

Informe final* del Proyecto FE005
Efectos de la defaunación de mamíferos herbívoros sobre la estructura y diversidad de la selva húmeda

Responsable:	Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez
Institución:	Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología Departamento de Ecología Evolutiva
Dirección:	Av. Universidad # 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, DF, 04510.
Correo electrónico:	urania@miranda.ecologia.unam.mx
Teléfono/Fax:	5622 9011 y 5622 9039
Fecha de inicio:	Febrero 28, 2007
Fecha de término:	Julio 13, 2011
Principales resultados:	Hojas de cálculo, informe final
Forma de citar** el informe final y otros resultados:	Dirzo. R. 2011. Efectos de la defaunación de mamíferos herbívoros sobre la estructura y diversidad de la selva húmeda. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. FE005. México. D.F.
Forma de citar hojas de cálculo:	Dirzo. R. 2011. Efectos de la defaunación de mamíferos herbívoros sobre la estructura y diversidad de la selva húmeda. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Hoja de cálculo SNIB-CONABIO, proyecto No. FE005. México. D.F.

Resumen:

El enfoque típico de evaluar el impacto antropogénico sobre los ecosistemas naturales es a través de la vegetación (deforestación y fragmentación), por lo regular mediante imágenes obtenidas por sensores remotos. Pocos estudios han considerado la defaunación, en parte debido a que esta variable no es perceptible por los sensores remotos. Sin embargo, hay evidencia contundente de que la defaunación es, en muchos casos, considerable y que a su vez puede tener consecuencias importantes sobre la vegetación. Este estudio está dirigido a evaluar los efectos potenciales de la extinción antropogénica de las poblaciones de mamíferos herbívoros sobre la estructura y diversidad de la vegetación de la selva húmeda. El análisis se basa en el uso de parcelas de observación permanente, en donde todas las plántulas y brinzales serán identificados, medidos (altura) y monitoreados. Las parcelas serán asignadas, al azar, a los siguientes tratamientos: i) exclusión total de mamíferos herbívoros (ET); ii) exclusión de mamíferos grandes (EMG) y iii) testigo (T), con libre acceso para toda la fauna. Las ET estarán rodeadas por malla metálica (1 m de altura) y lámina galvanizada en la base; las EMG sólo por malla metálica, permitiendo el acceso de la fauna pequeña (roedores) a través de un abertura de 10 cm de alto a lo largo de toda la base de la exclusión. Las parcelas T tendrán solamente cuatro estacas de 20 cm de altura, para marcar sus vértices. Anualmente, por un periodo de 5 años, registraremos la supervivencia y crecimiento de las plantas marcadas, así como el reclutamiento de nuevos individuos. A partir de estos datos analizaremos los cambios en la riqueza, diversidad y dinámica florística de la comunidad de plantas. La comparación de estas variables entre los distintos tratamientos permitirá estimar el impacto que la extinción local de mamíferos herbívoros tiene sobre i) la diversidad del sotobosque y sobre las características (p. ej., formas de crecimiento, historias de vida, tamaño de semillas) de las plantas que se reclutan, y ii) la dinámica de regeneración de la selva. Además, este estudio se enmarca dentro de una red continental que incluye sitios en Brasil, Costa Rica, Colombia, Argentina y Perú, en donde se están llevando a cabo programas similares con una metodología comparable a la de esta propuesta. Esto permitirá contrastar/complementar los resultados de este estudio y evaluar, en un contexto amplio, las consecuencias de la defaunación sobre la comunidad de plantas del sotobosque que representan el potencial de regeneración de la selva en su conjunto.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

EFFECTOS DE LA DEFAUNACIÓN DE MAMÍFEROS HERBÍVOROS
SOBRE LA ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD
DE LA SELVA HÚMEDA

INFORME DEL PROYECTO FE005

Investigadores:

Rodolfo Dirzo
Departamento de Biología, Universidad de Stanford,
385 Serra Mall, Stanford, California 94035

Dr. Eduardo Mendoza
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Campus Morelia.
Antigua Carretera a Pátzcuaro # 8701,
Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta,
Morelia, Michoacán, México 58190.

Colaboradores:

Dr. Roger E. Guvara,
Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología AC,
Carretera Antigua a Coatepec 351,
El Haya, Xalapa, Veracruz

Asistentes de campo:

Sr. Santiago Sinaca, Sr. Raul Gil, Sr. Braulio PAxtiána

INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES, MARCO CONCEPTUAL

En la propuesta inicial remitida para evaluación, y subsecuentemente aprobada por la CONABIO, se explicó en detalle el raciocinio, marco de referencia conceptual, y los antecedentes bibliográficos sobre los que se sustenta este proyecto, así como los objetivos específicos que se persiguen en el mismo. Además, en el informe parcial de 2008 se detallaron los métodos empleados para el montaje del experimento (que constituye la esencia del proyecto) en el sitio de estudio (alrededores de la Estación Chajul, Reserva de Montes Azules, Chiapas). Por lo tanto, en este informe no intentamos repetir todos esos aspectos. No obstante, consideramos importante presentar una reseña breve de los mismos con el fin de, idealmente, facilitar a los lectores la revisión y evaluación de los avances que se presentan en este informe, sin tener que recurrir continuamente a dichos documentos previos (si bien puede ser inevitable que los lectores tengan que consultarlos). En todo caso, se aspira a que este documento sea lo más “auto contenido” posible. Además, debido a que el informe de 2008 no incluyó avances sobre el componente de la fauna –que es esencial para este proyecto– este marco introductorio parece necesario, y atiende algunos de los comentarios que al respecto se nos hicieron en el oficio No. DTEPII 969106, punto 4, referente a los tipos (tamaño) de los mamíferos, variación entre bosques, y la heterogeneidad espacial que debe considerarse para que el estudio sea robusto.

El argumento central de este estudio es que la defaunación que están experimentando muchos de los ecosistemas del país, incluyendo algunas áreas naturales protegidas importantes del trópico Mexicano (p.ej., Los Tuxtlas; Dirzo y García 1992, Dirzo y Miranda 1991), tiene el potencial de desencadenar una serie de efectos en cascada, que se podría reflejar, en primera instancia, en cambios en la vegetación del sotobosque defaunado y, potencialmente, en la biodiversidad de dichas áreas. El enfoque predominante

que se ha tomado para evaluar tal hipótesis ha sido a través del método comparativo, consistente en analizar diferentes atributos de la vegetación del sotobosque en sitios contrastantes en cuanto al estado de la fauna y que, idealmente, sean equivalentes en la mayoría de –si no en todas– las características ecológicas de los mismos. Por definición, el enfoque comparativo analiza sitios *distintos* ubicados en diferentes posiciones a lo largo de un “gradiente” de defaunación, lo cual se ilustra, a manera de modelo gráfico, en la Figura 1.

