (Rangel & Gamboa 2001, 2006, Rangel *et al.* 2004), representando una oportunidad para revertir el proceso de destrucción de la biodiversidad del estado de Tabasco (Rangel & Gamboa 2000), sin eliminar los objetivos económicos del componente humano.

CONCLUSIONES

El ensamblaje de Gasterópodos terrestres cambia en función de las modificaciones inducidas por el manejo de los ejidatarios a través del paisaje. Esta alteración puede ser medida tanto por análisis multivariado de tipo cúmulo, como por técnicas multivariadas (NMD, CCA), pero además puede ser verificado con base en los índices de diversidad y análisis descriptivos que las relacionan a las especies con el grado de alteración estructural y físico-ambiental de las unidades. Se observa una mayor diversidad de moluscos en la matriz agropecuaria que en el referente ecológico, cuyo ensamblaje es casi en su totalidad similar al de MA, manteniendo diferencias con base en solo cinco especies. La matriz por su parte, presenta nueve especies que no fueron encontradas en remanentes de selva. El 72% del ensamblaje es compartido en ambos ecosistemas, y al menos una especie, *Carychium exiguum*, es indicadora de la estabilidad ecológica de la selva remanente, pues esta especie parece no poder sobrevivir en otro tipo de condición. Con base en esto, puede afirmarse que el manejo del paisaje del ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco es ecológicamente sustentable, al menos para este grupo de fauna indicadora, y que este estatus se debe en gran medida a la heterogeneidad de unidades que logran, mediante el



manejo local, conferido a todo el paisaje, manteniendo remanentes de selva adyacentes a una matriz muy diversa estructuralmente. Por otro lado, el hecho de que el ejido NHC maneje un paisaje heterogéneo, con áreas de reserva al lado de la matriz heterogénea permite aseverar que hay un modelo sustentable potencial en ese ejido.

AGRADECIMIENTO

A los ejidatarios de Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique por su colaboración. A FOMIX-CONACYT, que con su respaldo permitió que se hiciese todo el trabajo de campo necesario para producir este artículo. A ECOSUR, por el respaldo científico, y el apoyo directo en campo. A UJAT, especialmente al personal del Laboratorio de Malacología de la DACBIOL, Villahermosa, Tabasco, que posibilitaron el éxito de este esfuerzo investigativo. A la DIA-SRE y al Gobierno de México por el apoyo financiero para mis estudios de doctorado.

LITERATURA CITADA

Álvarez J, Willig MR (1993) Effects of treefall gaps on the density of land snails in the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. *Biotropica* 25(3): 100-110.

Anonymous (1999) SPSS Advanced Statistic™ 10.0 SPSS, Inc., Chicago, Illinois.

Araujo F (2000) Nymphalid butterfly communities in an amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera* 35: 29-45.

Atauri J, De Lucio J (2001) The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159.



Baqueiro-Cárdenas ER, Borabe L, Goldaracena-Islas CG, Rodríguez-Navarro J (2007) Los moluscos y la contaminación. Una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 1-7

Barker GM (2001) *The biology of terrestrial mollusc*. CAB International 2001. G. M. Barker (ed.). Landcare Research, Hamilton, New Zealand 540 p.

Barrientos Z (2003) Lista de especies de moluscos terrestres (Archaeogastropoda, Mosogastropoda, Archaeopulmonata, Stylommatophora, Soleolifera) informadas para Costa Rica. *Rev.Biol. Trop.* 51(3): 293-304.

Berger B, Dallinger R (1993) Terrestrial snails as quantitative indicators of environmental metal pollution. *Environmental Monitoring and Assessment*. 25: 65-84.

Berkes F, Colding J, Folke C (2000) Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecological Application* 10(5): 1251-1262.

Box GEP, Cox DR (1964) An analysis of transformations. *Journal of Research of the Statistical Society* 26: 211-243.

Chiba S (1998) Synchronized evolution in lineages of land snail in oceanic islands. *Palaeobiology* 4(1): 99-108.

Clarke KR, Gorley RN (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.

Clench HK (1978) To make regional lists of butterflies some thoughts. *Lepidopterists' Society* 33(4): 216-231

Clewell A, Aronson J (2006) Motivations for the restoration of ecosystems. *Conservation Biology* 20(2): 420-428.



Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far. *The American Naturalist*, 163: 1–23.

