



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Instituto de Ecología

**Efectos directos e indirectos de la extracción
forestal sobre la diversidad vegetal y la
interacción mamífero-planta en la selva
Maya de Quintana Roo**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

Gabriel Gutiérrez Granados

Director de tesis:
Dr. Rodolfo Dirzo

MEXICO, D. F.

noviembre-2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



COORDINACIÓN

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de Agosto de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de del alumno **GUTIERREZ GRANADOS GABRIEL** con número de cuenta **90370249** con la tesis titulada: "**EFFECTOS DIRECTOS E INDIRECTOS DE LA TALA SELECTIVA SOBRE LA DIVERSIDAD VEGETAL Y LA INTERACCIÓN PLANTA-MAMÍFERO EN LA SELVA MAYA DE QUINTANA ROO.**", realizada bajo la dirección del **DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ:**

Presidente:	DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZALEZ
Vocal:	DR. DAVID VALENZUELA GALVAN
Vocal:	DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER
Vocal:	DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS
Secretario:	DR. VICTOR SANCHEZ-CORDERO DAVILA

De acuerdo con lo anterior, el alumno se acogió a la nueva normatividad, con base en el Artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 28 de octubre de 2009.


Dr. Juan Nijez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Reconocimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A la CONABIO por el apoyo económico recibido a través del proyecto “Análisis del aprovechamiento forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano: mamíferos, plantas y sus interacciones” (BJ005).

A mi comité tutorial

Rodolfo Dirzo, Diego Pérez-Salicrup y Víctor Sánchez-Cordero

Al jurado

Víctor Sánchez-Cordero, David Valenzuela, Enrique Martínez-Meyer, Gerardo Ceballos y Miguel Martínez-Ramos.

Agradecimientos

Con la total seguridad de que esta es la única parte de mi tesis que será leída completamente, quiero hacer explícito mi agradecimiento a todos aquellos que colaboraron en el desarrollo de esta. Seguramente olvidare algunos nombres, así que si alguna vez llegas a ver esta página y no esta tu nombre, mil disculpas y gracias.

Como se ha hecho costumbre en mi vida académica deseo agradecerle infinitamente al Dr. Rodolfo Dirzo, gracias por la confianza y el apoyo (en vivo y virtual). Independientemente del enriquecimiento académico que recibí de Ti, lo más importante fue que me enseñaste a ser asesor y no sólo director de tesis, la amistad con la que me honraste es invaluable, y seguramente más perdurable que muchos de los conocimientos sobre ecología que alguna vez intentaste darme ¡has arado en el mar!

Otra persona que ha influido profundamente en mi vida es el Dr. Sánchez-Cordero (Vic). Gracias por la amistad incondicional, la confianza y el apoyo en los momentos difíciles. Al igual que el personaje anterior me enseñaste que siempre hay algo más de lo académico, que como asesor puedo dar. Que puedo decir, simplemente ¡Gracias!

Diego con tu manera tan directa y sencilla de ser aprendí a no dar vueltas a lo loco por un mismo camino. Buscar la fuente del problema y las herramientas para resolverlo, son cosas que te cansaste de decirme y espero, de aquí en adelante, no errar el paso. Eres un ejemplo de practicidad que le vino muy bien a mi vida ¡Gracias!

Un agradecimiento muy particular quiero hacerle al LIPA mi paso por ese laboratorio moldeo (para bien o para mal) mi forma de hacer la vida académica. Gracias a TODOS los lipeños. En particular a Betsa, no te me podías olvidar tu platica y presencia siempre hicieron muy agradable llegar al LIPA, y Verito gracias por estar para ayudarme cuando tenia conflictos.

Gracias a todos los que me hicieron la tesis: Avi, Polo, Juan Carlos (Ficus), Armando Aguirre, Oscar Hernández, Marcos Canté, Santos y todos los del grupo Xyatt, Sara, Angelica, Esmeralda, Carlos, Ella Vázquez y ha aquellos que me abrieron las puertas del mundo Maya: David, Bray, Ing. Victoria Santos, Ing. Carreón, Ing. Rosa, Roy, Don Teodoro (Naranjal), Javier (el hermano; Nueva Loria), Emanuel Miss, Irene, Solis (Petcacab), Celso Chan (Petcacab). Gracias a quienes hicieron extremadamente agradable mi estancia en Carrillo Puerto: Miriam, Beny, Saydi, Eli, Sra Dany, Elsy y Geidi.

El mayor agradecimiento se lo hago a todas las personas con las que platiqué en los ejidos de Petcacab, Naranjal Poniente y X-Maben (Señor) y que me enseñaron la realidad del Mundo Maya y me quitaron los pies de la tierra cuando me preguntaban “y a mi tu trabajo para que me va a servir” gracias por que a su modo comprendí mi papel como biólogo, y que la ciencia debe servir para algo... al menos eso espero.

Finalmente quiero agradecerle a mi familia todo el apoyo, y la atención (¿cuando vas a terminar?). Tere, a ti no hay forma de agradecerte sólo quiero decirte que aún no puedo comprender, tanto tiempo, tanto espacio y coincidir. Diego, solo puedo agradecerte que estés allí para hacer de mi alguien nuevo y mejor.

Indice

Introducción General _____	8
Capítulo I Extracción forestal en tres ejidos de la Zona Maya ¿Hacia un manejo forestal adaptativo? _____	22
Capítulo II ¿La extracción forestal realizada por comunidades locales afecta la riqueza y estructura de los árboles? _____	51
Capítulo III Un análisis en la selva de Quinata Roo, México Efectos de la extracción forestal sobre la diversidad del sotobosque de la selva Maya de Quintana Roo, México _____	81
Capítulo IV Efectos de la extracción forestal sobre la comunidad de mamíferos no voladores en una selva tropical de la Península de Yucatán, México _____	112
Capítulo V Cambios en la interacción planta-mamífero en una selva con extracción de madera: implicaciones para la conservación y el manejo forestal _____	136
Capítulo VI Efectos indirectos de la extracción forestal sobre el reclutamiento y diversidad del sotobosque a través de la reducción de las abundancias del mono araña _____	160
Capítulo VII Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de <i>Brosimum alicastrum</i> (Moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la selva Maya, Quintana Roo, México _____	169
Discusión General _____	193

Resumen

La extracción forestal es una actividad ampliamente extendida en los trópicos. En México, en el estado de Quintana Roo, se implementó el Plan Piloto Forestal con el fin de realizar un manejo forestal ordenado. A la fecha, el manejo forestal en la zona ha sido considerado por algunos autores como sustentable. Sin embargo, no se han realizado evaluaciones del impacto ecológico de este tipo de manejo. En este trabajo realicé una evaluación del impacto de la extracción forestal sobre la vegetación, los mamíferos, la remoción de semillas y la herbivoría por mamíferos e insectos, seis años después de que ocurre la extracción.

Los resultados indican que el impacto de la extracción forestal sobre las plantas es diferencial en función de la talla de los individuos afectados. Las plántulas son seriamente afectadas por la actividad maderera, sesgando la composición hacia aquellas de semillas mayores de 1 cm. Asimismo, el impacto sobre la riqueza y composición de los brinzales (1-5 cm de diámetro del tallo) y sobre los árboles de tallas mayores a 25 cm, fue significativo. La estructura de la selva es marcadamente diferente en las zonas donde se extrae madera en comparación con áreas donde esta actividad no se realiza. En cuanto a los animales, los mamíferos pequeños mostraron un aumento en sus abundancias en las zonas con manejo forestal, mientras que aquellos de tallas mediana y grande fueron afectados negativamente en estas zonas.

Los cambios en la estructura de la comunidad de mamíferos se reflejaron en procesos ecológicos como la remoción de semillas. Así, las semillas pequeñas (< 1 cm), fueron más removidas en las zonas de extracción forestal y las de talla grande fueron menos removidas en comparación con las áreas donde no se realiza manejo forestal. Además, la herbivoría en brinzales fue mayor en las áreas de reserva. Por otra parte, mamíferos arborícolas como *Ateles geoffroyi* son afectados negativamente por la extracción forestal, repercutiendo en la diversidad del sotobosque vía la relajación de procesos densodependientes como el reclutamiento o la herbivoría.

Los resultados indican que la extracción forestal realizada en la Zona Maya tiene un impacto principalmente sobre la regeneración (plántulas y brinzales) de la selva, el cual, al parecer, es mediado por cambios en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres y arborícolas. Estos cambios pueden tener implicaciones en la diversidad de la selva bajo manejo, sin embargo es necesario documentar las consecuencias de estos cambios en el largo plazo.

Abstract

Timber extraction is a widespread economic activity in tropics. At Quintana Roo, Mexico, a logging programme was implemented with the aim of making extraction sustainable. Such programme has been regarded by some authors as effective. However, there are no studies that evaluate the possible ecological impact of this activity on the forest in general, and particularly on plants, mammals and plant-mammal interactions. I evaluated the impact of logging on the vegetation, the mammals, and interactions of seed removal and mammal and insect herbivory after six years of logging.

Results showed that logging has diferencial effects depending on plant size. Seedling species composition was affected leading to a bias toward seedlings of seeds > 1cm. Also, changes in composition and species richness on saplings (1-5 stem diameter), and adult trees (> 25 cm diameter at breast height) were detected. In general, rain forest plant community structure is different in logging areas in contrast with those unlogged. Regarding mammals, small-bodied species had an increase in their abundances in logging areas, while medium/large- sized mammals were affected negatively in these areas. Such changes in the mammalian community structure were reflected in changes in seed removal patterns: small seeds (< 1cm) had higher removal in logging areas and large seeds (> 1cm) were less removed in comparison with unlogged areas. Both mammals and insect herbivory were higher in unlogged areas. In addition, arboreal mammals such as the spider monkey (*Ateles geoffroyi*) were negatively affected by logging, which in turn affected understorey diversity via the parcial release of density-dependent processes such as plant recruitment or herbivory.

Results suggest that logging performed in the Mayan zone of Quintana Roo has an ecological impact mainly on rain forest regeneration and this seems to be mediated by changes in both terrestrial and arboreal mammal community structure. Such changes could have further implications on plant diversity of rain forests under logging programmes, but there is a need to document if the changes uncoverd in this study persit over the long term.

Introducción General

La destrucción y modificación del hábitat, y la explotación indiscriminada de los recursos bióticos han sido reconocidos como los principales factores de pérdida de la biodiversidad en los ecosistemas tropicales (Heywood y Watson 1995, Dirzo y Raven 2003). Dado que el estado de conservación del hábitat se considera como un reflejo del estado de la biodiversidad, los esfuerzos de conservación en las selvas se han enfocado a mantener una cobertura forestal lo más extensa y cerrada posible. No obstante, las evaluaciones del estado de conservación con base en la cobertura de la vegetación (v. gr., a través del análisis de imágenes de satélite) pasan por desapercibido a los integrantes móviles (fauna) de los ecosistemas y los procesos en los que intervienen, y no consideran lo que se ha llamado la “amenaza invisible” (Dirzo 2001) que puede llevar a generar el síndrome de “selvas vacías” (Redford 1992). En particular, la evidencia reciente sugiere que la defaunación contemporánea tiene complejos efectos en la estructura, dinámica y diversidad de las selvas (Dirzo y Miranda 1991, Redford 1992, Terborgh 1992, Dirzo 2001, Wright 2003).

Si se considera que en las selvas tropicales los mamíferos juegan un papel importante en diversas interacciones ecológicas como son la dispersión y depredación de semillas y el herbivorismo (Janzen 1981, Bodmer 1991, Gautier-Hion *et al.* 1993), y afectan el desempeño y/o destino de las plantas (Dirzo 2001, Wright 2003), se puede hipotetizar que cualquier cambio drástico en la fauna tiene el potencial de afectar la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Redford 1992, Terborgh *et al.* 2001, Wright 2003).

Por otra parte, la búsqueda de alternativas sustentables de aprovechamiento de la vida silvestre ha llevado al establecimiento de programas de manejo formal de las selvas, entre los que resaltan los programas de extracción de maderas preciosas (Verissimo *et al.* 1992). Esto ha propiciado, según algunos autores, que la tala selectiva

sea una de las principales actividades económicas en los trópicos (Pereira *et al.* 2002). En el estado de Quintana Roo la extracción maderera existe desde el siglo XIX (Snook 1999), bajo diferentes esquemas de aprovechamiento, sin embargo, es hasta finales del siglo XX cuando se implementó un sistema más o menos coordinado y bajo parámetros que supuestamente permiten la conservación de la selva (Galletti 1999). Por lo menos a nivel popular y en varias fuentes de la literatura se considera al Plan Piloto Forestal de Quintana Roo (PPF) como un programa de manejo forestal de bajo impacto (ver Primack *et al.* 1999 y refs). Por lo tanto, es de interés llevar a cabo estudios dirigidos a poner a prueba la expectativa de que el aprovechamiento forestal del tipo del PPF no provoca alteraciones drásticas sobre el ecosistema. En particular, surge el interés de utilizar indicadores como la composición y diversidad de los mamíferos terrestres y de la vegetación del sotobosque, así como algunas de sus interacciones con las plantas en el escenario del sistema de extracción forestal que se aplica en la Zona Maya de Quintana Roo. El caso de los mamíferos es de interés potencial como indicadores ecológicos en vista de su reconocimiento como organismos sensibles al impacto antropogénico (Lopes y Ferrari 2000).

Las operaciones de tala y extracción de madera *per se* pueden causar impactos en el bosque, esto debido a que si bien sólo una pequeña fracción de los árboles es utilizada, con frecuencia una amplia porción del bosque es impactada (Johns *et al.* 1996, Pereira *et al.* 2002). Los impactos de la extracción forestal se han dividido en aquellos que se provocan por la construcción del camino principal para la extracción, la construcción de caminos secundarios para llegar al árbol deseado, el establecimiento de áreas o "patios" de almacenaje temporal de los troncos y el impacto por la operación de maquinaria pesada en el transporte del tronco al sitio final de almacenamiento y/o procesamiento (Huth y Ditzer 2001, Pereira *et al.* 2002). Además de estas actividades,

la caída del árbol “blanco” genera un hueco en el dosel, a veces de extensión considerable, lo que provoca una modificación en la exposición del sotobosque a la cantidad de luz, viento y lluvia (Denslow 1980, Crome *et al.* 1992).