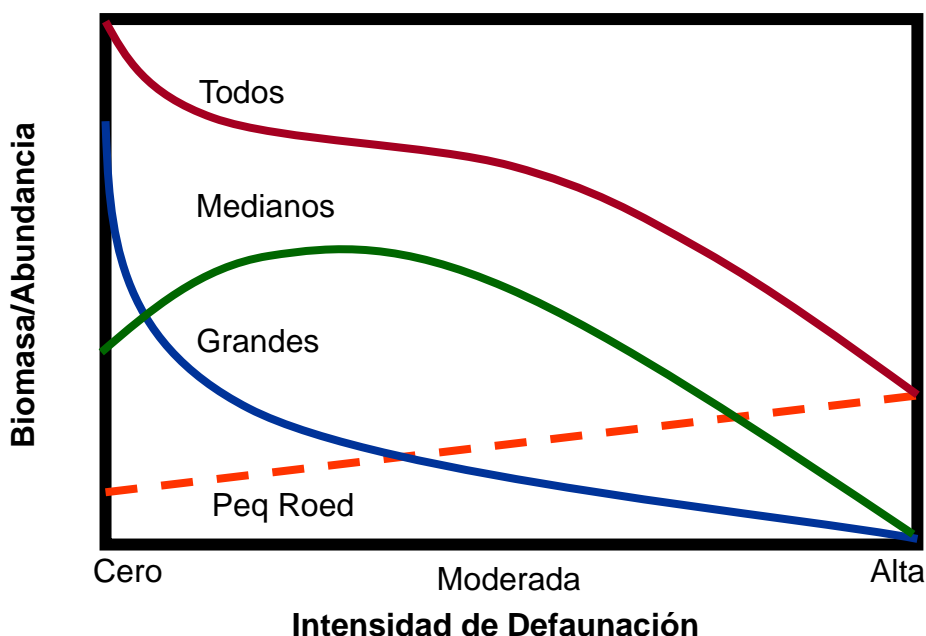


Fig. 1. Modelo de los cambios esperados en la fauna a lo largo del gradiente de defaunación. El modelo sugiere que a medida que la defaunación aumenta, la comunidad de mamíferos cambia (biomasa/abundancia) de manera diferencial: los animales de talla grande, más susceptibles, acusan un decremento rápido y decaen monotónicamente, mientras que los de talla corporal media al inicio incrementan y en condiciones extremas del gradiente decaen a niveles mínimos (o de cero), en tanto que los pequeños roedores incrementan monotónicamente. El sitio de estudio, Chajul, en la Reserva Montes Azules, se espera que estuviera ubicado al extremo izquierdo del gradiente, bajo el supuesto de que su fauna de vertebrados se encuentra bien conservada, con todo el contingente histórico de vertebrados aún presente.

Dicho enfoque, si bien ilustrativo del potencial de los efectos esperables bajo diferentes condiciones de defaunación, tiene la dificultad de que los sitios escogidos para la comparación pueden no ser estrictamente equivalentes en todas sus características, excepto en la fauna. Por ejemplo, alguna evidencia sugiere que dos sitios relativamente comparables, pero contrastantes en su fauna, serían Los Tuxtlas, en el extremo derecho del modelo de la Figura 1 (“alta defaunación”), mientras que Chajul, estaría ubicado, presuntamente, al extremo opuesto del gradiente. Un análisis previo (Dirzo y Miranda 1991) sugiere la existencia de un contraste marcado en la estructura y diversidad del sotobosque entre ambos sitios, pero es difícil descartar la posibilidad de que otros factores sean responsables, al menos parcialmente, de las diferencias encontradas entre ambos. Por otra parte, desde un punto de vista práctico, aún si los sitios seleccionados son comparables ecológicamente en general, surge la dificultad técnica de documentar fehacientemente los contrastes de la fauna, en ausencia de un estudio detallado y de largo de plazo. Por esas razones, consideramos que nuestro enfoque de simular contrastes en la defaunación, *en un mismo sitio*, representa un acercamiento idóneo para buscar relaciones de causa y efecto entre la defaunación y las respuestas de la vegetación. Más aún, si bien las manipulaciones de la fauna empleadas en este proyecto simulan las condiciones extremas del gradiente, hemos incluido un tratamiento adicional que explora, además, el papel relativo de los pequeños roedores, dado que estos potencialmente representan la fauna dominante en sitios ubicados hacia el lado derecho del gradiente, situación que bien podría ser la más común, de cara al futuro (Philips 1997, Dirzo 2001, Mendoza y Dirzo 2007).

Por otro lado, la marcada heterogeneidad ecológica, aún dentro de un mismo sitio, demanda un diseño experimental que tome en cuenta, y en la medida de lo posible, controle tal heterogeneidad (como bien se nos comentó antes de iniciar el proyecto, en el Oficio No.

DTEPII 969106). Nuestro diseño, basado en “tríos” de parcelas en las que hemos manipulado la fauna de mamíferos grandes y pequeños, atiende tal inquietud, como se describe más adelante.

En el informe de 2008 presentamos en detalle los materiales y métodos empleados para este estudio, por lo que aquí solo haremos una referencia breve de ello, a manera de guía para la descripción de los avances que se presentan más adelante, en la sección de resultados. En esencia, aplicamos tres tratamientos de manipulación de la fauna para simular estados de defaunación contrastante: parcelas de exclusión total (TM), en las cuales *todos* los mamíferos terrestres (incluyendo los pequeños roedores) son impedidos de su acceso a las parcelas; parcelas de exclusión de los mamíferos grandes (MG), en las cuales todos los mamíferos terrestres, excepto los roedores, son impedidos de acceder a las mismas; y parcelas testigo (T), en las cuales todos los vertebrados terrestres tienen acceso. Dada la gran heterogeneidad espacial de la selva tropical ya mencionada, el diseño además consintió en bloques (en el sentido estadístico) de tres parcelas correspondientes a cada uno de los tratamientos, y con un nivel de repetición relativamente alto (N=25). Los bloques se encuentran distribuidos en un área relativamente amplia de la selva, como se describió en el informe de 2008.

Por otra parte, hay tres premisas importantes que subyacen este estudio y definen su potencial de producir información confiable sobre las consecuencias de la defaunación, a saber: i) que las características de la vegetación que se encuentra en las parcelas donde se establecieron los diferentes tratamientos no tengan diferencias de inicio, pues de ser así podrían tener una influencia (y “covariar”) con las posibles respuestas de la vegetación a los tratamientos; ii) que la fauna del sitio de estudio efectivamente corresponda a la esperada en un sitio que se ubica a la izquierda del gradiente del modelo de la Figura 1; y

iii) que las exclusiones efectivamente impidan el acceso de la fauna a las parcelas asignadas a los tratamientos correspondientes de exclusión.

En el informe de 2008 presentamos un análisis detallado que confirma la expectativa enunciada en el punto i) de arriba. En síntesis, un primer censo de la vegetación en las parcelas de los tres tratamientos dejó en claro la ausencia de diferencias en las métricas que se resumen en la Tabla 1. Como se puede apreciar, ninguna de las variables analizadas, ya sea en términos de diversidad (riqueza de especies), diversidad ecológica (Índices de Shannon y Simpson), trayectorias de acumulación de especies (modeladas con Chao 2, y Jackknife 2), curvas de abundancia-diversidad y similitud florística (con valores entre 88% y 97%), o métricas florístico-estructurales (la identidad de las especies más importantes en los tres tratamientos), mostraron contrastes significativos. Se puede argumentar razonablemente, por lo tanto, que de haber diferencias posteriores en las características de la vegetación entre los tratamientos, se podrían adjudicar a los mismos, sin efectos esperables debido a diferencias iniciales en la vegetación.

Las premisas ii) y iii) requieren una elaboración especial, y estas se describen en detalle más adelante (secciones de Métodos y Resultados).

Tabla 1. Análisis comparativo de la diversidad de las parcelas de los tres tratamientos (T, TM, MG) al inicio del estudio (Datos tomados y resumidos del informe 2008).