Colwell RK (2006) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL<purl.oclc.org/estimates>

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310

Connell JH, Sousa WP (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121(6): 789-824

Correa-Sandoval A (2000) Gastrópodos terrestres del norte de Veracruz. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 79: 1-9

Correa-Sandoval A (2003) Gastrópodos terrestres del noreste de México. *Rev. Biol. Trop.* 51(3): 507-522

Correa-Sandoval A, Strenth NE, Salazar-Rodríguez MC (2007) Zoogeografía de los Gastrópodos terrestres del sur de Nuevo México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 23(2): 143-162.

Dallinger R (1994) Invertebrate organisms as biological indicators of heavy metal pollution. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 48(1): 27-31.

Davies N, Smith DS (1997) Munroe revisited: a survey of West Indian butterfly faunas and their species-area relationship. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 285-294.

Delta-T Devices, Ltd. (1999) HemiView Manual Revision Number 2.1. Delta-T Devices, Ltd., Cambridge, U.K.



Delgado D, Finegan B (1999) Biodiversidad vegetal en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana*, 25: 14-20.

Dobson AP, Bradshaw AD, Baker AJM (1997) Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515-522.
Forman R, Godron M (1986) *Landscape ecology*. John Wiley and Sons, New York, New York, USA. 619 p.

Guevara-Muñoz Z (1998) Estudio faunístico de los moluscos continentales del departamento de Managua. Tesis de Licenciatura en Ecología y Recursos Naturales, UCA, Managua, Nicaragua. 138 pp.

Habit E, Victoriano P, Rodríguez-Ruiz A (2003) Variaciones espacio-temporales del ensamble de peces de un sistema fluvial de bajo orden del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 3-14

Hamer KC, Hill JK, Lacey LA, Langan AM (1997) Ecological and biogeographical effects of forests disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography*, 24: 67-75

Hartshorn GS (2002) Biogeografía de los bosques neotropicales. En: Gariguata MR, Kattan GH (eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. EULAC/GTZ. 1 ed. Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica. 692 p.

Herrando-Pérez S (2002) Manual de ecología matemática. Un enfoque práctico al análisis multivariado (PCA, CLUSTER y MDS) para detectar patrones en ecología. Manual de Referencia, 2ª Ed. ECOSUR, Chetumal, Quintana Roo. 60 pp.

Higgs E (2003) *Nature for design: People, natural processes and ecological restoration*. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, EU. 131-177.



Holl KD, Crone EE, Schultz CB (2003) Landscapes restoration: Moving from generalities to methodologies. *BioSciences*, 43: 491-502.

Holling CS (2001) Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems* 4(5): 390-405.

Horner-Devine M, Daily G, Ehrlich P, Boggs C (2003) Countryside biogeography of tropical butterflies. *Conservation Biology* 17(1): 168-177.

Isaac-Márquez R, De Jon B, Ochoa-Gaona S, Hernández S (2005) Estrategias productivas campesinas: un análisis de los factores condicionantes del uso de suelo en el Oriente de Tabasco, México. 21(42): 56-72, 2005.

Kerr JT, Perring M, Currie DJ (2006) The missing madagascan mid-domain effect. *Ecology Letters*, 9: 149-159

Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharrntke T (2003) How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies?. *Journal of Biogeography*, 30: 889-900.

Lamprecht H (1990) *Silvicultura en los trópicos*. GTZ, RFA. 335 pp.
Legendre P (2008) Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 1(1): 3-8.

Lepš J, Šimilaur P (2005) *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press. UK. 269 pp.

López A, Pérez M (sf) Nicaraguan maximum diversity of terrestrial molluscs enriched by fallen trees: "Seek a good tree and find a safe



haven". 3 p. Consultado en línea el 25 de Mayo de 2009 en www.bionica.org

Martens Ev (1890-1901) Land and Freshwater Mollusca. In: Godman & Salvin (eds.) *Biologia Centrali-Americana. Zoologia* 9(i-xxviii): 1-706. Taylor & Francis, London, England.

Monge-Najera J (2003) Introducción: Un vistazo a la historia natural de los moluscos. *Rev. Biol. Trop.* 51(3): 1-3.