Las consecuencias de esta serie de actividades asociadas al manejo forestal han sido exploradas mayormente desde la perspectiva fitocéntrica (Pereira *et al.* 2002). En particular, de los estudios publicados una parte importante se centra en documentar cambios en la estructura del bosque alterado por la construcción de los diferentes caminos (Verissimo *et al.* 1992, Huth y Ditzer 2001, Pereira *et al.* 2002, Asner *et al.* 2005).

Por otra parte, existen algunos estudios que han documentado los impactos de la extracción de madera sobre la fauna. Estos estudios abarcan desde los cambios en las abundancias de una especie de mariposa como respuesta a eventos de extracción forestal (Hill 1999); la respuesta de primates al cambio en disponibilidad de hábitat y alimento (Johns 1986); el aumento en las densidades de roedores y otros pequeños mamíferos en los caminos construidos para el arrastre de los árboles cortados (Malcolm y Ray 2000), hasta la respuesta diferencial de diferentes especies de aves y otros grupos de vertebrados a la creación de claros ocasionados por la caída del árbol blanco (Fredericksen y Fredericksen 2002). Estos estudios documentan, en general, la existencia de un impacto negativo de la extracción forestal sobre la fauna. Sin embargo, son escasos los estudios que evalúen los efectos indirectos del cambio en la abundancia de los organismos, por ejemplo los mamíferos terrestres, sobre procesos ecológicos tales como la remoción de semillas (y establecimiento de plántulas), herbivoría (y desempeño de las plántulas) y/o mortalidad de plántulas en respuesta a la tala selectiva.

Por otra parte es evidente la necesidad de establecer estrategias de manejo forestal sustentadas en un conocimiento ecológico integral de los bosques manejados

(Christensen *et al.* 1996). Así, estudios que aporten conocimientos acerca de los posibles impactos del manejo forestal sobre algunos de los componentes de la diversidad se vuelven relevantes en el sentido de que aportan bases ecológicas sobre las cuales se pueden generar alternativas de manejo forestal, que mantengan las actividades de extracción de madera y minimicen los costos ambientales, relaciones afines a la noción de sustentabilidad.

En este sentido, en el presente estudio me enfoqué en poner a prueba la hipótesis nula de que la extracción selectiva de madera no impacta a las plantas, los mamíferos y algunas de las interacciones entre ellos (remoción de semillas, herbivoría, daño físico por pisoteo), por lo que no habría efectos sobre la estructura y composición florística del sotobosque de la selva. Esto se podría poner a prueba, por ejemplo, al comparar áreas sujetas al aprovechamiento forestal, con áreas adyacentes que no han tenido tal manejo. La exploración de esta hipótesis es lo que motiva el presente trabajo. En este estudio, una vez documentados los potenciales impactos intentaré dar una serie de recomendaciones de manejo basadas en experiencias similares y en las obtenidas con mi trabajo.

Antecedentes y predicciones

El impacto de la extracción forestal sobre los mamíferos se ha enfocado principalmente en el grupo de los primates en regiones de África y Asia (Johns 1986, Plumptre y Reynolds 1994, Chapman *et al.* 2000). De estos estudios se desprende, principalmente, que existe un efecto negativo de la extracción selectiva de madera sobre diferentes componentes de la ecología (*v. gr.* forrajeo y comportamiento) de los primates de hábito arborícola.

En cuanto a los mamíferos terrestres, los estudios que evalúan los impactos de la extracción selectiva son muy limitados y con resultados contradictorios (Heydon y Bulloh 1997, Lambert *et al.* 2005). Sin embargo, parece existir un efecto diferencial,

dependiendo de la talla de éstos. Al parecer, los roedores pequeños (RP) responden de manera positiva a la extracción forestal (Malcolm y Ray 2000, Lambert *et al.* 2005), mientras que los mamíferos medianos y grandes (MMG) pueden responder de manera negativa, positiva o no presentar evidencia de efecto alguno (Heydon y Bulloh 1997, Fragoso 1991).

Los roedores han sido considerados como importantes removedores de semillas en ecosistemas tropicales (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998, Brewer y Marcel 1999), afectando de manera importante la abundancia de semillas que caen al suelo de la selva. Asimismo, los mamíferos medianos y grandes mantienen una relación con las plantas, ya sea consumiendo semillas y follaje, o provocando un daño físico mediante el pisoteo (Bodmer 1991, Fragoso y Huffman 2000, Uusimaa 2005).

Bajo un escenario de impactos diferenciales sobre la fauna (Fig. 1), los efectos indirectos de la tala selectiva sobre procesos ecológicos, como son la remoción de semillas, la herbivoría y mortalidad en plántulas, seguirían dos direcciones, que trato de ilustrar en la Figura 1. Por un lado aquellos árboles que produzcan semillas pequeñas (< 0.5 cm en su dimensión lineal más grande) tendrán una mayor remoción-depredación de sus propágulos como resultado del aumento de las abundancias de los roedores pequeños. En contraste, los árboles que produzcan semillas grandes (> 1cm en su dimensión lineal más grande; DeMattia *et al.* 2004) enfrentarán una disminución en la remoción de sus semillas, lo que favorecería el establecimiento de sus plántulas. Así mismo, la herbivoría y pisoteo realizada por los mamíferos de talla mediana/grande, tendrán una disminución en su frecuencia e/o intensidad como resultado de la baja en las abundancias de este tipo de mamíferos. Como resultado de esta modificación en los patrones y procesos que realizan los mamíferos en la selva, se puede esperar un cambio en la estructura y composición del sotobosque (al menos a corto plazo), tendiente a

favorecer aquellas especies que producen semillas grandes y, potencialmente, en la diversidad del componente arbóreo de la selva (largo plazo; Fig. 1). Esta serie de predicciones se pueden poner a prueba mediante una serie de exclusiones de mamíferos en áreas de extracción forestal y en otras donde este manejo no haya sido realizado, el menos en épocas recientes (40 años a la fecha).

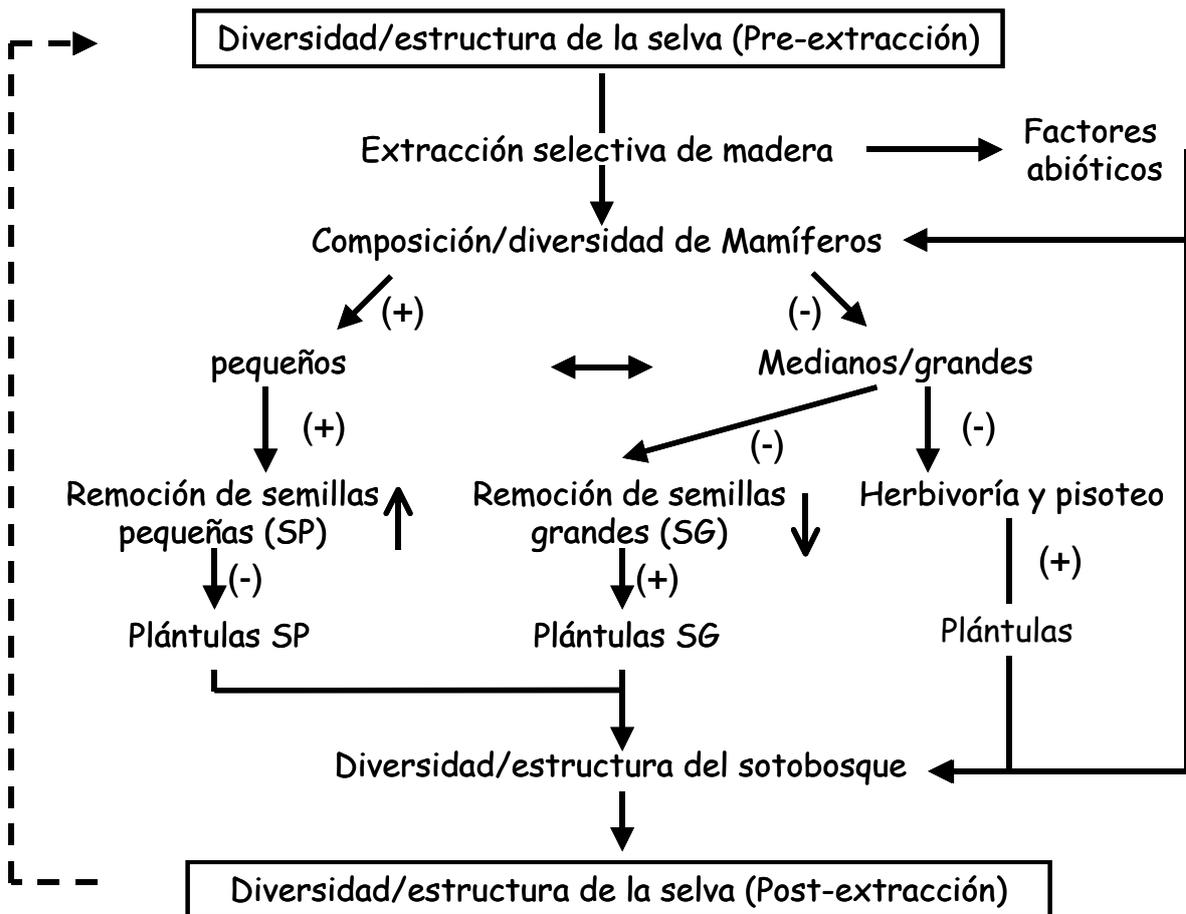


Figura 1. Modelo conceptual de los posibles impactos de la extracción selectiva de madera sobre la composición de la mastofauna y sus consecuencias indirectas sobre los procesos ecológicos en que éstos participan. En este modelo se hipotetiza que se afecta directamente, y a corto plazo, la composición florística del sotobosque y a largo plazo, e indirectamente, la diversidad y estructura de la selva. La línea punteada muestra el destino del sistema bajo un escenario de extracción de madera de bajo impacto, donde los efectos sobre la fauna y los procesos ecológicos son indistinguibles antes y después del evento de extracción (la hipótesis nula). Los factores abióticos afectan de manera diferencial tanto a la vegetación como a la fauna; debido a esto los signos de la interacción pueden ser positivos o negativos dependiendo de los organismos de que se trate.

Objetivo General

El objetivo central de mi tesis fue evaluar el impacto de la extracción forestal en términos de dos tipos de efectos: los efectos directos sobre la composición y estructura de la mastofauna, y los efectos indirectos sobre los patrones de remoción de semillas, y daño físico a plántulas por pisoteo; así como las consecuencias subsecuentes sobre la estructura y diversidad del sotobosque.

Objetivos particulares

- Caracterizar, como marco de referencia, las actividades de extracción forestal en tres ejidos del municipio de Felipe Carrillo Puerto.
- Caracterizar la vegetación de la selva (árboles ≥ 1 cm de diámetro a la altura del pecho, DAP) en áreas con manejo contrastante (sin extracción y 6 años post-extracción).
- Caracterizar la estructura y composición del sotobosque de la selva en áreas con manejo contrastante (sin extracción y 6 años post-extracción).
- Estimar la abundancia de roedores, mamíferos medianos y grandes en áreas en áreas con manejo contrastante (sin extracción y 6 años post-extracción).
- Estimar el impacto indirecto de la extracción forestal sobre la remoción de semillas expuestas *ex profeso* al ataque de animales en áreas con manejo contrastante (sin extracción y 6 años post-extracción).
- Estimar el impacto indirecto de la extracción forestal sobre el daño físico provocado por pisoteo de MG, evaluado a través del uso de plántulas artificiales en el sotobosque en áreas con manejo contrastante (sin extracción y 6 años post-extracción).
- Realizar una cuantificación de la frecuencia del consumo foliar en áreas con manejo contrastante (sin extracción y 6 años post-extracción).

Las hipótesis y predicciones específicas se presentan en cada uno de los capítulos en los que está organizada esta tesis. Así en el capítulo I, analizaré el contexto social en el que se desarrolla el aprovechamiento forestal en la Zona Maya con un énfasis en las probabilidades de que éste manejo se incerte en el contexto de un manejo

adaptativo. En los capítulos II y III, evalúo el impacto de la extracción forestal sobre la vegetación, en particular sobre los árboles y su regeneración y la potencial relación que puede haber con los mamíferos. En los capítulos IV y V analizo los efectos del manejo forestal sobre los mamíferos pequeños y medianos y las interacciones que éstos tienen con las semillas y las plántulas. Finalmente los capítulos VI y VII sirven como corolario y muestro como la extracción forestal afecta directa e indirectamente la diversidad del sotobosque de la selva.

Zona de estudio

El trabajo lo realicé en el municipio de Carrillo Puerto (88°00' - 88°20' de longitud Oeste y 19°00' - 20°00' de latitud Norte), en el área conocida como la Zona Maya de Quintana Roo. El enfoque metodológico fue comparativo, por lo que contrasté áreas bajo dos diferentes esquemas de manejo forestal: áreas de extracción contra áreas de reserva. Los ejidos forestales que cubrieron esta condición fueron: Señor (X-Maben), Laguna Kanab y Petcacab (Fig. 2). La zona forma parte de la región ecogeográfica del trópico húmedo y se localiza dentro de la provincia ecológica denominada Costa Baja de Quintana Roo, caracterizada por su topografía kárstica y por la ausencia de vías de agua superficiales. Predomina un clima de tipo Aw cálido sub-húmedo con lluvias en verano (Fig. 3; García 1988), con una temperatura media anual de 25°C y una precipitación total anual de 1200 mm, en la que se evidencia un cierto grado de estacionalidad, incluyendo una época de mayor precipitación, de mayo a octubre (700 mm) y otra de cierta sequía, de noviembre a abril (50 mm). La vegetación es representada principalmente por selvas medianas subperennifolias y otras asociaciones vegetales entre las que destacan las sabanas y las selvas inundables.