Métrica	Prueba de comparación	Resultado
Riqueza de especies	ANOVA	F= 0.73; P= 0.49
Indice Shannon	ANOVA	F= 1.13; P= 0.39
Indice Simpson	ANOVA	F= 2.80; P= 0.067
Curvas abundancia-diversidad	Representación gráfica	Las 3 curvas quedan prácticamente sobrepuestas
Acumulación especies Chao 2 Jackknife 2 ACE	Cálculo de Límites de Confianza (LC)	Sobreposición LC Sobreposición LC Sobreposición LC
Similitud Chao-Sorensen	C-MG C-TM MG-TM	97% 88% 90%
Especie dominante	Cálculo del Valor de Importancia (VI)	T= 18; MG= 18.4; TM=18
Otras especies dominantes en los tres tratamientos	Cálculo del Valor de Importancia (VI)	11 especies compartidas entre las 20 más importantes

MÉTODOS

Aquí solo haremos referencia a los aspectos nuevos, no descritos en la propuesta original o en el informe de 2008, tanto en lo referente al trabajo de campo como en los análisis estadísticos.

Evidencia del estado de la fauna

El objetivo de esta parte del informe es abordar un aspecto de este estudio que restaba por ser documentado. Con base en resultados disponibles en la literatura (Dirzo y Miranda 1991, Mendoza 2005), la premisa de que la fauna del sitio de estudio corresponde a la condición del lado izquierdo del gradiente (Figura 1) era esperable que fuese cierta. No obstante, nos avocamos a registrar la fauna, tanto a nivel del sitio de estudio en términos generales, así como en las áreas circundantes a los bloques de los tres tratamientos.

Además, dada la necesidad de poner los datos de observaciones de fauna en Chajul en un contexto comparativo, utilizamos información publicada y/o recopilada por nosotros mismos a partir de censos de largo plazo en Chajul y en otro sitio, Los Tuxtlas, como punto de referencia. El raciocinio que subyace a esta comparación se basa en que: i) es bien reconocido que la composición y diversidad histórica de la fauna de mamíferos de Los Tuxtlas era esencialmente la misma que la de Chajul (Coates-Estrada y Estrada 1982); y ii) Los Tuxtlas ha sido drásticamente afectado por el impacto antropogénico, incluyendo la fauna. Por lo tanto, un análisis comparativo del estado de la fauna de Chajul a través del tiempo, y en el contexto de otro sitio con una fauna original similar, pondría en evidencia el estado de conservación de Chajul. En esencia, el método de estudio consiste en observaciones de animales terrestres y algunos de hábito arbóreo (ya que juegan un papel importante como dispersores de semillas que germinan y se establecen en el sotobosque, incluyendo monos y marmoscos), y de huellas a lo largo de un transecto de 1 km de longitud. Este transecto cruza varios de los sitios donde están colocados los bloques de parcelas experimentales. Debido a que, con base en el modelo de la Figura 1 hipotetizamos que el impacto antropogénico afecta diferencialmente a las especies de talla mediana/grande (más vulnerables), con respecto a las de talla menor (menos o no vulnerables), las observaciones de huellas o animales se tomaron separando a las especies en dos grupos de tamaño corporal, con base en Peres (2000): < 6 kg, y > 6kg. Esta información se complementa con datos de huellas de mamíferos que se han registrado de manera no sistemática cuando se han realizado visitas de campo para dar el mantenimiento a las exclusiones.

En segunda instancia se presenta información sobre la fauna que ha sido colectada de manera sistemática. Esta información proviene de dos fuentes. La primera consiste en

imágenes obtenidas mediante foto-trampas, del tipo TrailMaster™ TM15500 (Goodson and Associates, Inc., Lenexa, KS) con sensores infrarrojos activos, que han sido colocadas específicamente para monitorear los bloques de parcelas experimentales.

Cada foto-trampa incluye un emisor y un receptor de rayos infrarrojos entre los cuales se establece un haz de luz que cuando es interrumpido, activa la cámara para que tome una foto del objeto (animal) que interrumpió el rayo. Se colocaron 6 foto-trampas en un número igual de bloques, los cuales se fueron rotando cada dos semanas. Las foto-trampas y los sistemas emisor-receptor fueron colocadas en postes que fueron dispuestos a una distancia de 10 m entre sí. El haz infrarrojo fue dispuesto a una altura de 40 cm sobre el piso para maximizar las posibilidades de registrar la mayor cantidad de especies de mamíferos medianos y grandes (Fig. 2).



Fig. 2. Colocación de las foto-trampas y emisores-receptores infrarrojos para el registro de la fauna de mamíferos que visita las parcelas experimentales.

La segunda fuente es un muestreo realizado mediante la colocación de cuadrantes (“camas”) de arena para el registro de huellas, colocadas para cubrir distintos puntos en la cercanía de los bloques de parcelas. Para este muestreo se colocaron 45 camas de arena fina (50 x 30 cm) distribuidas en tres transectos. Los transectos fueron dispuestos para que cruzaran distintas áreas donde están colocados los bloques de parcelas experimentales. Cada transecto consistía de 15 trampas con una separación entre ellas de 10 m. Las camas fueron humedecidas al atardecer y revisadas al amanecer durante 4 días en cada ocasión. Las huellas observadas fueron registradas y borradas cada día. Finalmente, se anexan registros visuales obtenidos durante la revisión de las camas de arena.

Efectividad de las exclusiones

La premisa de que las exclusiones efectivamente operan como mecanismo que simula la defaunación se evaluó, por una parte, por observación directa y a través del seguimiento continuo de las exclusiones por parte de los ayudantes de campo locales que han trabajado en el proyecto. Por otra parte, utilizamos los resultados de un experimento piloto con exclusiones más pequeñas, mantenidas durante un año, lo cual nos permitió analizar, en una escala reducida y con menos repeticiones, la efectividad de este tipo de exclusiones. Para este análisis piloto se produjeron bancos de plántulas (N=30) que fueron establecidos en parcelas pequeñas (N=6), de 2.25m² (con un área efectiva de estudio de 1m²), con dos tratamientos: protegidas por exclusiones similares las usadas en este estudio, y parcelas testigo, con libre acceso de animales. Para este estudio piloto se utilizaron plántulas de *Ocotea* sp. Al mismo tiempo, se repitió este experimento en Los Tuxtlas, con una especie filogenéticamente cercana, *Nectandra ambigens*, utilizando exactamente el mismo diseño. Tal repetición del experimento en Los Tuxtlas sirve no solo como prueba adicional de la efectividad de las exclusiones de este proyecto, sino como prueba del estado de la fauna en el sitio de estudio con base en la comparación de resultados experimentales: se esperaría que en Los Tuxtlas (el sitio defaunado) no hubiese diferencias entre los dos tratamientos, mientras que en Chajul i) si la fauna se encuentra en buen estado, y ii) si las exclusiones son eficientes, se esperaría que hubiese un contraste marcado entre los tratamientos.

Análisis estadísticos

Evaluación del estado de la fauna en el sitio de estudio

Para analizar el curso temporal de la similitud faunística entre Chajul y Los Tuxtlas se aplicó un modelo GLM con error Gausiano, de tal manera que la variable de respuesta, el

Índice de Sorensen (expresado como % de similitud), pudiese ser transformado en LOGIT y así evitar que los valores predichos por el modelo sean mayores que 1 (es decir 100%) o menores que cero. Los factores incluidos en el modelo fueron el tiempo (T, años), el tamaño corporal (TC, especies de masa corporal < 6 kg, especies de masa corporal > 6kg), y la interacción T x TC.

Experimento piloto de exclusiones y bancos de plántulas

Para analizar este experimento se utilizó un Análisis de Varianza con Sitio (S), Tratamiento (T) de Exclusion y Testigo, y la interacción S x T.