Ochoa-Gaona S, Pérez-Hernández I, De Jong B (2008) Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, Méx. *Rev. Biol. Trop.* 56: 657-673

Øyvind H, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica*, 4(1): 1-9 http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Pérez AM, Sotelo M, Arana I, López A (2008) Diversidad de moluscos gasterópodos terrestres en la región del Pacífico de Nicaragua y sus preferencias de hábitat. *Rev. Biol. Trop.* 56(1): 317-332.

Pérez AM, Sotelo M, Siria I, Alkemade R, Aburto L (2007) Developing a species based model for biodiversity assessment in an agricultural landscape in Nicaragua. *Gaia*, 8: 1-54.

Pérez AM, Sotelo M, Ramírez F, López A, Siria I (2006) Conservación de la biodiversidad en sistemas silvopastoriles de Matiguás y Río Blanco (Matagalpa, Nicaragua). *Ecosistemas*. 2006(3).

http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=4298Id_Categoria=28tipo=portada



Pérez AM, Sotelo M, Arana I (2004) Altitudinal variation of diversity in landsnail communities from Maderas Volcano, Ometepe Island, Nicaragua. *Iberus*, 22(1): 133-145.

Pérez, AM, López A (2002) Atlas de los moluscos Gasterópodos Continentales del Pacífico de Nicaragua. 1a Edición, UCA, Managua, Nicaragua. 312 pp.

Pérez AM, Vilaseca J, Zione N (1996) Sinecología básica de moluscos terrestres en cuatro formaciones vegetales de Cuba. *Rev. Biol. Trop.* 44(1): 133-146.

Pilsbry HA, Lowe HN (1932) West Mexican and Central American mollusk. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 84: 33-144.

Ramos Z (2004) Estructura y composición de un paisaje boscoso fragmentado: Herramienta para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad. Tesis Magíster Scientiae, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 216 pp.

Rangel-Ruiz LJ, Gamboa-Aguilar J (2006) Listado preliminar de Gasterópodos terrestres de “Boca del Cerro”, Tenosique, Tabasco, México. *Kuxulkab´*, 11(22): 51-57.

Rangel-Ruiz LJ, Gamboa-Aguilar J, Alegría F (2004) Diversidad Malacológica en la Región Maya. II. “Parque Estatal Agua Blanca”, Tabasco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(1): 55-62.

Rangel-Ruiz LJ, Gamboa-Aguilar J (2001) Diversidad malacológica en la Región Maya. I. “Parque Estatal de La Sierra”, Tabasco, Méx. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 82: 1-12

Rangel-Ruiz LJ, Gamboa-Aguilar J (2000) Gasterópodos epicontinentales de la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla,



Tabasco. Universidad y Ciencias 15(30): 129-140.

Ricketts TH, Daily GC, Ehrlich PR, Fay JP (2001) Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: Biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* 15(2): 378-388.

Rundlöf M, Smith HG (2006) The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscapes context. *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1121-1127.

Schulze CH, Waltert M, Kessler PJA, Pitopang R, Shahabuddin-Veddeler D, Mühlberg M, Gradstein SR, Leuschner C, Steffan-Dewenter I, Tscharrntke T (2004) Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: Comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* 14(5): 1321-1333.

Secret MF, Willig MR, Peppers LL (1996) The legacy of disturbance on habitat associations of terrestrial snails in the Luquillo Experimental Forest, Pto Rico. *Biotropica* 28(4): 502-514

Solem A (1974) *The shell makers*. Wiley & Sons, 299 pp.

Tansley A, Chip T (1926) *Aims and methods in the study of vegetation*. The British Empire Vegetation Committee, Whitefriars Press, London. 383 pp.

Turner M, Gardner R, O'Neill R (2001) *Landscape ecology in theory and practice: Pattern and process*. Springer-Verlag, New York, USA. 401 pp.