Olmsted y Durán (1990), describen la zona como una región donde domina la selva subperenifolia, con especies como *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*, y

Talisia olivaeformis como perennes dominantes, mientras que especies como *Vitex gaumeri*, *Bursera simaruba*, *Caesalpia gaumeri* son caducifolias dominantes. La selva en las zonas donde realicé el trabajo se desarrolla sobre una delgada capa de suelo (5 - 10 cm) de origen calcáreo. La altura de los elementos arbóreos tiene un ámbito de entre los 15 – 25 m. dependiendo de la zona y las especies dominantes. Por ejemplo, en Muchucux (Petcacab), existen árboles de *Manilkara zapota* y *Pouteria campechiana* de más de 20 m, en asociación con palmas (*Sabal mexicana*, *Sabal yapa*) que llegan a medir hasta 15 m y *Scheelea liebmanii* de más de 10 m. Por otro lado, existen zonas en el mismo ejido que presentan una altura promedio no mayor a los 15 m, donde especies como *Lysiloma latisiliquum*, *Coccoloba acapulcensis* y *Bursera simaruba* son abundantes. Asimismo, existen zonas inundables donde *Haematoxylon campechianum* es dominante y alcanza una altura de hasta 12 m. Para la zona, en general, a pesar de la actividad forestal, existen pocos trabajos sobre la estructura y composición florística de la región, aunque sí se han elaborado listados florísticos (Durán y Olmsted 1990, Durán *et al.* 1998).

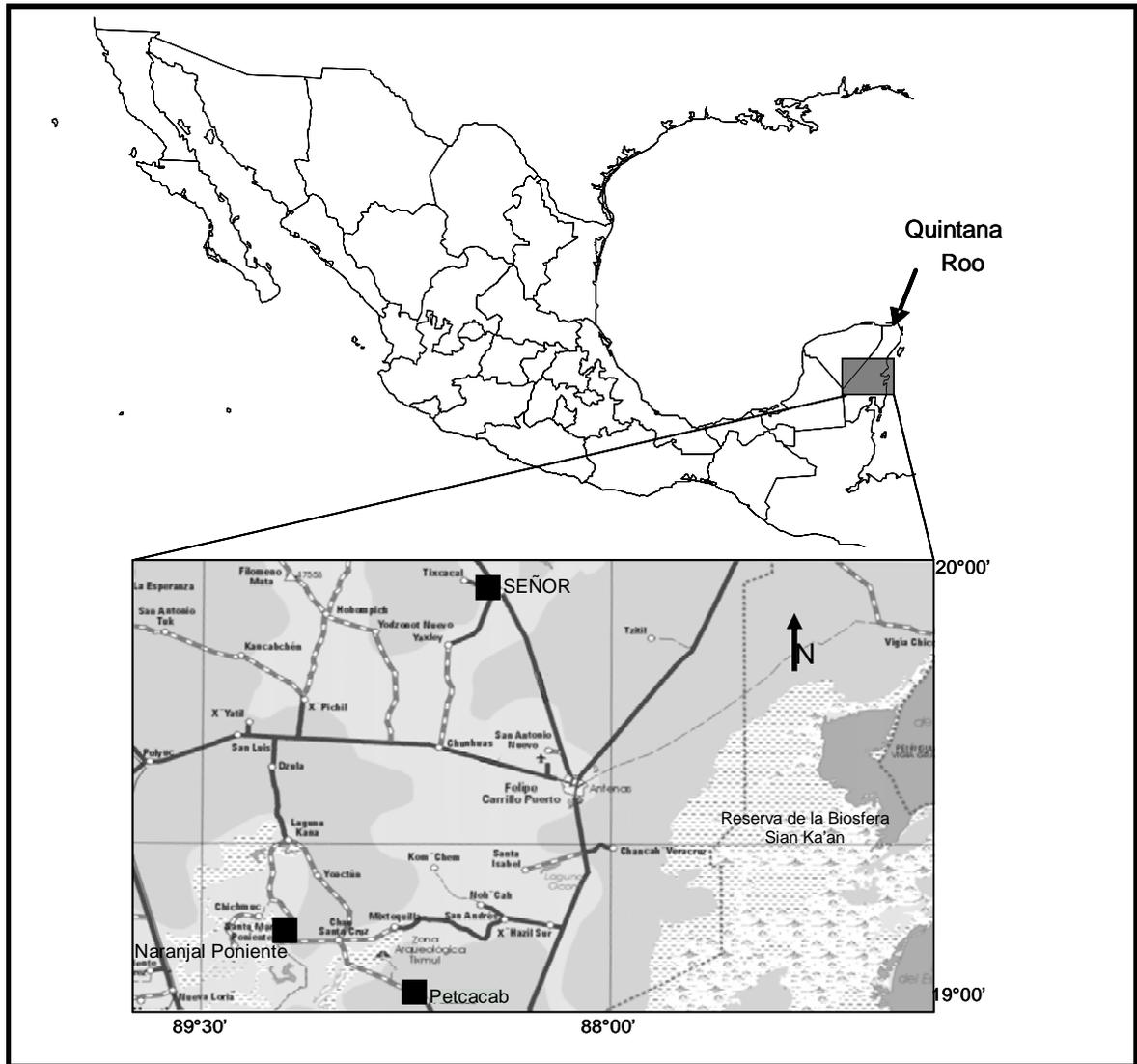


Figura 2. Localización geográfica de los tres sitios evaluados en este estudio.

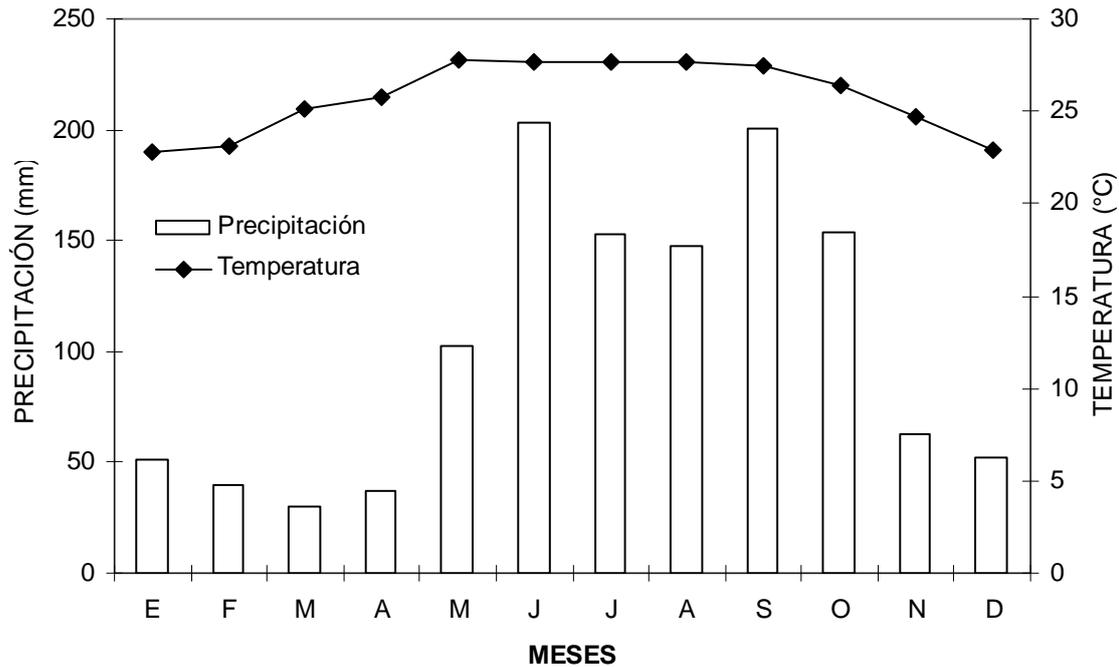


Figura 3. Precipitación total anual y temperatura media mensual, registradas por 30 años (1975-2005) en la estación meteorológica ubicada en la ciudad de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo.

Literatura citada

- Asner, G. P., Knapp, D. E., Broadbent, E. N., Oliveira, P. J. C., Keller, M. y Silva, J. N. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310:480-482.
- Brewer, S. W. y Marcel, R. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10:165-174.
- Crome, f. H. J., More, L. A. y G. C. Richards. 1992. A study of logging damage in upland rainforest in north Queensland. *Forest Ecology and Management* 49:1-29.
- Chapman, C. A. Balcom, S. R. Gillespie, T. R. Skorupa, J. P. y Struhsaker, T. T. 2000. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology* 14:207-217.
- Christensen, N., Bartusca, A. M., Brown J. H. et al. 1996. The report of the Ecological Society of America Committee of the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications* 6:665-691.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory in the forest understory: a

- case study of the possible consequences of contemporary defaunation, pp 273-287. En P. W. Price, T. W. Lewinsohn, W. M. Benson, y G. W. Fernandes (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley y Sons, Nueva York.
- Dirzo, R. y Raven P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment* 28:137-167.
- Dirzo, R. 2001. Plant-mammal interactions: lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation, pp 319-335. En M. C. Press, N. J. Huntly y S. Levin (Eds). *Ecology: Achievement and Challenge*. Blackwell, Londres.
- Durán, R., Campos, G., Trejo, J. G., Sima, P., May-Pat, F. y Juan-Qui, M. 1998. Listado florístico de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. México.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian Ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Fragoso, J. M. y Huffman, J. M. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonian, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16:369-385.
- Fragoso, J. M. 1991. The effect of selective logging on Baird's tapir, pp 295-305. En A. M. Mares y D. J. Schmidly (eds). *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*. University of Oklahoma Press. Oklahoma.
- Fredericksen, N. J. y Fredericksen, T. S. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* 11:27-38.
- Galletti, H. A. 1999. La selva maya en Quintana Roo (1983-1996) trece años de conservación y desarrollo comunal, pp 53-73. En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *La selva maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores, México D. F.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. México.
- Gautier-Hion, A. Gautier, J. y F. Maisels 1993. Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related african monkeys. *Vegetatio* 107/108: 237-244.
- Heydon, M. J. y Bulloh, P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 34:484-496.
- Heywood, V. H. y Watson, R. T. 1995. Global biodiversity assessment. UNEP, Cambridge University Press. Nueva York.
- Hill, J. K. 1999. Butterfly spacial distribution and habitat requirements in a tropical forest: impacts of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 36:564-572.
- Huth, A. y Ditzer, T. 2001. Long-term impacts of logging in a tropical rain forest – a simulation study. *Forest Ecology and Management* 142:33-51.
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13:271-282.
- Johns, A. D. 1986. Effects of selective logging on the behavioral ecology of west Malaysian primates. *Ecology* 67:684-694.
- Johns, J. S., Barreto, P. y Uhl, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89:59-77.
- Lambert, T. D., J. R. Malcolm y Zimmerman, B. L. 2005. Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat

- structure, and seed predation in the southeastern Amazon Basin. *Forest Ecology and Management* 206: 381-398.
- Lopes, M. A. y Ferreri, S. F. 2000. Effect of human colonization on the abundance and diversity of mammals in Eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14:1658-1665.
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Olmsted, I. y Durán, R. 1990. Vegetación de Sian Ka'an, pp 1 - 13. En Navarro D. L. y Robinson, J. G. (eds.). *Diversidad Biológica en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México.
- Pereira, R., Zweede, J., Asner, G. P. y Sèller, M. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management* 168:77-89.
- Plumptre, A. J. y Reynolds, V. 1994. The effect of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest reserve, Uganda. *Journal of Applied Ecology* 31:631-641.
- Primack, R. B., Bray, D., Galletti, H. A. y Ponciano, I. 1999. *La selva Maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores. México, D. F.
- Redford, K. H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42:412-422.
- Sánchez-Cordero, V. y Martínez-Gallardo R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:139-151.
- Snook, L. K. 1999. Aprovechamiento sostenido de la caoba (*Swietenia macrophylla*, King) en las selvas de la península de Yucatán México, pp 98-119 En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *La selva maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores, México D. F.
- Terborgh, J. 1992 Maintenance of diversity in tropical forest. *Biotropica* 24:283-292.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R. Adler, G., Lambert, T. D. y Balbas L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- Uusimaa, H. 2004. Consequences of defaunation: Variation in the intensity of trampling in the understory of two Mexican rain forests of contrasting conservation. Master degree thesis, University of Helsinki.
- Verissimo, A., Barreto, P., Mattos, M. Tarifa, R. y Uhl, C. 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. *Forest Ecology and Management* 55:169-199.
- Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forest. *Perspectives in Plan Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.

Capítulo I

Extracción forestal en tres ejidos de la Zona Maya

¿Hacia un manejo forestal adaptativo?

Parte de este capítulo fue publicado en:

Naranjo, E.J., R. Dirzo et al. 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México.

Introducción

El uso de los diferentes recursos que proveen las selvas es una práctica recurrente en los neotrópicos (Zarin *et al.* 2004). Dentro de estas prácticas, la extracción forestal es una actividad económica que ha tenido una amplia aceptación, aunque no siempre con altos beneficios económicos, y sí con serias alteraciones en las selvas manejadas (Webb 1997, Alavalapati y Zarin 2004, Asner *et al.* 2005, Villela *et al.* 2006).

En 1983, en el sur del estado de Quintana Roo se estableció un programa de extracción forestal denominado Plan Piloto Forestal (Galletti 1999). Este programa inició con dos premisas: 1) La selva debe constituir un atractivo económico; si no, corre el riesgo de ser destruida y 2) Los propietarios constituyen el actor social principal y el más interesado en conservar la selva (Galletti 1999); poco tiempo después (1985), el modelo establecido en el sur se implementó en la parte central del estado, región conocida como la Zona Maya de Quintana Roo (Santos *et al.* 1998).

A pesar del gran éxito que ha tenido como proyecto de manejo forestal implementado en la Zona Maya en 1985 (Bray *et al.* 2003), las condiciones para un manejo adaptativo aún no se materializan (pero ver Bray 2004). El manejo adaptativo sienta sus bases en que las actividades de manejo son constantemente retroalimentadas por la investigación científica básica, la cual permite no sólo monitorear un sistema, sino también adaptar dicho sistema a las estrategias y políticas establecidas por los actores del manejo, como son: los pobladores locales, los dueños del recurso, los manejadores, los científicos y los políticos (Christensen *et al.* 1996). Si bien el experimento iniciado en 1985 en la Zona Maya muestra considerables avances en la transición hacia un manejo adaptativo (Bray 2004), aún se requiere establecer los puentes de comunicación necesarios para que éste trascienda en el tiempo, así como

contar con un cuerpo de investigación consolidado y enfocado a la ecología del manejo forestal de esta región, así como de otras similares.