Densidad de plántulas

Comparamos el número de plántulas por parcela y tratamiento para cada uno de los censos usando modelos lineales generalizados (GLM) especificando una distribución Poisson (o cuasi-Poisson en casos de sobre dispersión). Para evaluar el cambio en densidades de plántulas por tratamiento entre el censo del 2008 y el censo del 2010, calculamos la siguiente tasa para cada parcela:

$$[(\text{no. plántulas/parcela}_{2010} - \text{no. de plántulas/parcela}_{2008})/\text{no. de plántulas/parcela}_{2008}]$$

A esta tasa le sumamos la constante 1 para eliminar ceros y números negativos y aplicamos la transformación de Box-Cox para cumplir con los supuestos requeridos para la aplicación del análisis de varianza (ANOVA). Cuando el modelo resultó significativo usamos la prueba de Tukey con un nivel de alfa = 0.05 para determinar qué tratamientos eran distintos

RESULTADOS

El estado de la fauna

Evidencia en el contexto del largo plazo y de un sitio antropizado

Con base en el registro histórico se puede confirmar que las faunas de mamíferos no voladores de Los Tuxtlas y Chajul eran inicialmente casi idénticas. En ambos sitios el número de especies era el mismo: 39. La composición de especies era igualmente casi idéntica, con solo diferencias en un Edentado (3 en Los Tuxtlas, 2 en Chajul) y en un Carnívoro (17 en Chajul, 16 en Los Tuxtlas). El Índice de Similitud de Sorensen era de 95%. Con el tiempo, la similitud faunística empezó a decrecer, de tal forma que los censos en años subsecuentes acusan valores menores, pero la magnitud de cambio es significativamente mayor debido a la ausencia de especies de talla grande (>6 kg) en Los Tuxtlas. Concordantemente, el análisis del curso temporal del Índice de Similitud detectó diferencias significativas con respecto al tiempo y al tamaño corporal y, de mayor importancia en el contexto de este proyecto, en la interacción tiempo X talla (Tabla 2). Así, durante los años de este proyecto los transectos en Chajul mostraron la presencia de la mayoría de las especies de talla grande, mientras que en Los Tuxtlas, consistentemente, se detectaron primordialmente especies de talla menor.

Tabla 2. Resultados del análisis del curso temporal de los valores del Índice de Similitud de Sorensen entre Los Tuxtlas y Chajul, considerando especies de talla chica (< 6 kg) y grande (> 6kg).

Efecto	GL	F	P
Año	1	36.5326	0.00001
Talla	1	18.1591	0.00042
Año X Talla	1	18.3962	0.00039
Residual: 19			

De mayor significado, considerando la fauna de principal interés para los propósitos de este proyecto, en particular herbívoros, depredadores de semillas grandes y omnívoros del sotobosque, encontramos que mientras que en Los Tuxtlas, durante el tiempo de este proyecto solo hubo un avistamiento de un jabalí (marzo, 2009), en Chajul estos animales se observaron regularmente, con frecuencia en grupos grandes, y no fue raro observar además, animales y huellas de venados (cola blanca y temazate) e, incluso, de tapires.

Evidencia de huellas en el área de los bloques experimentales

En estos sitios, específicamente, se registraron pisadas de cuatro especies: tapir (*Tapirus bairdii*) (ver Figura 3), jabalí de collar (*Tayassu peccari*), mapache (*Procyon lotor*), y ocelote (*Leopardus pardalis*). Las dos primeras especies son importantes consumidores de follaje, frutos y semillas. El mapache es un omnívoro y el ocelote es un carnívoro.

Adicionalmente, durante la revisión de las camas de arena se observó un grupo de aproximadamente cuatro jabalíes de collar, así como deposiciones de excremento de tapir.

Por otra parte, durante un recorrido de reconocimiento en las cercanías de la estación Chajul se observó un tapir (Figura 4). A pesar de que este avistamiento fue a unos cuantos kilómetros de la zona en la que se encuentran las parcelas experimentales (~10 km), se incluye el registro en este informe debido a las grandes distancias a las que se pueden desplazar estos animales (Foerster y Vaughan 2002). Además, como se discute adelante, un tapir estableció un echadero temporal en uno de los bloques experimentales.



Fig. 3. Pisada de tapir registrada en cama de arena



Fig. 4. Tapir fotografiado en las cercanías de la Estación Chajul.

Información derivada de foto-trampas

Por razones que tienen que ver con problemas técnicos de las foto-trampas utilizadas, la cantidad de imágenes de la fauna que se han podido registrar es limitada. Dadas estas circunstancias es particularmente notable que entre las especies que se han registrado hasta

el momento se incluye el tapir Centroamericano (*Tapirus bairdii*). Esta especie es el mamífero de mayor talla que habita los bosques Neotropicales (Mendoza 2010). Por otra parte, el tapir es uno de los mamíferos herbívoros más importantes de la selva en virtud de la cantidad y variedad de especies vegetales que consume (Naranjo 2009), el impacto físico a través de pisoteo (Huusimaa 2004) y echaderos, así como “depredación digestiva” de algunas semillas (Janzen 1981). Asimismo, es considerado un dispersor particularmente importante por su capacidad de tragar semillas de gran tamaño y transportarlas en su intestino para depositarlas a grandes distancias (Fragoso et al. 2003). Dado que esta especie es muy sensible a la pérdida de hábitat y es afectada por la caería su presencia puede ser considerada como indicadora de un buen estado de conservación en general de la comunidad de mamíferos terrestres.



Figura 5. Fotografía de un tapir (*Tapirus bairdii*), la especie de mamífero de mayor talla en Chajul, caminando entre las parcelas experimentales.

Por otra parte, las cámaras registraron la presencia de coatíes o tejones (*Nasua narica*). Esta es una especie común en ambientes tropicales (Reid 1997). Los tejones son animales con una dieta omnívora que incluye frutos, por lo que tienen el potencial de depredar y dispersar semillas.



Fig. 6. Coatí (*Nasua narica*) forrajeando entre las parcelas experimentales

Efectividad de las exclusiones

Por una parte, para asegurar el funcionamiento pretendido de las exclusiones, a lo largo del proyecto se ha dado un mantenimiento continuo a las mismas. Ocasionalmente, algunas exclusiones fueron dañadas parcialmente por caídas de ramas del dosel, pero estas fueron reparadas cotidianamente, gracias a la revisión continua por parte de los ayudantes de campo. Durante un periodo de lluvia intensa en 2009 se inundaron temporalmente algunas áreas de la selva donde se ubican algunos de los bloques. En uno de ellos, que se anegó en

dicho periodo, un tapir se pasó sobre una de las exclusiones y utilizó el área anegada por unos días. Dicha exclusión fue reacondicionada tan pronto el mal tiempo permitió salir a hacer las reparaciones. El daño a esta exclusión solo fue temporal y no se consideró necesario reemplazarla. Con base en todo ello podemos confiar que las manipulaciones experimentales se mantuvieron en función satisfactoriamente.

Por otra parte, el estudio piloto con base en exclusiones pequeñas en las cuales se establecieron bancos de plántulas en Chajul y Los Tuxtlas hizo evidente la efectividad de este tipo de exclusiones. El ANOVA detectó un efecto significativo del Sitio ($P < 0.001$), del Tratamiento ($P < 0.0001$) y, de mayor interés, de la Interacción Sitio x Tratamiento ($P < 0.0001$). La supervivencia de las plántulas (Figura 7) indica que mientras que en Los Tuxtlas la variación entre los tratamientos es nula, en Chajul se observa un contraste muy marcado: las plántulas dentro de las exclusiones generaron un banco denso, monodominado, como se esperaría en un sotobosque defaunado. En cambio, en las parcelas expuestas la supervivencia de plántulas fue significativamente menor, constituyendo sotobosques de menor dominancia monoespecífica (mayor diversidad), como se esperaría en un sitio con fauna en buen estado de conservación. Este estudio piloto, si bien basado en un experimento de menor complejidad, apunta tanto a la efectividad de las exclusiones, como al estado de conservación de la fauna de mamíferos terrestres de Chajul. Otros estudios que han utilizado este tipo de exclusiones confirman la efectividad de las mismas para este tipo de estudio (Terborgh y Wright 1994).