Venables W, Smith D, R Development Core Team (2007) *An introduction to R. Notes on R: A programming environment for data analysis and graphics version 2.5.1*. 100 p



Vera-Ardila ML, Linares EL (2005) Gastrópodos de la región subxerofítica de La Herrera, Mosquera, Cundinamarca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de la Ciencia* 29(112): 439-456

Vieira IC, Silva A, Davidson E, Stone T, Reis C, Guerrero J (2003) Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 87: 470-481

Weibull AC, Bengtsson J, Nohlgren E (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23: 743-750

Willig MR, Camilo GR (1991) The effect of Hurricane Hugo on six invertebrate species in the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. *Biotropica* 23(4): 455-461

Zuur A, Leno E, Smith G (2007) Analysing ecological data. In: *Statistics for biology and health*. M. Gail, K. Krickeberg, J. Samet, A. Tsiatis and W. Wong, Series Eds. Springer Science + BusinessMedia, LLC, 233 Spring Street, New York, USA. 667 pp

ANEXO

Anexo 1.1. ANDEVA unifactorial para el número de especies de Gasterópodos terrestres por cada unidad de paisaje del NHC.

z	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Unidades	1353.29	7	193.33	19.36	0
Error	878.67	88	9.99		
Total	2231.96	95			



Anexo 1.2. ANDEVA unifactorial para el número de individuos colectado en cada ecosomaico del paisaje de NHC.

Factor de Variación	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Ecosomaico	4670.96	7	667.28	15.57	0.00
Error	3770.67	88	42.85	2.84	
Total	8841.63	95			

Anexo 2. Correlaciones Pearson entre variables biológicas, variables estructurales y ambientales de las unidades de NHC, Tenosique, Tabasco, sureste de México.

	lcap	DAr	Dar	Dhe	AB	Nest	CD	CS	AD	ISD	IBD	Tem	HR	HS	pH	Alti
Nsp	.391 0.00 ***	.16 .112 ns	.10 .332 ns	.05 .652 ns	.11 .304 ns	.291 .004 **	.228 .025 *	-.16 .115 ns	-.387 .000 ***	-.334 .001 **	-.195 .057 ns	-.248 .015 *	.284 .005 **	.055 .592 ns	-.193 .060 ns	.347 .001 **
lcap	-	.131 .204 ns	.034 .740 ns	.050 .629 ns	.087 .399 ns	.307 .002 **	.239 .019 *	-.161 .117 ns	.398 .000 ***	.362 .000 *	-.184 .072 ns	-.277 .006 **	.335 .001 **	.025 .808 ns	-.152 .139 ns	.400 .000 ***

Clave: Nsp: Número de especies, lcap: Individuos capturados, DAr: Densidad árboles DAP > 5 cm (ind ha⁻¹), Dar.: Densidad arbustos, Dhe: Densidad herbáceas, AB: Área Basal (m² ha⁻¹), Nest: Número de estratos sucesionales, CD: Cobertura del dosel %, CS: Cobertura del suelo %, AD: Altura media del dosel (m), ISD: Iluminación sobre dosel MJ año⁻¹ m⁻², IBD: Iluminación bajo dosel MJ año⁻¹ m⁻², Tem: Temperatura C°, TemS: Temperatura del suelo, HR: Humedad relativa (%), HS: Humedad el suelo, pH: Potencial de Hidrógeno, Alti: Altitud (msnm). El primer número es el coeficiente "r" y el siguiente la significancia probabilística (p).

* Correlación es significativa la 0.05 (bilateral), **Correlación significativa al 0.01 (bilateral), ns Correlación no significativa, - Correlación inversamente proporcional

Anexo 3. Especies de gasterópodos terrestres y su distribución en el paisaje del ejido NHC.

ESPECIE	AJ	AL	AM	PAD	REAM	REAJ	REPAD	REL	Capt
HELICINIDAE Lamarck, 1799									
<i>Helicina ghiesbreghtii</i>	2	0	3	0	0	0	0	0	5
<i>Helicina oweniana</i>	14	2	21	0	32	32	41	40	182
<i>Lucidella lirata</i>	30	20	20	3	7	11	6	12	109
<i>Schasicilla nicoleti</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	2
CYCLOPHORIDAE , 1847 (Poteriidae Gray, 1850)									
<i>Neocydolus dysoni</i> var. <i>ambiquum</i>	2	1	4	0	9	4	10	7	37
CARYCHIIDAE , Jeffreys.									
<i>Carychium exiquum</i>	0	0	0	0	8	16	9	17	50
VERTIGINIDAE Fitzinger, 1833									
<i>Bothriopupa tenuidentis</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	4
PUPILLIDAE Turton, 1831									
<i>Gastrocopta servilis</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	4
FERUSSACIDAE Bourquignat, 1883									
<i>Geostilbia (Cecilloides) aperta</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Karolus (Cecilloides) consobrinus</i>	23	23	15	6	20	23	17	26	153