Para 2010, la gran mayoría de los ejidos forestales de la Zona Maya y del sur del estado van a terminar el primero de los tres ciclos de corta (de 25 años cada uno) propuestos. En este sentido, el presente trabajo tiene como objetivos 1) realizar una breve reseña histórica de la extracción forestal realizada en el estado de Quintana Roo; 2) documentar el manejo y producción forestal en tres ejidos representativos de la zona; 3) proponer tres líneas de investigación ecológica básicas para el establecimiento de un manejo forestal adaptativo y 4) discutir algunas estrategias consideradas importantes para que el manejo forestal tradicional realice la transición, en términos de investigación ecológica, hacia el manejo adaptativo.

Métodos

Los tres ejidos forestales de la Zona Maya que consideré representativos de la actividad forestal, de acuerdo con el volumen de madera que extraen, fueron: Petcacab, Naranja Poniente y Señor. La caracterización del aprovechamiento forestal que se da en estos tres ejidos la realicé a partir de los registros existentes en las oficinas de las organizaciones forestales y de entrevistas con los encargados forestales. Mucha de la información también proviene de entrevistas no estructuradas con los “monteros”, quienes son los encargados en el campo de realizar los inventarios forestales y dirigir los procesos de extracción.

Reseña histórica de la extracción forestal en Quintana Roo

El estado de Quintana Roo, como gran parte de la Península de Yucatán, se mantenía despoblado hasta los comienzos del siglo XX. La tierra era de propiedad nacional y la explotación forestal estaba a cargo de grandes concesiones que posteriormente, y junto

con grandes extensiones de monte, fueron entregadas a los pobladores como tierra ejidal (Galletti 1999).

En la primera mitad del siglo XX cada terreno entregado tenía una superficie de 420 ha, y esto fue hecho explícitamente para el aprovechamiento del chicle (*Manilkara zapota*), por lo que la conservación de la selva era primordial. Este tipo de manejo del recurso no maderable tuvo auge en las décadas de los 30's y 40's del siglo pasado. Inicialmente, el manejo se dio mediante cooperativas, pero al crearse un mercado de intermediarios, éstas desaparecieron y la Impulsora y Exportadora Nacional, S. de R. L. de C. V. (IMPEXNAL) se encargó de comercializar el chicle. Simultáneamente, varias compañías privadas, nacionales y extranjeras obtuvieron concesiones de explotación de chicle hasta por 900,000 ha. En esta primera parte del siglo XX, también existieron una serie de concesiones a empresas madereras como la fábrica de Triplay de Laguna Ocom, y los aserraderos Bacalar y La Esperanza, los cuales pagaban una cuota mínima, denominada derecho de monte, que daba derecho a la explotación de los recursos forestales (Flachsenberg y Galletti 1999).

En la segunda mitad del siglo XX el concepto de aprovechamiento cambió y se volvió netamente agrícola, y con una reasignación de terrenos, ahora con una superficie de 20 ha para cada ejidatario. Al mismo tiempo que la actividad agrícola se implantaba, continuó el aprovechamiento forestal bajo una concesión a Maderas Industrializadas de Quintana Roo (MIQROO), compañía dedicada al aprovechamiento de maderas preciosas para la fabricación de conglomerados. MIQROO tenía acceso a la explotación de la selva mediante un pago a los ejidatarios, el cual era establecido por el gobierno, generando inconformidad entre éstos, a la vez de provocar un fuerte impacto sobre la vegetación.

Dada esta historia de “manejo” y la inconformidad de los ejidatarios, el gobierno federal intentó desarrollar una política de aprovechamiento que llevó al establecimiento del Plan Piloto Forestal (1983) en el sur del estado, el cual también fue implementado en la región conocida como la Zona Maya, la cual abarca la parte central del estado de Quintana Roo. Bajo este esquema se favorecieron diferentes cambios en el aprovechamiento forestal que incluyen los siguientes elementos (Flachsenber y Galletti 1999):

- Se estableció que los propios ejidatarios se hicieran cargo del manejo forestal
- Los ejidos delimitaron parte de su superficie como área forestal permanente, destinada exclusivamente al uso forestal
- Se dejó de vender el monte en pie, cambiando esta estrategia por la venta de madera en rollo
- Algunos ejidos adquirieron el equipo necesario para extraer y transportar la madera y
- Se comenzaron a tomar decisiones conjuntas acerca del precio y condiciones de entrega.

Esta serie de cambios repercutió positivamente en los ejidatarios, conformando en 1986 la Organización de Ejidos Productores Forestales de la Zona Maya (OEPFZM). Esta organización tiene sus oficinas centrales en Carrillo Puerto, y en la actualidad está integrada por 23 ejidos que en conjunto representan una superficie de 330,561 ha, de las cuales aproximadamente el 65% están destinadas al aprovechamiento forestal.

El labrado de durmientes, la extracción de chicle y la venta de madera en rollo son las principales actividades económicas en estos ejidos forestales (EF). Dado que cada ejido maneja los recursos obtenidos por la actividad forestal de forma

independiente, los recursos no se dispersan y son usados bajo previo acuerdo en una asamblea ejidal.

Si bien lo que tiene mayor auge es la extracción y manejo forestal en la región, existe, en general, una baja producción agropecuaria, debido principalmente a la presencia de suelos pobres y pedregosos que no permiten el desarrollo de pastos para el ganado y la “milpa” no llega a abastecer el autoconsumo. No obstante, en algunos ejidos las milpas han sido transformadas a pluricultivos (v. gr. Ejido Señor), donde se siembra chile habanero, tomate, y sandía, entre otros cultivos.

Extracción de maderas preciosas en tres ejidos forestales de Quintana Roo

El aprovechamiento de caoba (*Swietenia macrophylla*) en el estado de Quintana Roo se ha hecho de forma comercial desde los últimos años del siglo XVII. En los primeros años de la explotación la extracción fue realmente selectiva y dirigida a satisfacer el mercado internacional. Esta fue la tendencia general hasta que MIQROO inició la producción de chapa, contrachapa y finalmente madera aserrada (Snook 1999). De esta manera, la cantidad comerciada de caoba en pie ha variado a través del tiempo, dependiendo de la tecnología de extracción que se utilice. Durante esta etapa la maquinaria y el equipo técnico eran suministrados por particulares. Además no existía ningún control en el aprovechamiento de la madera que se extraía y éste se realizaba fundamentalmente con base en las necesidades de la empresa compradora (Santos *et al.* 1998).

Con la conformación de la OEPFZM, en 1986, se comenzó con la planificación del aprovechamiento forestal mediante un plan de manejo, tanto para la madera en rollo como para los durmientes. De esta forma, y con la ayuda de un equipo técnico se seleccionaron los ejidos más grandes, y con mayor reserva forestal, principalmente de caoba y cedro (*Cedrela odorata*), en los cuales se implementó el Plan Piloto Forestal.

Esta estrategia de manejo trajo consigo una capacitación en los aspectos administrativos y de organización, destacándose la formación de cuadrillas compuestas por un administrador, un jefe de monte y receptores, quienes tienen la función de organizar el trabajo dentro del monte y la documentación del transporte de la madera a donde será procesada finalmente.

Con la implementación de un plan de manejo forestal, cada ejido definió sus Áreas Forestales Permanentes (AFP), que son aquellas áreas que serán aprovechadas bajo un plan de manejo. En estas áreas se realiza un inventario del recurso vegetal con el fin de obtener el permiso de aprovechamiento por parte del gobierno federal.

La determinación de las AFP se realizó bajo un acta ejidal, favoreciendo la creación de una figura similar a una reserva productiva, lo cual frenó el desmonte para la siembra de la milpa. Además se ha intentado establecer áreas de corta anual de acuerdo a un ciclo de 25 años, y aunque no en todos los ejidos se han delimitado, la mayoría sigue el plan de manejo. Sin embargo, a partir del 2005, los planes de manejo elaborados buscan modificar el hecho de que exista un rodal con un área de corta predeterminada, y que la superficie de ésta se adapte según la necesidad de arbolado requerido para cubrir el volumen de madera autorizado. Con esto se busca beneficiar a aquellos ejidos que tengan una densidad menor de caoba. No obstante el beneficio que se obtendrá desde el punto de vista productivo, esto puede traer consigo un impacto ecológico negativo debido a la necesidad de intervenir una superficie mayor de área forestal. Sin embargo, un punto positivo en el plan de manejo es el establecimiento de zonas de reforestación de maderas preciosas en los espacios abiertos provocados por la actividad forestal.

Producción de durmientes en la zona maya, Quintana Roo

En 1985 existían cuatro uniones de ejidos, los cuales surtían de durmientes a Ferrocarriles Nacionales de México, entregando alrededor de 200,000 piezas por unión cada tres o cuatro meses, con pocos beneficios económicos para los ejidatarios, debido principalmente al intermediarismo. Con la implementación del Plan Piloto Forestal la actividad durmientera en la región representó más beneficios a los ejidos. Sin embargo, el mercado decayó y se ha mantenido bajo, lo que ha provocado que el costo de producción supere las ganancias (Santos *et al.* 1998).

Para la obtención de durmientes el diámetro mínimo de corta es de 35 cm, pero debido a que el durmiente se labra con hacha los productores prefieren árboles de 30 cm de DMC, ya que esto favorece un menor esfuerzo y desperdicio. Las especies que se utilizan para la elaboración de durmientes son las llamadas comunes tropicales. Entre las que más se utilizan para esto se encuentran las siguientes:

- Chechém (*Metopium brownei*)
- Tzalam (*Lysiloma bahamense*)
- Jabín (*Piscidia piscipula*)
- Chacteviga (*Caesalpina platyloba*)
- Chactekok (*Sickingia salvadorensis*)
- Pich (*Enterolobium cyclocarpum*).

A pesar de que la producción de durmientes ha disminuido, y aun con los bajos niveles extraídos, esta actividad genera hasta un 50% de desperdicio por la elaboración de cada durmiente (Santos 2005). Claramente esta es una forma de explotación forestal poco redituable y ecológicamente deficiente.

El programa de extracción forestal

El programa de manejo forestal establecido en la zona consta de un turno de 75 años, con tres ciclos de corta de 25 años cada uno. Dentro de cada rodal se extraen tanto

maderas preciosas como tropicales comunes. Para la extracción forestal, previamente se realiza un inventario forestal con un esfuerzo de muestreo de aproximadamente 5% del rodal, el cual tiene una superficie similar dentro de un ejido, pero varía entre ejidos, dependiendo de la densidad de árboles cortables que hay por ejido. Una vez determinadas las existencias forestales se marcan (martillean) aquellos árboles destinados para la extracción. Con fines de organización, las maderas preciosas están dentro de lo que se ha definido como el Grupo I en el cual el diámetro mínimo de corta (DMC) es de 55 cm. En el Grupo II, están las denominadas especies tropicales comunes, que son cortadas a un DMC de 35 cm. Finalmente, se extraen los árboles, y dependiendo de la capacidad de procesar la madera de cada ejido, ésta se vende en rollo o se procesa en aserraderos ejidales y se vende como tablón.

En la región, la organización para la producción y venta de la madera se da tanto a través de organizaciones forestales, como de ejidos independientes. Dentro de las organizaciones de ejidos, tres que se destacan por el volumen de caoba que extraen son: Naranjal Poniente, Petcacab y Señor. Sobre estos ejidos se enfocará el análisis de aquí en adelante.

Manejo y producción forestal en tres ejidos representativos

Para realizar este estudio seleccioné tres ejidos. Dos de éstos, Naranjal Poniente y Señor (X-Maben), pertenecen a la OEPFZM y se pueden considerar representativos, ya que en conjunto aportan una cantidad mayoritaria de la caoba que se extrae en la Zona Maya. El tercer ejido es Petcacab, el cual pertenece a la Sociedad de productores forestales del estado de Quintana Roo, Sociedad Civil (SPFEQRSC). La información se ha derivado a partir de los documentos existentes en las oficinas de Carrillo Puerto y Chetumal, respectivamente. Si bien la información está disponible, en algunos casos no se encuentra accesible de tal forma que pueda analizarse directamente, por lo que fue

necesario pedir permiso de utilizar la información contenida en los informes de cambio de año (“pasos de año”) archivados en las oficinas de las organizaciones.

Naranjal y Señor son los principales productores de maderas preciosas de la OEPPFZM. Consistentemente, a partir de 1997, estos dos ejidos han comercializado volúmenes de madera del orden de 600 m³ los cuales representan un ámbito del 28% al 43% del total producido por esta organización. Si se toma en cuenta que la producción de estos dos ejidos es del 40% del total en promedio, se puede observar que la magnitud de la extracción global de la organización es de 1500 m³ por año (Fig. 1).