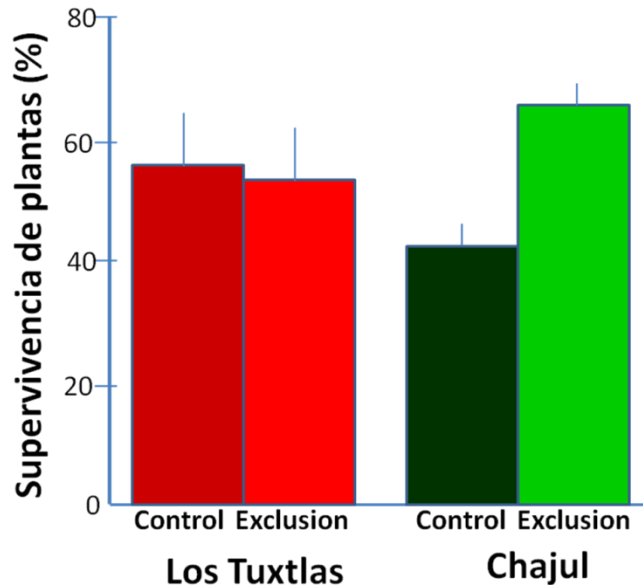


Figura 7. Supervivencia (en un año) de plántulas de *Nectandra ambigens* en Los Tuxtlas, y de *Ocotea* sp. en Chajul, bajo dos condiciones de manipulación de la fauna (parcelas de exclusión y expuestas o “control”).

Conclusiones

La evidencia desde distintos puntos de vista indica que en la zona adyacente a la Estación Chajul, en donde se encuentran colocadas las parcelas experimentales, la comunidad de mamíferos herbívoros presenta especies características de sitios bien conservados. Es particularmente llamativa la evidencia de la presencia del tapir. Esta especie combina el ser un herbívoro muy importante, con ser muy susceptible a la perturbación antropogénica, en virtud de las grandes áreas que requiere para vivir y su bajo potencial reproductivo. El hecho de que especies tan sensibles a la presencia humana estén presentes en el área de estudio es un indicativo particularmente importante del grado de conservación de la fauna en el área. Esta situación se resaltó además al poner los datos de Chajul en el contexto de Los Tuxtlas. Otro grupo de animales que juega un papel importante en la comunidad de

plantas, y en el suelo del sotobosque, es el de los jabalíes. Estos animales se observaron con frecuencia en el sitio de estudio, y frecuentemente en grupos grandes. Como punto de referencia, en la Reserva de Los Tuxtlas, utilizando los mismos métodos de muestreo, es difícil, si no imposible, observar estos animales. La situación de la fauna de Chajul es, en conclusión, excelente y un representa un recurso crucial para el estudio de la ecología de la selva tropical en México y en general.

La eficacia de las foto-trampas para registrar fauna en el lapso tan corto en el que han estado activas, pero que sin embargo han detectado fauna tan difícil de observar de manera directa, como el tapir en particular, resalta la utilidad de este método y es indicativo de los beneficios que se obtendrían de poder asignar recursos dentro de este proyecto a la adquisición de foto-trampas más modernas.

Efecto de las exclusiones sobre la comunidad de plantas del sotobosque

Características generales del conjunto total de plántulas censadas

En 2008 el conjunto total de plántulas censadas estuvo compuesto por 1180 individuos pertenecientes a 53 familias y 162 especies. Para fines del año 2010 la comunidad de plántulas presentó un incremento neto de 120 individuos, para alcanzar un total de 1300 plantas pertenecientes a 54 familias y 180 especies. El Apéndice 1 presenta la lista de especies registradas en cada uno de los 25 bloques, y dentro de ellos, en cada uno de los tres tratamientos. En ambos años, los grupos mejor representados fueron las fabáceas y las bignoniáceas con 14 y 11 especies en 2008 y 18 y 15 especies en 2010, respectivamente. Numéricamente, las especies encontradas en los sitios incluyen plántulas y brinzales de árboles y lianas de la selva, con una contribución marcada de plantas de varias especies de palmas (principalmente *Chamaedorea* spp. y *Reinhardtia simplex*), así como plantas

juveniles de especies arbustivas (predominantemente *Pseudoranthemum praecox*) y, muy notoriamente, plantas herbáceas terrestres (principalmente *Calathea* spp., Maranthaceae) y trepadoras (varias especies de Araceae), así como algunas pteridofitas (principalmente Polypodiaceae). Dado que todos los bloques estuvieron ubicados en áreas libres de claros naturales, solo hubo pocos individuos y especies de plantas demandantes de luz típicas de claros grandes (“pioneras” o “especies secundarias”), si bien especies capaces de regenerar y crecer en claros relativamente pequeños fueron prominentes en muchos de los bloques (particularmente *Acalypha* spp.)

Cambios en la abundancia de plántulas

En términos generales la abundancia de plántulas por parcela fue similar en el censo de 2008 y el censo de 2010. Los cambios en 2009 son aún menos pronunciados, por lo que aquí nos concentramos en la comparación 2008-2010.

En 2008 la densidad promedio por parcela fue de 16.2 ± 1.4 plántulas mientras que a finales del 2010 fue de 17.3 ± 1.6 . La densidad de plántulas por parcela en el censo del 2010 se relacionó positivamente con la densidad de plántulas en el 2008 para los tres tratamientos ($F = 10.61$, $P < 0.0001$, $N = 73$).

La abundancia de plántulas no fue estadísticamente distinta entre tratamientos en el 2008: $T = 16.1 \pm 1.5$; $MG = 15.4 \pm 1.4$; $TM = 17.0 \pm 1.4$. Sin embargo, para el año 2010 sí existió un contraste en la densidad de plántulas entre tratamientos ($T = 14.0 \pm 1.4$; $MG = 18.1 \pm 1.4$; $TM = 20.0 \pm 1.7$), el cual fue estadísticamente significativo. De esta manera, las tasas promedio de cambio en la densidad de individuos por parcela entre 2008 y 2010 fueron -0.026 para parcelas testigo, 0.324 para parcelas MG y 0.228 para parcelas TM, aunque estas diferencias no fueron estadísticamente distintas.

Densidad de especies

Como una primera aproximación para examinar los cambios en la diversidad de plántulas, producto de la aplicación de los tratamientos experimentales, comparamos la densidad de especies por parcela. Los resultados de esta comparación muestran que la densidad de especies registradas en las parcelas T y MG se relaciona positivamente con la densidad de especies registrada en las mismas parcelas en el censo del 2010 (ANCOVA, $F= 27.8$, $P < 0.0001$, $N = 23$ y $F=31.7$, $P < 0.0001$, $N = 25$, respectivamente). En contraste, en el caso del tratamiento TM la densidad inicial de especies no se relaciona con la densidad observada en el 2010 ($F= 0.75$, $P = 0.3926$ y $N = 25$). Asimismo, encontramos que en el censo del 2008 existía un contraste entre las densidades de especies registradas en las parcelas experimentales (ANOVA, $F=3.6028$, $P=0.0324$, $N= 73$) dada por el contraste entre las parcelas del tratamientos testigo y las parcelas MG (Prueba Tukey, $\alpha = 0.05$). Esta diferencia entre las parcelas testigo y MG dejó de existir en el censo del año 2010, donde no hubo diferencias significativas entre la densidad de especies observada en los tres tratamientos ($F = 1.87776$, $P= 0.1604$, $N = 75$; Fig. 8).