<i>Karolus (Cecilioides) iota</i>	13	9	15	1	8	8	12	6	72
SUBULINIDAE Crosse & Fischer, 1877 (Achatinidae Swainson, 1840)									
<i>Lamelaxis gracilis</i>	0	1	8	0	0	2	1	0	12
<i>Lamelaxis micra</i>	3	1	2	1	0	0	0	0	7
<i>Lepitaria exigua</i>	18	15	19	3	13	16	13	18	115
<i>Lepitaria tamaulipensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1
OLEACINIDAE (Spiraxidae Baker, 1955)									
<i>Euglandina cordovana</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Euglandina cumingi</i>	0	1	1	0	1	0	1	3	7
<i>Myxastyla pycnota</i>	3	3	10	0	11	5	2	9	43
<i>Salasiella subcylindrica</i>	2	2	3	0	2	1	2	2	14
<i>Streptostyla meridana</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>Streptostyla nigricans</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	2
SPIRAXIDAE Baker, 1955									
<i>Spiraxis</i> sp. 1	0	2	0	0	0	1	0	0	3
<i>Spiraxis</i> sp. 2	2	3	13	1	20	17	18	26	100
<i>Spiraxis</i> sp. 3	1	0	1	0	5	5	0	4	16
<i>Spiraxis</i> sp. 4	1	0	0	0	2	0	0	1	4
HELICARIONIDAE Bourquignat, 1888									
<i>Guppya gundlachi</i>	7	10	4	3	0	2	2	3	31
<i>Guppya orosciana</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	3
<i>Guppya</i> sp.	0	3	0	0	0	0	2	0	5
ZONITIDAE Mörch, 1864									
<i>Glyphialinia</i> aff. <i>indentata</i>	2	1	10	0	19	24	16	24	96
<i>Glyphialinia paucilirata</i>	3	2	1	0	0	0	0	0	6
<i>Glyphialinia</i> sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Hawalia minuscula</i>	2	0	0	0	0	0	2	0	4
HELMINTHOGLYPTIDAE Pilsbry, 1939									
<i>Averellia coactiliata</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	3
CHAROPIDAE Hutton, 1884									
<i>Chanomhalus pilsbryi</i>	7	3	17	0	10	8	4	12	61
POMATIADAE Gil									
<i>Choanopoma martesianum</i>	6	1	5	0	1	0	4	4	21
<i>Choanopoma terecostatum</i>	3	1	4	0	1	0	0	0	9
UROCOPTIDAE Pilsbry and Vanata									
<i>Coelocentrum furris</i>	2	1	6	0	4	7	3	13	36
<i>Epirobia morini</i>	0	0	2	0	0	2	4	1	9
BULIMULIDAE Trvon, 1867									
<i>Drymaeus corneus</i> var. <i>nubeculatus</i>	10	12	5	3	0	1	2	0	33
<i>Drymaeus illacinus</i>	0	1	5	0	3	1	5	6	21
SYSTROPHIIDAE Thiele, 1926									
<i>Mira discops oval</i>	13	10	24	2	29	31	27	29	165
<i>Mira discops panamensis</i>	1	1	2	0	3	2	0	5	14
ORTHALICIDAE Pilsbry, 1899									
<i>Orthalicus princeps</i>	1	0	0	0	6	3	3	1	14
THYSANOPHORIDAE Pilsbry, 1926									
<i>Thysanophora caecoides</i>	17	11	17	1	11	9	11	7	84
<i>Thysanophora conspurcatella</i>	7	2	3	1	2	5	3	1	24
<i>Thysanophora crinita</i>	5	1	11	0	2	1	2	2	24
<i>Thysanophora hornii</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Thysanophora impura</i>	21	6	25	0	17	19	10	18	116
<i>Thysanophora plagioptycha</i>	12	10	11	1	5	5	5	3	52
<i>Thysanophora</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	1

Clave: AJ: Acahual Jóven, AL: Árboles en Línea, AM: Acahual Maduro, PAD: Potrero con Árboles Dispersos, RE_{AM}: Remanente de Selva equivalente posicional de AM, RE_{AJ}: Remanente de Selva equivalente posicional AJ, RE_{PAD}: Remanente de Selva equivalente posicional de PAD, REL: Elementos Lineales dentro de la Selva (Senderos), Capt.: Total de individuos capturados en el muestreo.