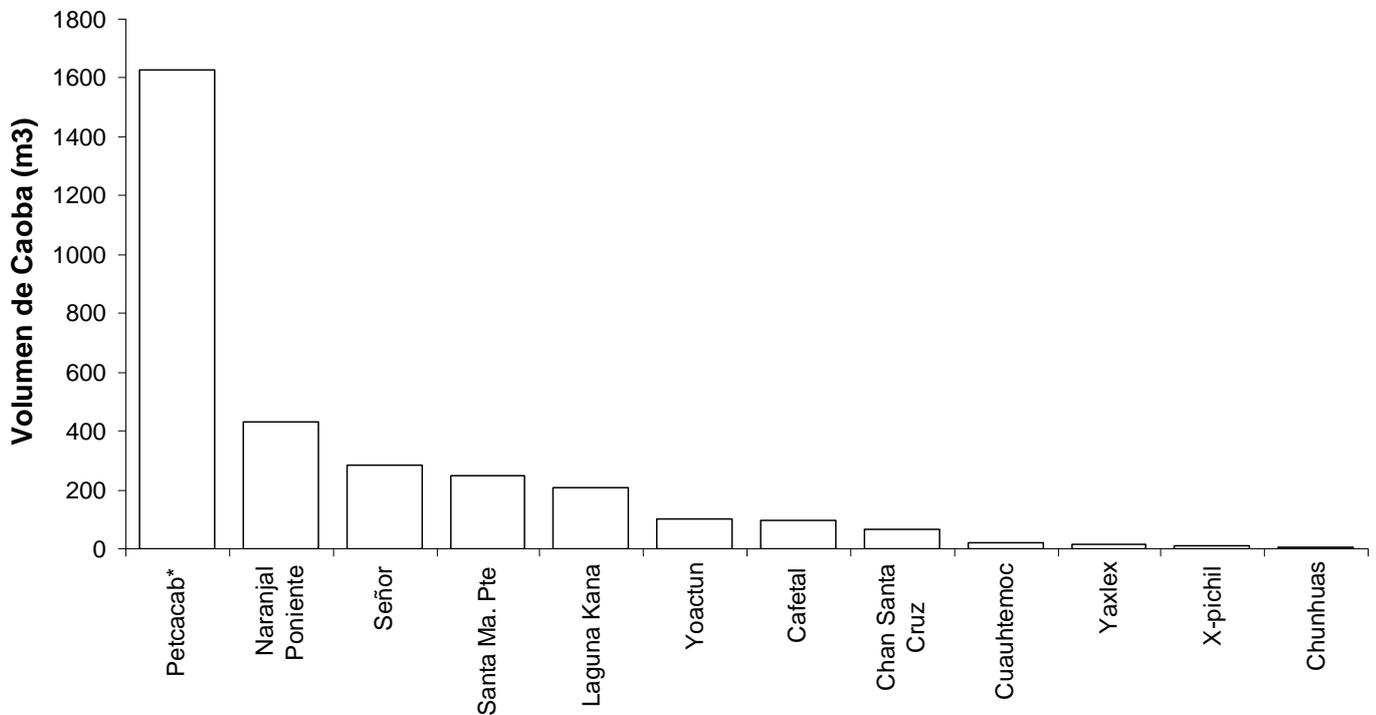


Figura 1. Producción promedio de madera preciosa en los principales ejidos durante los últimos 10 años (1994-2004), en la zona Maya. (* indica que este ejido no pertenece a OEPPFZM)

Este aprovechamiento se ha dado bajo un esquema aparentemente sustentable delimitando áreas de corta. Sin embargo, parecen existir excepciones, que se dan principalmente cuando en un área determinada no se completa el volumen de corta autorizado, por lo que entonces se recurre a las “reservas” que quedaron en rodales

previamente aprovechados. Esto conduce a que, al menos en estos dos ejidos, algunos rodales no tienen el descanso de 25 años que debieran tener.

En el caso de Señor, en el 2005 se presentó, por parte de la OEFPZM, una actualización al plan de manejo. En éste, no existen áreas de corta delimitadas formalmente, ya que la propuesta de manejo para los restantes ocho años se basa en el volumen extraído y no en una superficie determinada. En este ejido, en complemento a las actividades de aprovechamiento, se han establecido zonas de reforestación que son cuidadas y no se permite el establecimiento de milpa o ganado. Además, se ha establecido una reserva permanente de 100 ha, alrededor de la Laguna Azul. En esta reserva se realizan actividades de ecoturismo, siendo la semana santa el periodo del año en que más visitantes hay.

En Naranjal Poniente, se tienen bien delimitadas y fechadas las zonas de corta hasta el año 2008, fecha en la que acaba el ciclo de corta de 25 años. Al igual que en Señor, existen áreas de reforestación y zonas de conservación, aunque al parecer éstas no están determinadas bajo un acta ejidal. En este ejido, lamentablemente, la zona de reserva es utilizada de manera indiscriminada por los pobladores, lo que ha llevado, últimamente, a que la “reserva” esté cruzada por un sinnúmero de caminos. Además constantemente se “bajan” árboles cuando se necesitan para la construcción, forraje o combustible. No obstante esto, las partes lejanas continúan con un buen grado de conservación. Por otro lado, Petcacab tiene un programa de manejo a largo plazo, con áreas de corta bien definidas hasta el 2008, año en que termina el primer ciclo de corta de 25 años. En este ejido se han extraído alrededor de 1500 m³ por año, volumen que duplica lo extraído por Naranjal y Señor en conjunto, pero en casi el doble de superficie asignada por rodal (Fig. 1). En este ejido también existe una reserva, llamada Muchucux la cual presenta una baja frecuencia de visita por los pobladores, ya que se encuentra

alejada del pueblo y el camino de acceso se mantiene abierto sólo durante la época de secas (febrero-mayo).

En el aspecto cuantitativo la información analizada muestra una gran heterogeneidad en cuanto al tipo de madera que se extrae (preciosas y tropicales comunes que a su vez se subdividen en duras y blandas) en los tres ejidos del estudio (Fig. 2). En promedio la producción forestal en los tres ejidos ha estado sesgada hacia la corta de maderas blandas (*v. gr.*, *Bursera simaruba*) durante los últimos 13 años, a pesar de que el mercado de los durmientes (maderas duras; *v. gr.*, *Manilkara zapota*) y las maderas preciosas son los que más recursos reditúan a las comunidades. Por ejemplo, en Señor y Naranjal, en nueve y seis de los 13 años de datos disponibles, respectivamente (Fig. 3), la extracción de madera blanda sobrepasa a los otros dos tipos de madera.

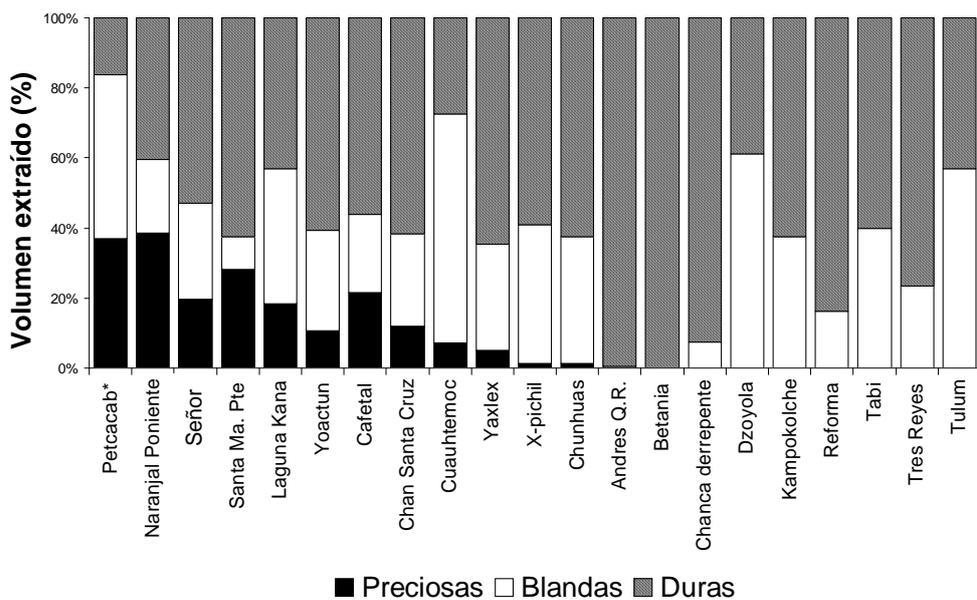


Figura 2. Volumen de extracción de madera en los ejidos productores forestales de la Zona Maya.

Por otro lado, el volumen y la cantidad de árboles de caoba que se extraen por temporada no son constantes, ya que depende de la distribución de frecuencias de los tamaños (DAP) y del volumen de corta autorizado. Por ejemplo, en 1999 en el ejido de Señor se cortaron 144 árboles de caoba con un DAP de 55 cm o mayor para completar un volumen autorizado de 300 m³, mientras que en Naranjal y Petcacab se necesitaron 182 y 172 árboles respectivamente, para obtener un volumen autorizado similar (Fig. 4)

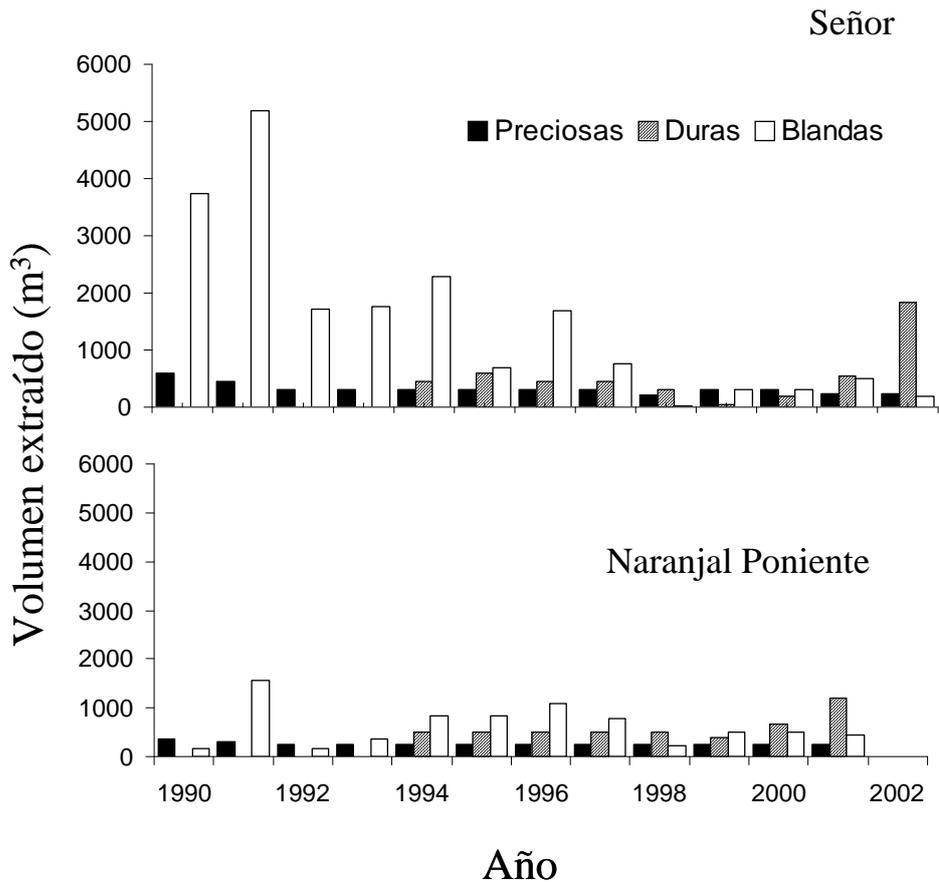


Figura 3. Volumen total de madera extraída en los ejidos Señor y Naranjal Poniente a través de 12 años de corta.

Por ejemplo, para los tres ejidos analizados se puede observar que en dos periodos de corta el número de árboles para extraer aproximadamente el mismo volumen de madera es mayor. Sin embargo, el impacto neto depende de la superficie del área de donde se extraigan; en este caso en Naranjal es donde existe una mayor densidad de árboles cortados (Fig. 4).

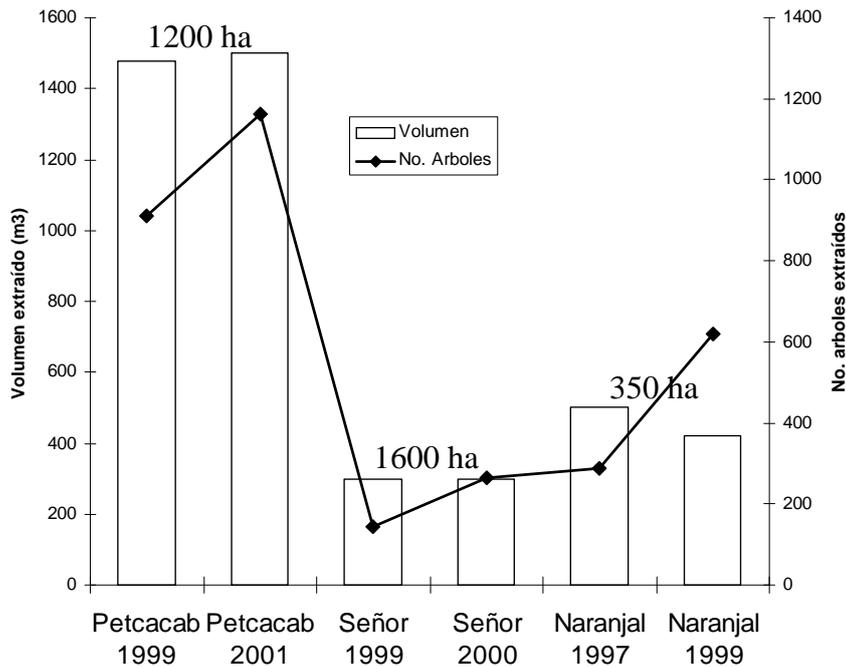


Figura 4. Variación en dos temporadas de corta en el volumen y número de árboles extraídos en tres ejidos forestales de la Zona Maya.

Para el caso de los ejidos analizados en los años 2000, 2002 y 2003, existió una correlación positiva entre el volumen de madera extraído y el número de árboles de caoba necesarios para cubrir dicho volumen ($r = 0.75$, $F = 42.84$; $P = 0.0001$). Si esta tendencia se mantuviera a través de todo el ciclo de corta (25 años), el número de árboles totales que se extraerían en el ejido Señor será de 4220 árboles en 40,000 ha (0.1 ind/ha). En Naranjal se extraerán aproximadamente 4227 árboles en 8750 ha (0.5 ind/ha), mientras que para Petcacab el estimado de árboles cortados sería de 24,500 en una superficie de 30,715 ha (0.8 ind/ha). Este último ejido ha aumentado en los últimos cinco años el volumen de extracción de caoba, lo que provocó un aumento en la pendiente que dibuja el número de árboles acumulados (Fig. 5). Algo importante a considerar es que no existe la misma densidad de árboles de caoba por rodal por lo que este dato sólo es aproximado. Por ejemplo, en 1996 la densidad de árboles extraídos fue

muy similar entre los tres ejidos (0.5, 0.3 y 0.3 ind/ha respectivamente). En global, utilizando un valor promedio de 0.5 árboles por m³, podemos estimar que la cantidad de árboles extraídos en toda la OEPFZM y Petcacab, en conjunto, es de 1500 individuos de caoba por año, lo que sumará una cantidad aproximada de 112,500 árboles de caoba extraídos en el turno completo (75 años). Sin embargo, las tendencias mostradas en la Figura 5 sugieren que la sustentabilidad del sistema de extracción de caoba, dependerá de qué tan bien se de el manejo de la regeneración a lo largo de los ciclos de corta.