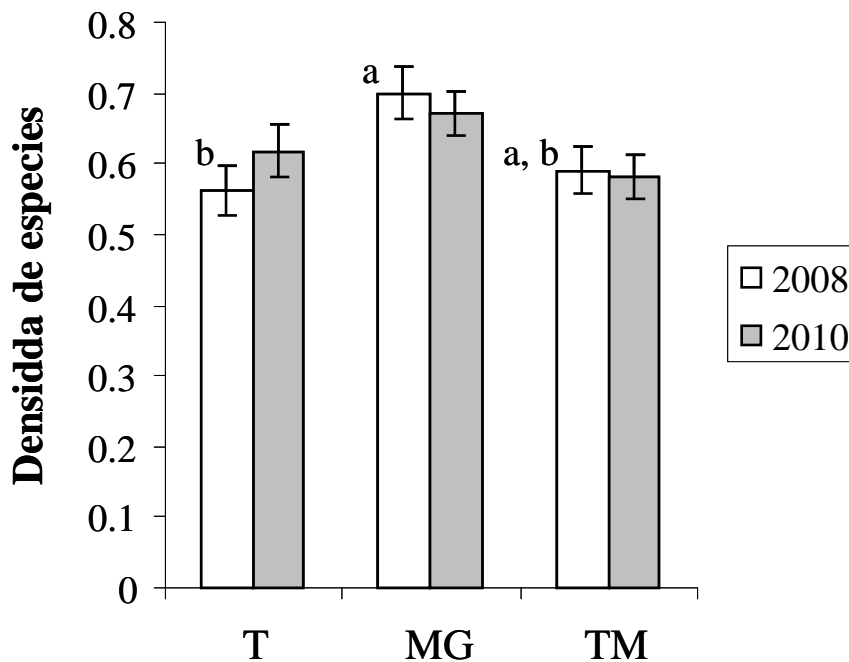


Figura 8. Contraste en la densidad de especies (especies/ind.) en las parcelas experimentales en el censo del 2008 y el censo del 2010. Las letras distintas indican diferencias significativas. No hubo diferencias en el 2010.

Índice de diversidad ecológica

No encontramos diferencias en la diversidad de especies entre tratamientos en el censo del 2008 medida con el índice Alfa de Fisher ($F=2.92$, $P = 0.0608$, $N = 69$). En cambio, en el 2010 sí hubo diferencias significativas entre tratamientos ($F=3.8089$, $P = 0.0270$, $N = 72$) causadas por el contraste entre una menor diversidad en las parcelas control que en las parcelas de exclusión (MG y TM) (Prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$). Las parcelas control fueron las que experimentaron, en promedio, un mayor incremento en su diversidad, medida como el índice de Alfa de Fisher entre el censo del 2008 y el censo del 2010

(Figura 9) sin embargo, no encontramos diferencias estadísticas entre tratamientos ($F = 0.305$, $P = 0.7382$, $N = 69$).

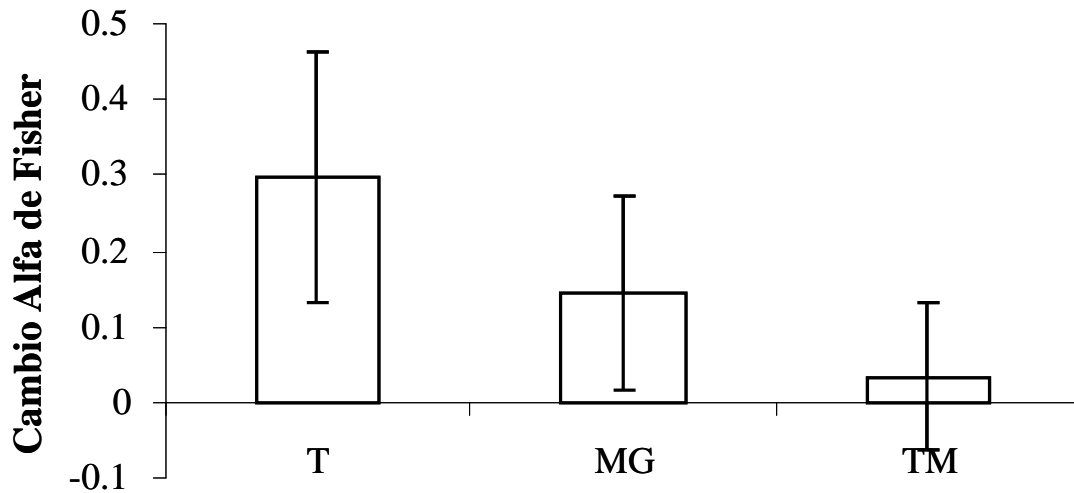


Fig. 9. Cambio en el valor promedio del índice Alfa de Fisher en las parcelas experimentales entre el censo del 2008 y el censo del 2010.

Curvas de acumulación de especies y gráficas de orden-abundancia

Encontramos diferencias significativas en la tasa lineal de acumulación de especies entre años ($F_{1,67} = 3075.9$; $P \leq 0.0001$) y entre tratamientos dentro de cada año ($F_{2,67} = 85.858$; $P \leq 0.0001$). Los tratamientos en 2010 acumularon especies de plántulas más rápidamente que en 2008, y en ambos años la tasa de acumulación más baja fue observada en las parcelas control seguida por las parcelas TM y MG (Figura 10).

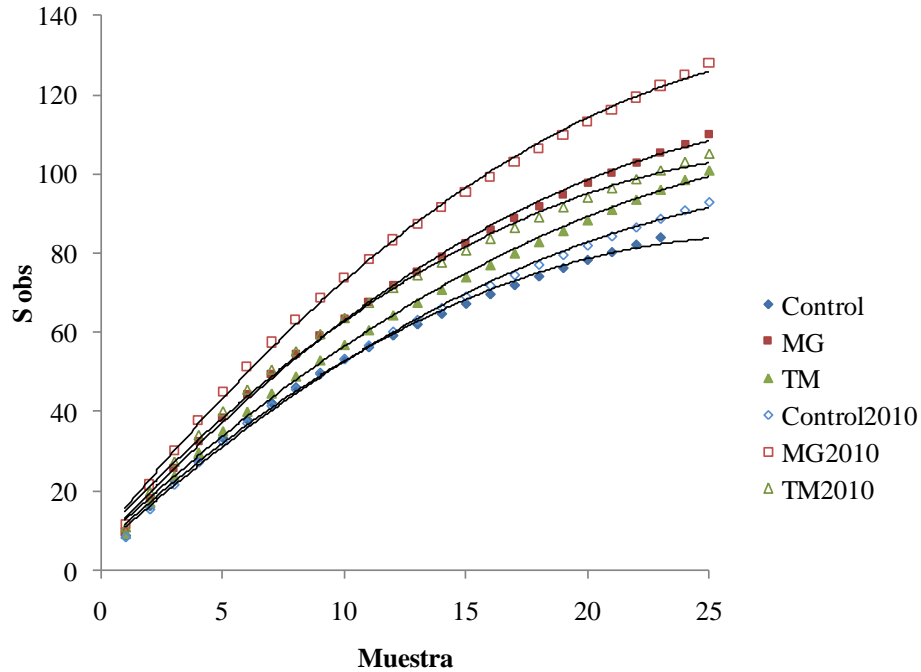


Figura 10 Curvas de acumulación de especies para la comunidad de plántulas sometidas a dos tratamientos de exclusión de mamíferos y control durante 2008 y 2010.