El impacto de esta actividad maderera sobre la cobertura forestal aún no ha sido evaluado en la zona, pero existe evidencia obtenida a partir de imágenes de satélite que apoyan la idea de que la continuidad de la selva no se ha perdido (D. Bray, com. pers.). Sin embargo, datos provenientes de la Amazonía Brasileña indican que la extracción intermitente de árboles se puede equiparar en algunos caso a la deforestación causada por otras actividades realizadas en los trópicos, como es el establecimiento de potreros (Asner *et al.* 2005).

Investigación hacia el manejo forestal adaptativo en la Zona Maya

Los tres ejidos cuentan con un programa de manejo forestal elaborado por un encargado técnico, el cual debe ser un ingeniero forestal, según la Ley Forestal vigente (SEMARNAP 1997). Sin embargo, para asegurar la sustentabilidad de la extracción forestal, y en general en la Zona Maya, se requiere no sólo desarrollar planes de manejo, sino que idealmente éstos deben de tener un sustento ecológico firme y estar en constante actualización; también se requiere adquirir el compromiso de seguir las actividades que en ellos se describen. La experiencia de este estudio sugiere que si bien hay intentos de hacer un manejo cada vez más sustentable, hay evidencia de que los planes aún no se siguen completamente. Sin embargo, los esfuerzos realizados son reconocidos y el ejido Petcacab tiene una certificación por su manejo forestal otorgada

por *Smart Wood*, al igual que Naranjal, mientras que Señor está en proceso de certificación por la fundación VIBO (Vida para el Bosque).

Con el fin de determinar cuáles son los elementos de investigación necesarios para la transición hacia un manejo adaptativo realicé un análisis de tres elementos que considero esenciales para llegar a un sistema de manejo adaptativo donde se favorezca la conservación de la diversidad sin comprometer el beneficio económico que los pobladores reciben por la extracción de madera.

El primero de estos elementos lo constituye el tiempo de descanso entre sitios intervenidos. En este sentido, los tres ejidos han establecido un turno de 75 años, con tres ciclos de corta de 25 años. Esto significa que cada una de las áreas seleccionadas para la extracción de madera tendrá 3 intervenciones con un descanso de 25 años entre cada una. Esto, de acuerdo al programa de manejo, será suficiente para la recuperación del sitio, y para el paso de los denominados árboles de reserva a los de la categoría de corte ($DAP > 55$ cm para maderas preciosas). Como información de contexto, Clark y Clark (1996) reportan un incremento anual de entre 1.5 y 5.9 mm de diámetro en cinco especies de árboles en la Finca Selva, Costa Rica, mientras que para la caoba, Chan (2002) reporta una tasa de crecimiento promedio de 0.48 cm al año, en el ejido Petcacab. Esta serie de datos sugiere que los 25 años de descanso entre periodos de corta son suficientes para que los árboles en la categoría de reserva pasen a ser cortables (Cuadro 1).

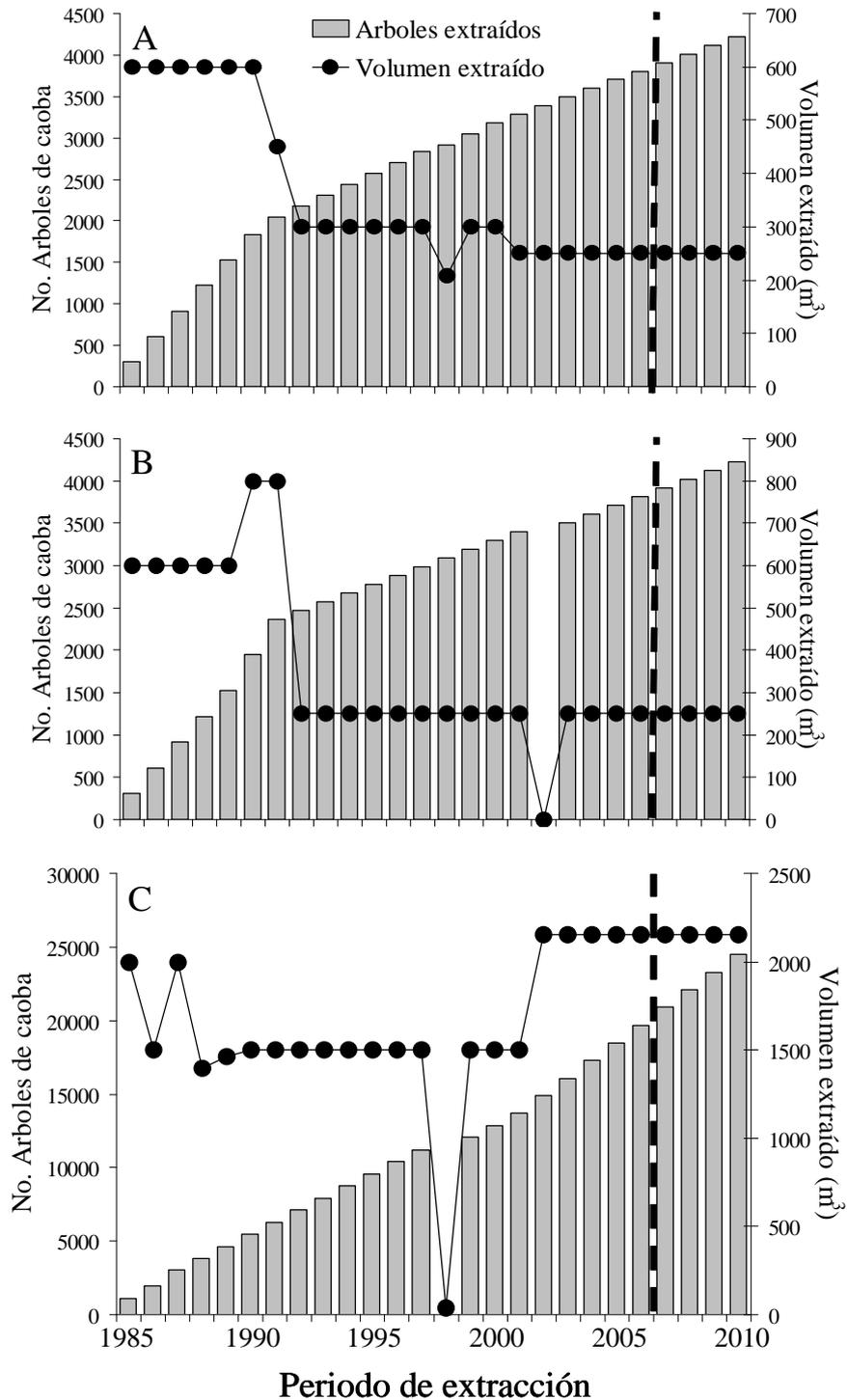


Figura 3. Número acumulado de árboles extraídos (barras) y volúmenes anuales autorizados (puntos) de caoba durante un ciclo de corta de 25 años, en Señor (A), Naranjal (B) y Petcacab (C). Los datos en “cero” indican un periodo sin permiso para la extracción forestal. Los datos posteriores a 2006 (después de la línea punteada) están basados en el supuesto de que la intensidad de la extracción continúa con la misma tendencia que en los años anteriores.

Sin embargo, estudios recientes indican que la caoba no llega a ser reproductivamente eficiente (en términos de la magnitud y calidad de su producción

semillera) hasta los 75 años (Snook 1999), lo que corresponde a un DAP aproximado de 70 cm, es decir, 15 cm mayor al diámetro mínimo de corta autorizado en estos ejidos, y un turno aproximado de 120 años.

Ante estas evidencias, urge implementar un programa de investigación dirigido, por un lado, a conocer con precisión la tasa de crecimiento de la caoba (y su variación espacial y por categoría de edad), y por el otro, la edad y DAP reproductivo mínimo, con el cual se aseguraría que los individuos que se extraen hayan tenido al menos un evento reproductivo efectivo. De esta manera, y una vez que se obtengan los datos necesarios se tendrán los elementos para hacer las modificaciones a los programas de extracción forestal, en caso de que esto sea necesario.

Cuadro 1. Categorías diamétricas en las que son distribuidas las diferentes especies aprovechadas en los tres ejidos estudiados. En el caso de Petcacab, el ejido maneja tres categorías de reserva y no contempla la categoría regeneración de caoba.

Categoría silvícola	Categoría diamétrica (cm)		
	Preciosas	Maderas comunes tropicales	Caoba (Petcacab)
Regeneración	< 10	< 10	
Repoblado	10 - 35	10 - 25	> 10 – 24 III 25 – 24
Reserva	35 - 55	25 - 35	II 35 – 44 I 45 – 54
Cortable	> 55	> 35	> 55

Un segundo elemento que considero importante está relacionado con lo que denominé el *proceso de corta*. Dentro de éste, consideré a las actividades que van desde el diseño y mantenimiento de caminos, derribo del árbol blanco, hasta el arrastre y almacenamiento de los troncos en las bacadillas. En cuanto al diseño y mantenimiento de caminos, los tres ejidos analizados mantienen una serie de caminos primarios diseñados de manera que el acceso a las masas forestales sea relativamente fácil. Para el

desarrollo del siguiente grupo de caminos (secundarios), éstos son trazados con la intención de acercarse al árbol blanco y de realizar el arrastre de éste. Esta serie de caminos secundarios generalmente son trazados buscando la distancia más corta entre el árbol blanco y el camino principal o la bacadilla. Este método clásico de trazado de caminos es económico, pero generalmente requiere de la apertura de más caminos; por ejemplo en Señor 30% de la superficie del rodal es ocupada por caminos (V. Santos; com. pers.).

En general, los tres ejidos que estudiamos realizan de manera adecuada el trazado de caminos, sin embargo en ninguno se aplica lo que se ha llamado “caminos de bajo impacto”. En éstos se realiza el trazado apoyados con un sistema de información geográfica (SIG; tecnología que ya se usa en las organizaciones de estudio), el cual a su vez, apoyado en el inventario previo de la vegetación, ayuda a trazar la mejor red de caminos. Con ayuda de este sistema, en Pará, Brasil, se redujo a la mitad la cantidad de caminos necesarios para extraer una cantidad similar de árboles en un área contigua con el trazado de caminos convencional, al mismo tiempo que disminuyó el impacto sobre la vegetación (Pereira *et al.* 2002).

En este caso, una buena opción es que los encargados técnicos forestales contacten a la persona indicada para montar el SIG para el trazado eficiente de caminos. De esta manera, si bien los ejidatarios realizarán una inversión en equipo, programas y personal especializado (que a la vez puede capacitarlos), a largo plazo este gasto se verá compensado por el ahorro en trazado de caminos.

Durante el proceso de corta también están involucradas una serie de actividades destinadas a minimizar el impacto sobre la vegetación vecina al árbol blanco. Estas actividades involucran un inventario previo de las existencias de la especie(s) a extraer, el manejo de lianas, el derribo direccional y el desrame (limpieza del tronco) del árbol

antes de ser arrastrado. En este caso, y de acuerdo con el programa de manejo, cada uno de los ejidos que estudié realizan un inventario y marcaje previo. De igual manera, los tres ejidos realizan un derribo direccional de los árboles blanco y el desrame necesario antes del arrastre (Carreón 2002, Chan 2002, Santos 2005).

Una de las actividades esenciales en el manejo forestal de bajo impacto es el manejo de lianas (Uhl y Vieira 1989). Sin embargo, en ninguno de los tres programas de manejo se observa evidencia de que los manejadores del recurso forestal en la zona de estudio realizan esta actividad. Uhl y Vieira (1989), documentaron que con un adecuado corte de lianas, previo al derribo, el daño a los árboles vecinos se reduce significativamente. Además, si existiera un manejo de lianas en aquellas zonas que están en espera de ser intervenidas, el crecimiento en biomasa de los árboles aumentaría significativamente (Pereira *et al.* 2002), y también podría ser beneficiada la regeneración de la selva (Pérez-Salicrup 2001), lo que apoya la idea de implementar, bajo supervisión, el manejo de este componente de la vegetación.

El tercer elemento que considero importante para un manejo óptimo del recurso forestal en la Zona Maya es el relacionado con la regeneración natural y artificial que se da en las zonas intervenidas. En este caso los tres programas de manejo analizados sostienen que mediante el tipo de manejo que se realiza, la regeneración no está comprometida. Además, se comprometen a sembrar diez plántulas (nombre genérico, ya que técnicamente son brinzales; individuos de altura < 50 cm) de caoba por cada metro cúbico que se corte de esta especie (Carreón 2002, Santos 2005) en el caso de los ejidos de Señor y Naranjal; en cambio, en Petcacab, la cantidad de plántulas sembradas dependerá del área a reforestar (Chan 2002). En este punto es importante resaltar dos cosas. Por un lado, aunque se ha propuesto que con las actividades de extracción forestal se simula la dinámica natural de claros, esto puede ser cuestionable (Park *et al.*

2005), ya que la regeneración a partir de semilla de la caoba y otras meliáceas (*v gr.* la caoba africana, *Entandrophragma* sp.) no necesariamente está asociada a claros dejados por algún tipo de perturbación, pero sí a características especiales del sotobosque, tales como una alta humedad del suelo y poca insolación, características asociadas a un dosel cerrado (Brown *et al.* 2003).

Por otro lado están las actividades de reforestación, y en este caso un elemento importante a resaltar es la necesidad de realizar un monitoreo de las plántulas sembradas, de manera que se asegure la supervivencia de éstas, ya que existe evidencia de que sólo están alcanzando una supervivencia del 20% (Negreros-Castillo y Mize 2003). Relacionado con esto, existe una propuesta realizada por Santos (2005) para favorecer la regeneración de las especies heliófilas en el ejido Señor. En la actualización del programa de manejo de este ejido, se proponen cortas de liberación. En la propuesta, se corta todo el arbolado que está dentro de las categorías diamétricas mayores a 10 cm, permitiendo así el desarrollo de categorías inferiores. Esta práctica es común en bosques templados, donde el contingente de especies es bajo (menos de 10 especies por ha) y homogéneo (grupos coetáneos de una misma especie; D. Pérez-Salicrup com. pers.). Sin embargo, en las selvas donde existe una alta riqueza de especies en bajas densidades, y con diferentes requerimientos ambientales no es convincente que el realizar una corta de liberación es necesariamente adecuado. Existen estudios que documentan que conforme se aumenta la superficie intervenida, y el número de árboles extraídos, la pérdida de especies aumenta, desarrollándose en los claros especies pioneras que no tienen un valor alto en el mercado (Mostacedo y Fredericksen 1999), o especies altamente competitivas que detienen o atenúan la sucesión (Fredericksen y Licona 2000). Ambas condiciones estarían actuando en contra del fin que se busca con la corta de liberación, y que es fomentar el desarrollo de especies con valor comercial. Un experimento controlado, con

sitios donde se realice la corta de liberación y otros donde no, daría elementos para descartar, aceptar, o aplicar con modificaciones este método en la Zona Maya, ya que en otras partes del trópico se han obtenido resultados contrarios entre sí, lo que sugiere que la respuesta a la liberación va a depender del sitio y las condiciones específicas a las que esté expuesto (Pariona *et al.* 2003, Wadsworth y Zweede 2006).

Como una alternativa a la reforestación, está el llamado “enriquecimiento”. En este método se propone que la selva debe de sembrarse con especies con valor comercial para aumentar su rendimiento y valor. Esta actividad busca contrarrestar la “heterogeneidad” que hay en la riqueza de especies de las selvas, sin embargo, con esto no sólo se estaría perdiendo una parte importante de especies sin valor comercial presente, sino probablemente la estabilidad del ecosistema, ya que se ha demostrado que los ecosistemas con un empobrecimiento de especies son más susceptibles a perturbaciones (ver Mooney *et al.* 1996), incluyendo la invasiones por especies exóticas. A pesar de que las actividades de enriquecimiento pueden aumentar el valor neto de la selva, al ser utilizadas como nodrizas (Ricker y Daly 1998), es necesario realizar una serie de experimentos que lleven a evaluar el costo-beneficio ecológico y económico de esta actividad, bajo un esquema de manejo forestal.

Estos tres elementos analizados son sólo un ejemplo de las múltiples líneas de investigación que podrían desarrollarse para conseguir un manejo forestal adaptativo. No obstante, dentro del manejo forestal se tiene que considerar el beneficio para las comunidades dueñas del recurso, así como, una pérdida mínima de especies. El análisis que realicé demuestra que existen al menos tres vías de investigación que potencialmente favorecerían la conservación y las actividades de extracción forestal en la selva maya, como describo enseguida.

Poniendo en práctica el manejo forestal adaptativo en la Zona Maya

Es importante destacar el entusiasmo con el que las organizaciones forestales de la Zona Maya reciben proyectos de investigación enfocados a generar datos que promuevan un manejo cada vez más sustentable del ecosistema, así como la capacidad de reconocer la necesidad de realizar más investigación que permita evaluar la magnitud de conservación de la biodiversidad y los procesos ecológicos cuando se ejecuta un plan de extracción de madera como el que he descrito. Bray (2004) resalta la capacidad de adaptación e innovación que han tenido las organizaciones forestales ante las presiones y cambios institucionales que se han dado en la Zona Maya. Parte del éxito en el manejo del recurso maderable, se debe a que se han logrado establecer las reglas de uso adecuadas para el manejo de un recurso de fondo común como son las áreas forestales de Quintana Roo (Bray 2004).

El manejo adaptativo *per se* es un sistema bajo un cambio constante y que requiere de una alta capacidad de resiliencia tanto ecológica como social, con el fin de mantener y absorber las experiencias nuevas de manejo. Si bien en el contexto social están ya sentadas las bases para que en la región se realice un manejo adaptativo (Bray 2004), la decisión de tomar a la investigación ecológica como un elemento del manejo forestal aún no se adopta por completo.

Por otro lado, para que se implemente un manejo adaptativo del recurso forestal es necesario que las experiencias de manejo trasciendan en el tiempo a través de los manejadores y propietarios del recurso forestal. Debido a esto, es necesario que los encargados de realizar el manejo forestal, los propietarios del recurso y los investigadores establezcan una relación estrecha, con el fin de implementar las mejores estrategias de manejo (Christensen *et al.* 1996). Para realizar esto, es indispensable por un lado que las instituciones de investigación tengan un acercamiento a las

comunidades forestales sin un esquema de trabajo preestablecido con “estrategias de manejo” prefabricadas, ya que esto puede afectar directamente la estructura de manejo que se ha estado realizando por los pobladores y/o manejadores (Castillo *et al.* 2005). En este sentido, la Zona Maya es un sumidero de investigación ecológica y social. Sin embargo considero que existe un divorcio entre la investigación realizada y los manejadores del recurso y una completa separación entre los primeros y los dueños del recurso forestal. Esto ha conducido a la creencia de que destinar dinero a la investigación es desperdiciar los recursos, lo que repercute en la calidad del manejo que se realiza (Fig. 5; escenario 1).

Esta posición hace evidente que si bien las organizaciones que manejan el recurso forestal han realizado un buen trabajo hasta llevar a la zona a ser considerada como una región sustentable (Bray *et al.* 2003), ha hecho falta trabajo hacia una completa concienciación, por parte de los dueños del recurso, de los procesos ecológicos que están detrás del manejo forestal.

Así, bajo el escenario (1) donde los puentes de comunicación son escasos o nulos, el manejo forestal puede seguir dos trayectorias posibles. La primera de éstas es mantenerse estable y con los mismos rendimientos económicos y ecológicos, hasta completar el primer ciclo de 25 años y seguir así hasta cubrir el turno de 75 años, lo que implica que se mantengan las carencias económicas imperantes en la región y se continúe con el impacto ecológico. La segunda trayectoria sería que en algún momento los puentes de comunicación entre los diferentes actores del manejo se rompan por completo. Esta “turbulencia” social conduciría a un manejo forestal deficiente, debido principalmente a la falta de capacitación en todos los procesos que se requieren para realizar el manejo forestal. Si bien elementos como la realización de los inventarios forestales y la cubicación de la madera son dominados por los dueños del recurso,

actividades como la comercialización, manejo administrativo y legal no son de su total conocimiento.

Esto resalta la necesidad de fomentar el interés en los niños y jóvenes hacia el manejo forestal. Esto es evidente cuando se observa que ningún ejidatario o hijo de ejidatario se ha capacitado para participar de manera activa en la elaboración de los programas de manejo forestal. Los integrantes de las organizaciones forestales, si bien han acumulado una gran cantidad de experiencia en el manejo forestal, necesitan empezar a incorporar jóvenes locales con el fin de que éstos sean los encargados, en el mediano plazo, de manejar sus propios recursos. Así mismo considero que hace falta que ecólogos e ingenieros forestales se conjunten para realizar los programas de manejo y la investigación básica necesaria para llegar a un manejo tanto de los recursos maderables como de los no maderables cada vez más sustentable (Fig. 5; escenario 2).

De esta manera, bajo este escenario alternativo (2), el manejo forestal realizará la transición hacia el manejo adaptativo del ecosistema (que se empieza a entrever en la zona), en el cual, aparte de una estrecha comunicación entre los actores del manejo, existe una retroalimentación entre las acciones de manejo y la investigación. Esto conllevaría a realizar una diversificación de las actividades productivas, lo que potencialmente aumentará los ingresos de los dueños del recurso, sin un detrimento sensible en la “salud” del ecosistema, porque esta diversificación estaría sustentada en investigación ecológica y sería constantemente monitoreada.

Por supuesto, existe el riesgo de que turbulencias sociales alteren la estabilidad del escenario 2, al igual que en el 1, sin embargo, y debido a que éste se ha construido sobre bases de comunicación, es probable, por un lado, que las interacciones se reestablezcan en el corto plazo. Por el otro lado, si esto no sucede, los dueños del recurso tendrían los elementos técnicos y administrativos elementales como para ser lo

suficientemente resilientes y enfrentar la turbulencia sin consecuencias ecológicas y sociales severas, y así dar tiempo a que la comunicación se “regenere”.

Corolario

A 20 años de iniciado el proyecto de manejo forestal en la Zona Maya, éste presenta signos de tornarse en un ejercicio exitoso de manejo adaptativo. Sin embargo, para que ocurra la transición hacia el manejo adaptativo del ecosistema, aún es necesario la implementación de programas de investigación ecológica. Los datos sobre volúmenes y cantidad de árboles extraídos en los tres ejidos que analicé se encuentran, por ejemplo, dentro del promedio extraído en un sistema de extracción tradicional en Pará, Brasil, en el cual se demostró la existencia de impactos ecológicos como la pérdida de especies arbóreas (Pereira *et al.* 2002). Debido a esto, es necesario tener un programa de investigación y monitoreo que permita cuantificar a lo largo del tiempo los impactos ecológicos del manejo forestal en la Zona Maya y las posibles medidas de mitigación.

El manejo de ecosistemas tropicales es un reto para el cual se requiere de un trabajo en conjunto entre políticos, investigadores, manejadores y dueños del recurso. De la capacidad de asimilar y aprender de las experiencias emprendidas depende el éxito del “experimento” social y ecológico que se está desarrollando en la Zona Maya de Quintana Roo, donde el manejo forestal puede llegar a constituir la base para una mejor calidad de vida de los habitantes, así como de la conservación de las selvas de la región.

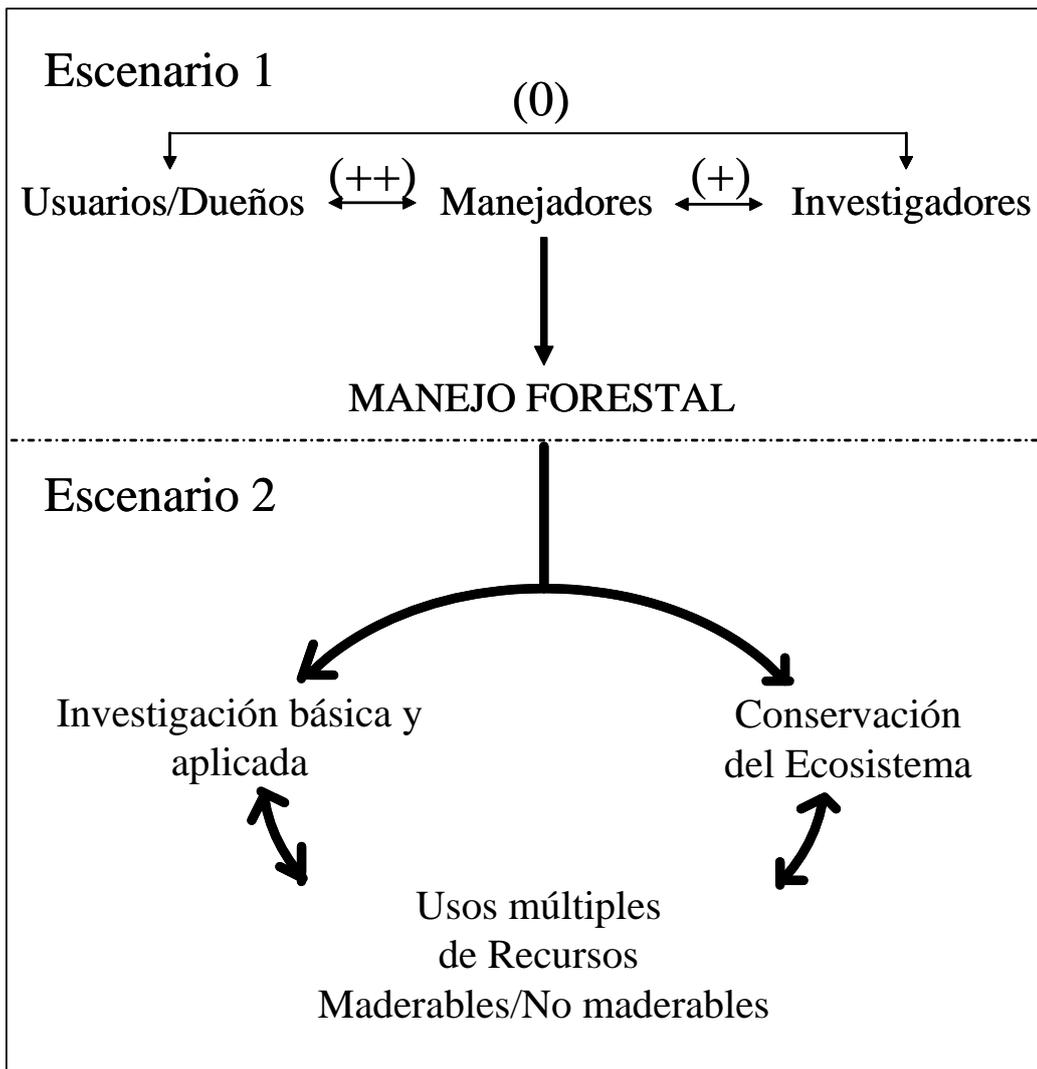


Figura 5. Escenarios de manejo forestal en la Zona Maya bajo diferentes premisas. Bajo el escenario 1 no existe comunicación entre los usuarios/dueños de los recursos forestales y los investigadores que trabajan en la zona (0). Asimismo, la comunicación entre investigadores y manejadores es mínima (+). Mientras que entre manejadores y usuarios/dueños se ha establecido sólo la comunicación esencial para mantener el manejo forestal (++). En el momento en que estos tres componentes establezcan una interacción fluida, el manejo forestal derivará hacia el escenario 2. En éste, la comunicación y cooperación entre los interactuantes repercutirá en el desarrollo de proyectos productivos de uso de los recursos maderables y no maderables de la selva, así como en la conservación del ecosistema. Ambas actividades estarán basadas en investigación básica y aplicada, sentando las bases para un manejo adaptativo de la selva Maya.