El modelo Zipf-Mandelbrot se ajustó con el menor AIC a las curvas de dominancia/diversidad para la comunidad de plántulas tanto en 2008 como en 2010 en los tres tratamientos (Tabla 3). No observamos cambios generales en la estructura y la composición de la comunidad de plántulas. Sin embargo, la abundancia de algunas especies sí mostró cambios evidentes. Por ejemplo, la abundancia de *Pseuderanthemum praecox* se redujo en un 20% de 2008 a 2010 en el control, comparada con la del tratamiento de exclusión parcial, y en un 6% con el de exclusión total. Similarmente, la abundancia de *Acalypha diversifolia* disminuyó de 2008 a 2010 en todos los tratamientos (45% en el control, 12% en MG y 5% en TM). En contraste, la abundancia de *Brosimum alicastrum* en el tratamiento de exclusión total en 2010 aumentó dos veces en comparación con su abundancia en 2008 (Figura 11).

Tabla 3. Valores del AIC para cinco modelos ajustados a las curvas de dominancia/diversidad de la comunidad de plántulas sometida a dos tratamientos de exclusión de mamíferos y control en 2008 y 2010.

Modelos de abundancia de especies	2008		
	C	MG	TM
Null	331.599	389.527	408.486
Preemption	337.134	402.266	398.200
Lognormal	265.129	329.502	317.500
Zipf	252.788	308.697	303.021
Mandelbrot	250.813	306.834	289.802
	2010		
	C	MG	TM
Null	348.455	441.523	412.767
Preemption	354.651	442.220	409.821
Lognormal	285.955	383.561	336.426
Zipf	266.990	375.619	336.269
Mandelbrot	263.825	358.808	316.767

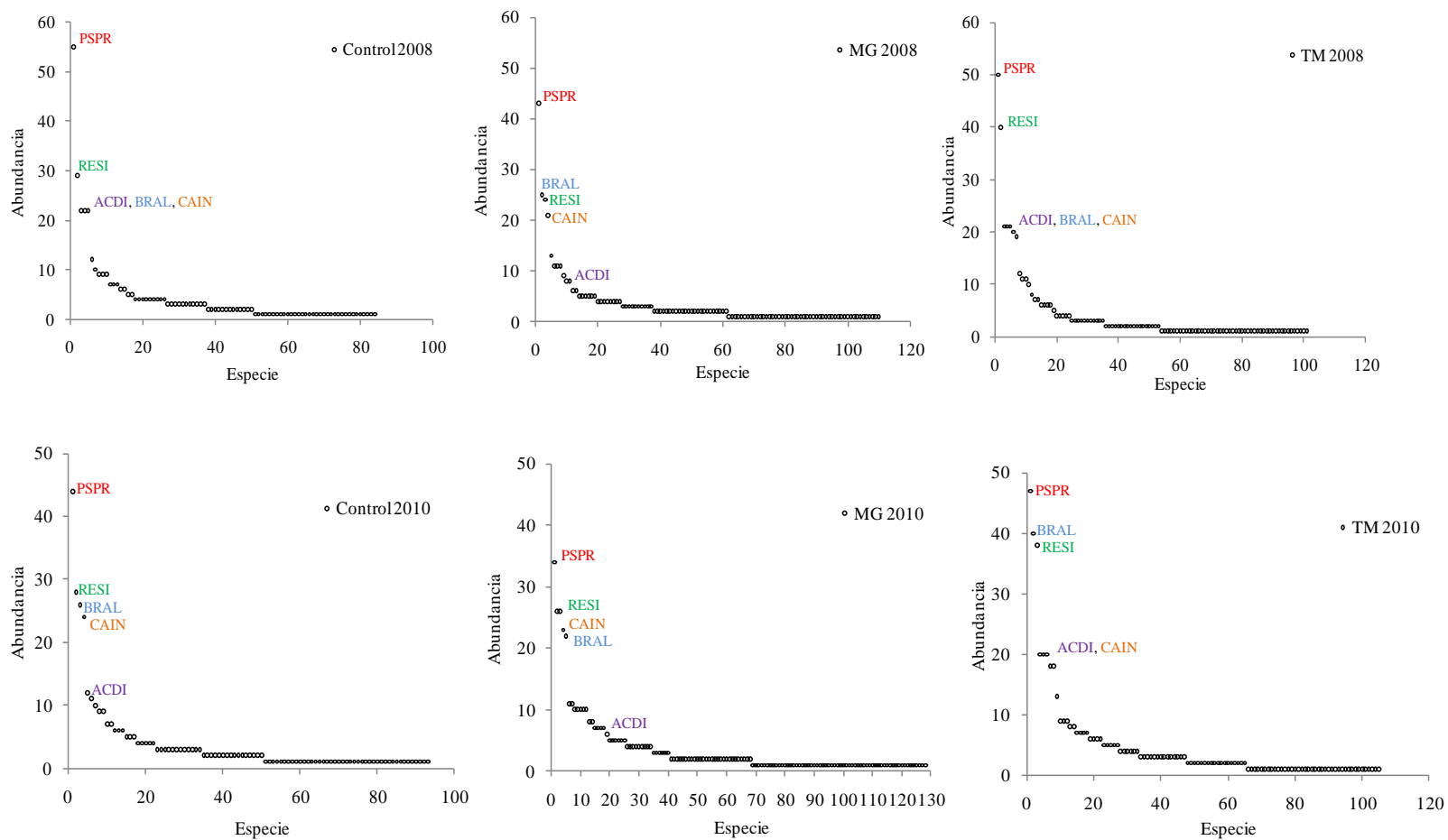


Figura 11. Curvas de abundancia para la comunidad de plántulas en dos tratamientos de exclusión de mamíferos y control durante 2008 y 2010. Se destacan los cambios en las cinco especies que resultaron más abundantes durante 2008. PSRR: *Pseuderanthemum praecox*; RESI: *Reinhardtia simplex*; ACDI: *Acalypha diversifolia*; BRAL: *Brosimum alicastrum*; CAIN: *Calathea inocephala*.

Supervivencia de plántulas

No encontramos evidencia de la existencia de contrastes en las probabilidades de supervivencia entre tratamientos para el periodo enero 2008-diciembre 2010 ($F=0.429$, $P = 0.6529$). Las probabilidades de supervivencia de las plántulas en los distintos tratamientos fueron: 0.75 (T), 0.77 (MG) y 0.79 (TM).

Reclutamiento de plántulas en las parcelas experimentales

En el caso del ingreso de plántulas a la categoría de tamaño de > 30 cm de altura encontramos diferencias significativas entre tratamientos ($F = 3.838$, $P = 0.02607$). El número de ingresos por tratamiento fue el siguiente: 2.8 (T), 6.2 (MG) y 6.4 (TM).

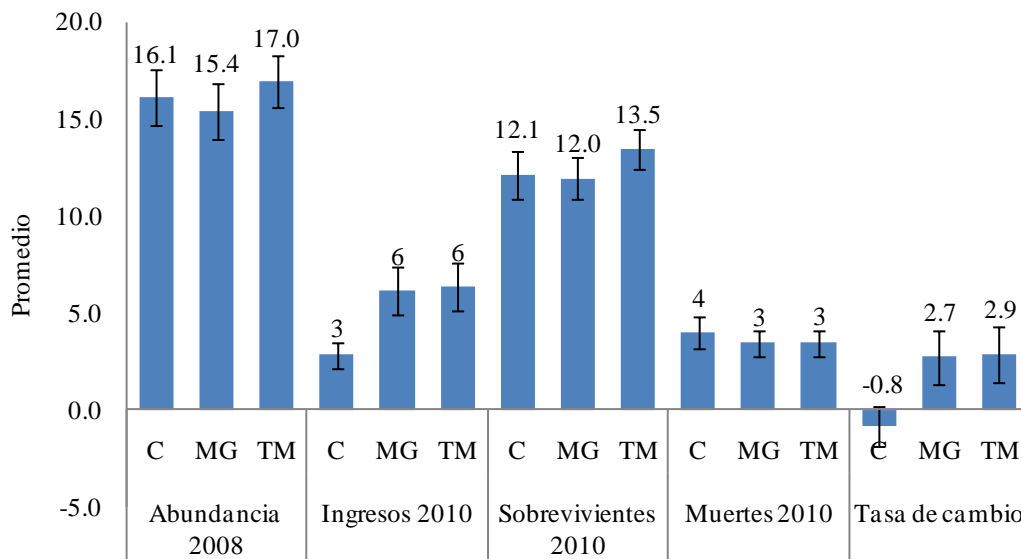


Figura 12. Relación del número de individuos iniciales, sobrevivientes, muertos, ingresos y tasa de cambio de la densidad de la comunidad en el periodo 2008-2010 bajo dos tratamientos de exclusión de mamíferos y control.

Conclusiones

Encontramos evidencia de que la comunidad de plántulas en nuestras parcelas experimentales está experimentando cambios asociados a los tratamientos a los que han sido sometidas.

Consistente con lo esperado, y con estudios comparativos preliminares (Dirzo y Miranda 1991; Mendoza y Dirzo 2007), estos cambios se han manifestado en un aumento en la densidad de plántulas en los tratamientos de exclusión con respecto a las parcelas testigo. Esto, al parecer está relacionado con un aumento en el ingreso de plántulas (>30 cm) en los tratamientos de exclusión, más que en contrastes en la supervivencia de las plántulas censadas originalmente. Aun cuando hasta este momento del estudio no hay evidencia generalizada de que las parcelas testigo sean más diversas que las parcelas en exclusión, la evidencia obtenida sugiere que las comunidades de plántulas están en un proceso de cambio que apunta hacia la generación de dicho contraste.

Evidentemente, estos resultados demuestran que la dinámica de cambio de la vegetación del sotobosque defaunado, si es que ocurre de manera consistente y significativa, podría tomar más tiempo que el que hasta ahora se ha invertido. No obstante, es de lo más promisorio que aún en este lapso tan corto se empiecen a perfilar diferencias en la dirección hipotetizada. Resulta muy alentador el contemplar la permanencia de este experimento por un lapso lo más largo que sea posible.

Colaboraciones con base en el experimento instalado

El experimento, una vez instalado y con el mantenimiento necesario, constituye una plataforma para abordar una variedad de estudios relacionados al tema general de “ecología de la defaunación” los cuales pueden ser puntuales o, de preferencia, a largo plazo. Durante el

desarrollo del presente proyecto, en particular, ha surgido la motivación por analizar posibles efectos en cascada asociados a la defaunación.

Aquí reseñamos un proyecto iniciado en el contexto del experimento, el cual se está llevando a cabo bajo el liderazgo del Dr. Roger E. Guevara, del Instituto de Ecología, AC. Con el propósito de evaluar el potencial efecto de la exclusión de mamíferos en la composición química del suelo y la comunidad de hongos micorrizógenos se colectó una muestra compuesta (aprox. 100 g) de cada tipo de parcela (Testigo, Exclusión de grandes mamíferos y Exclusión de todos los mamíferos) en cada uno de los 25 bloques de parcelas en los alrededores de la Estación Chajul. Siendo la idea principal del proyecto de exclusiones que la eliminación de mamíferos modificará la diversidad florística de la selva, este sub-proyecto busca documentar los cambios en dos componentes de suelo: 1) la composición química del suelo, que puede ser modificada por acción directa de los mamíferos al excretar, y quizá de forma más importante y extendida, por la composición florística en cada parcela. Diferentes especies vegetales explotan los recursos nutricionales del suelo de formas distintas modificando así el balance nutricional suelo-planta; 2) la composición de la comunidad de hongos micorrizógenos, mutualistas obligados de muchas de las especies vegetales de la selva húmeda. Al igual que las plantas, distintas especies de hongos micorrizógenos difieren en su capacidad de explotar los recursos nutricionales del suelo y de su capacidad de formar la asociación mutualista depende de la composición de especies de plantas presentes (Bever 2003). Al momento se están analizando las muestras recolectadas para este fin.

Por otra parte nuestro experimento ha servido para que estudiantes de licenciatura (2) y maestría (2) de la UNAM y la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo reciban entrenamiento en la identificación y aplicación de técnicas de muestreo de la vegetación de la selva húmeda y para que una estudiante del doctorado en ciencias biológicas (Angela Andrea

Camargo Sanabria) plantee extensiones de la investigación que actualmente se realiza en nuestro sistema experimental para que complemente los objetivos de este estudio. Finalmente, se ha establecido una colaboración con la Dra. Lucero Sevillano (investigadora posdoctoral en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM) para explorar la aplicación de técnicas novedosas de análisis de dinámica poblacional de plantas a nuestro sistema, para simular las consecuencias a largo plazo de la defaunación en la vegetación.

LITERATURA CITADA

- Bever, J. D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. **New Phytologist** **157**: 465–473.
- Coates-Estrada, R., y Estrada, A. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la estación de biología "Los Tuxtlas", 1ª. Edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Dirzo, R. 2001. Plant-mammal interactions: lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. In: Ecology: Achievement and Challenge. M. C. Press, N. J. Huntly & Levin, S. (Ed.) Blackwell, London. Pp. 319-335
- Dirzo, R. y García M.C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. **Conservation Biology** **6**: 84-90.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In: *Plant-Animal Interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (Eds.). Wiley and Sons Pub.

- New York pp: 273-287.
- Foerster y Vaughan 2002. Home range, habitat use, and activity of Baird's tapir in Costa Rica. *Biotropica* **34**:423-437.
- Fragoso, J. M. V., Silvius, K. and Correa, J. A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapir increases seed survival y aggregates tropical trees. *Ecology* **84**:1998-2006.
- Janzen, D.H. 1981. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. *Biotropica* **13**: 59-63.
- Mendoza E., y R. Dirzo. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a Neotropical rain forest. *Oikos*. 116:1841-1852
- Mendoza, E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea neotropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de Doctorado, UNAM, Mexico.
- Mendoza, E. 2010. El tapir representante ancestral de una tierra de gigantes. *Revista Ciencia y Desarrollo*, CONACYT. Febrero, pp. 6-11.
- Mendoza, E., y Dirzo, R. 1999. Deforestation in Lacandonia (Southeast Mexico): Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* **8**: 1621-1641.
- Naranjo, E. J. 2009. Ecology and Conservation of Baird's tapir in Mexico. *Tropical Conservation Science* **2**:140-158
- Peres, C. A. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology* **14**: 240_253.
- Phillips, O. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **6**: 2911-311.

- Reid, W. V. 1992. How many species will there be? Pages 55-73 in T. C. Whitmore y J. A. Sayer, eds. Tropical deforestation and species extinction. Chapman and Hall, London.
- Terborgh, J. W. y S. J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Uusimaa, H. 2004. Consequences of defaunation: Variation in the intensity of trampling the understory of two Mexican rain forests of contrasting conservation. Tesis de Maestría, University of Helsinki.

APENDICE 1. Lista de las plantas encontradas en las parcelas experimentales (Anexo)