Literatura citada

- Alavalapati, J. R. R., y Zarin, D. J. 2004. Neotropical working forests. For what and for whom, pp 279-289. En: Zarin, D. J., Alavalapati, J. R. R., Putz, F., y Schmink, M. (eds.). *Working forest in the Neotropics. Conservation through sustainable management?* Columbia University Press.
- Asner, G. P., Knapp, D. E., Broadbent, E. N., Oliveira, P. J. C., Keller, M. y Silva, J. N. 2005. Selective logging in the Brazilian amazon. *Science* 310:480-482.
- Bray, D. B. 2004. Manejo adaptativo, organizaciones y manejo de propiedad común: perspectivas de los bosques comunales de Quintana Roo, México, pp 56-87. En: Armijo, N. y Llorens, C. (eds.). *Uso, conservación y cambio en los bosques de Quintana Roo*. Universidad de Quintana Roo, México.
- Bray, D. B., Merino-Pérez, L. Negreros-Castillo, P., Segura-Warnholtz, G. Torres-Rojo, J. M. y Vester, H. F. M. 2003. Mexico's community-managed forests as a global model for sustainable landscapes. *Conservation Biology* 17:672-677.
- Brown, N., Jennings, S. y Clements, T. 2003. The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): a critical review of the evidence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:37-50.
- Carreón, C. M. 2002. Modificación del Programa de Manejo Forestal para el Aprovechamiento de los recursos maderables del ejido: Naranja Poniente Mpio. F. Carrillo Pto. México.
- Castillo, A., Torres, A. Velásquez, A. y Bocco, G. 2005. The use of ecological science by rural producers: a case study in México. *Ecological Applications* 15:745-756.
- Clark, D. B. y Clark, D. A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80:235-244.
- Chan R. C. 2002. Programa de Manejo Forestal del Ejido Petcacab y Anexo Polinkin. México.
- Christensen, N. L., Bartuska, A. M., Brown, J. H., Carpenter, S. D'Antonio, C., Francis, R., Franklin, J. F., MacMahon, J. A., Noss, R. F., Parsons, J. Peterson, C. H. Turner, M. G. y Woodmansee, R. G. 1996. The report of the Ecological Society of America Committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications* 6:665-691.
- Flachseberg, H. y Galletti, H. A. 1999. El manejo forestal de la selva en Quintana Roo, México, pp 74-97. En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *La selva maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores, México.
- Fredericksen, T. S. y Licona, J. C. 2000. Invasion of non-commercial tree species after selection logging in a Bolivian tropical forest. *Journal of Tropical Forest Science* 13:252-263.
- Galletti, H. A. 1999. La selva maya en Quintana Roo (1983-1996) trece años de conservación y desarrollo comunal, pp 53-73. En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *La selva maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores, México.
- Mooney, H. A., Cushman, J. H., Medina, E., Sala, O. E. y Schulze, E-D. 1996. Functional roles of biodiversity: A global perspective. John Wiley and Sons Ltd Publisher. UNEP.
- Mostacedo, C. B. y Fredericksen, T. S. 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management* 124:263-273.
- Negreros-Castillo, P. y Mize, C. W. 2003. Enrichment planting and the sustainable harvest of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in Quintana Roo, Mexico,

- pp 278–287. En: Lugo, A., Figueroa-Colon, J., Alayon, M. (Eds.), *Big-leaf Mahogany: Genetics, Ecology and Management*. Springer, Berlin.
- Park, A., Justiano, M. J. y Fredericksen, T. S. 2005. Natural regeneration and environmental relationships of tree species in logging gaps in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* 217:147-157.
- Pereira, R., Zweede, J., Asner, G. P. y SÉller, M. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management* 168:77-89.
- Pérez-Salicrup, D. R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82:389-396.
- Ricker, M. y Daly, D. C. 1998. *Botánica económica en bosques tropicales*. Editorial Diana, México.
- Santos, J. V. 2005. Actualización del Programa de Manejo Forestal para el Aprovechamiento de los recursos forestales maderables en 12,000 hectáreas en el Ejido Señor y anexos.
- Santos, J. V., Carreón, M. S. y Nelson, K. C. 1998. La organización de ejidos productores forestales de la zona maya. Ed. Futura, Texcoco.
- Snook, L. K. 1999. Aprovechamiento sostenido de la caoba (*Swietenia macrophylla*, King) en las selvas de la península de Yucatán México. 98-119 pp. En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *La selva maya, conservación y desarrollo*. Siglo XXI editores, México D. F.
- SEMARNAP. 1997. Ley forestal. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México.
- Uhl, C. y Vieira, I. C. G. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas region of the state of Para. *Biotropica* 21:98-106.
- Villela, D. M., Nascimento, M. T., Aragão, L. E. O. C. y, Gama, D. M. (2006). Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 33, 506-516.
- Webb. E. L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95:117-129.
- Pariona, W., Fredericksen, T. S. y Licona J. C. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management* 181:313–322.
- Wadsworth, F. H. y Zweede, J. C. 2006. Liberation: Acceptable production of tropical forest timber. *Forest Ecology and Management* 233:45-51.

Capítulo II

**¿La extracción forestal realizada por
comunidades locales afecta
la riqueza y estructura de los arboles?
Un análisis en la selva de Quinata Roo,
México**

LRH: Gutiérrez-Granados, Dirzo and Pérez-Salicrup

RRH: Timber extraction and changes on vegetation

Does Timber Extraction by Indigenous Communities Affect Tree Species Richness and Community Structure? An Analysis in a Tropical Rainforest of Quintana Roo, Mexico

Gabriel Gutiérrez-Granados¹

Laboratorio de Interacción Planta-Animal, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, México

Rodolfo Dirzo

Department of Biology, Stanford University, 371 Serra Mall, Stanford, CA 94305, USA.

Diego R. Pérez-Salicrup

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701 Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta C.P. 58190 Morelia, Michoacán, México.

¹Corresponding author: e-mail ggranados@ecologia.unam.mx

Received _____; revision accepted _____ .

ABSTRACT

In this paper we examined whether logging performed by indigenous communities of the Yucatan Peninsula, aimed at acquiring a sustainable harvest, has detectable consequences on the plant community. To do this we used a paired design, comparing 10 year old logged areas and unlogged reserves located in three independent sites, to estimate the effects of logging on plant species richness, structure and composition. Analyses were conducted differentiating plants of four diameter-size classes: 1 – 5 cm, 5 – 10 cm, 10 – 25 cm, and > 25 to evaluate the effects that could be veiled in an analysis focused in all plants clumped together irrespective of size class. Species richness in the smaller and larger diameter-size classes was significantly lower in logged areas. Floristic composition was also different between logged and unlogged areas, with a trend of more secondary forest associated species and less primary forest associated species in logged areas, and a higher density of rare species in unlogged reserves. In terms of structure, small tree individuals (DBH < 10 cm), lianas and resprouting stumps were more abundant in logged areas. Our findings suggest that 10 years after logging, harvested areas show some alterations in structure, and potentially a reduction in species richness. Thus, to make timber extraction and forest conservation compatible at this site, it is necessary to improve the logging programs, and investigate more deeply about the ecology of less abundant tree species in order to get a more sustainable community-based forest management.

RESUMEN

En este trabajo evaluamos si la extracción forestal realizada por comunidades indígenas de la península de Yucatán, considerada como un programa que tiende a la sustentabilidad, tiene consecuencias detectables sobre la comunidad vegetal remanente. Para evaluar esto, utilizamos un diseño pareado, comparando áreas con 10 años de haber sido extraídas y reservas sin extracción. Específicamente evaluamos los efectos de la extracción forestal sobre la riqueza, composición y estructura de la vegetación. El análisis se realizó considerando cuatro clases diamétricas: 1 – 5 cm, 5 – 10 cm, 10 – 25 cm, and > 25 cm, esto, con el fin de evaluar efectos que pueden ser enmascarados si se realiza un análisis agrupando todos los individuos sin importar la talla. La riqueza de especies fue menor en las zonas de extracción forestal en dos categorías de tamaño: la más pequeña (1-5 cm) y la categoría donde están los árboles más grandes (> 25 cm). La composición florística fue diferente con una tendencia a tener una mayor representación de especies pioneras en las zonas de extracción forestal y una mayor densidad de especies raras en las reservas. En cuanto a la estructura, individuos con un DAP < 10 cm, lianas y tocones en regeneración fueron más abundantes en las áreas con extracción. Nuestros resultados sugieren que 10 años después de la extracción forestal las áreas manejadas muestran algunas alteraciones en la estructura y una reducción potencial en la riqueza de especies. Esto nos permite proponer que es necesario establecer mejoras continuas en el programa de manejo e investigar más sobre la respuesta al manejo de las especies menos abundantes para así encaminar el manejo forestal de la zona a una práctica cada vez más sustentable.

Key words: Diameter-size classes; ecological impact; forest management; floristic composition; logging areas; structural changes; tree diversity.

FOREST MANAGEMENT ACTIVITIES ARE WIDESPREAD IN THE TROPICS (Verissimo *et al.* 1992, Alavalapati & Zarin 2004). The International Tropical Timber Organization (ITTO 2008) documented that in 2007 tropical member countries of the organization, representing less than 10% of the land surface worldwide, supplied around 20% of timber and its derivatives demanded worldwide.

Conventional management of rainforest for timber extraction, including the development of an access road network, machinery operations, and the opening of log-storage spaces (Denslow 1987, Dickinson *et al.* 2000), often resulting in a series of negative changes in forest diversity and structure (Verissimo *et al.* 1992, Panfil & Gullison 1998, ter Steege *et al.* 2002). Impacts brought about by the felling of the target trees such as killing of about 30 percent of remaining trees (Uhl & Vieira 1989) with the consequent canopy damage (Uhl & Vieira 1989, Cannon *et al.* 1994, Johns *et al.* 1996), are frequently associated with changes in the light regime and forest microclimate, erosion, soil compaction and disruption of nutrient cycling (Pereira *et al.* 2002, Villela *et al.* 2006).

Even those practices recognized as reduced impact logging (RIL), could cause damages in tropical forests. For example, *ca.* 60% of living trees are severely damaged by target tree-falls (Feldpausch *et al.* 2005). Although canopy damage in RIL is lower than that found in conventional logging, adding to about 10%, the effects on ground damage could linearly increase as more volume is harvested (Pereira *et al.* 2002). All these changes may have a variety of consequences on forest composition via effects on adult and juvenile trees, and by affecting regeneration patterns (Pereira *et al.* 2002, Costa & Magnusson 2003, Makana & Thomas 2005), which in turn could result in changes on community composition and structure. These impacts affect the whole contingent of plant species, ranging from locally common to locally rare taxa, and not

only on those of commercial interest. The impact on these species could slowly erode overall tree diversity (Panfil & Gullison 1998, ter Steege *et al.* 2002).

Among timber exploitation programs documented worldwide, the participatory community forestry management of the Mayan zone in the Yucatan Peninsula, in Mexico, has been considered as a prominent example of sustainable ecosystem management in terms of social participation and ecological sustainability (Bray *et al.* 2003). This promising indigenous people-run program includes some measures aimed at reducing the damage of logging operations, such as planning the direction of the trees to be felled, designing of a low impact road network, and cleaning of fallen trees before skidding. Timber extraction in this participatory program could be considered low to moderate, with an average of 600 m³ of *Swietenia macrophylla* (mahogany) and a 1500 m³ of 90 tree species harvested per year. In addition, these indigenous communities typically set aside forest patches to function as reserves (Galletti 1999, Bray *et al.* 2003) for biodiversity conservation. However, the ecological consequences of the timber extraction program have been very poorly explored.

In order to improve the management practices it is necessary to evaluate the effects of past management actions, and incorporate new practices that might mitigate the negative impacts, hence directing actions towards a more sustainable logging program (Christensen *et al.* 1996). In this study, we conducted an evaluation of the logging program practiced at the Mayan zone. To our knowledge this is the first study based on the analysis of several size-classes of trees to examine whether timber extraction activities affect species richness, composition and structure of these forests. Our analysis was based upon two related theoretical issues in plant community ecology. First, juveniles are often under density-dependent effects, so that the thinning of high-density aggregations around parents allows the coexistence of more species (Janzen

1970), favoring high species richness. Second, species accumulate as a function of the number of individuals counted (Condit *et al.* 1996), as there are more juvenile individuals than adults, so species richness may vary by size, and larger individuals are random samples of the contingent of smaller ones (Condit *et al.* 1996). Therefore we posit that plant diversity analyses pooling all the individuals together regardless of the size might bias management and conservation decisions. In order to analyze the applicability of this approach we evaluated whether 10 years after logging operations, logged areas differ from nearby forests set aside for conservation in terms of (1) species richness, diversity and composition. To do this, we performed a diameter-size analysis based upon the fact that contribution to metrics measured and sensibility to logging can vary by individual size, (2) abundance of the main harvested species and of rare species, and (3) forest structure, expressed in terms of: density of stems, liana abundance, and number of sprouting and non-sprouting stumps.

METHODS

STUDY SITE.—Field work was carried out in the Municipality of Carrillo Puerto (88°00' - 88°20' W, and 19°00' - 20°00' N), State of Quintana Roo, Mexico, within what is known as the Mayan zone. The predominant substrate is karstic material with limestone-derived thin soils (5-10 cm depth). Climate is characterized as hot and humid, with a mean monthly temperature of 25°C and a mean annual precipitation of 1200 mm, most of which is received during the wet season, from May to October (100-200 mm per month). During the dry season (November to April), only 30-60 mm of rain are received per month. The predominant vegetation is tropical moist forest, with intermingled patches of savanna and flooded forest, depending on microtopographic and substrate variations (Pérez-Salicrup 2004). Olmsted and Durán (1990) report *Brosimum*

alicastrum, *Manilkara zapota*, and *Talisia olivaeformis* as the dominant evergreen species and *Vitex gaumeri*, *Bursera simaruba*, and *Caesalpinia gaumeri* as deciduous co-dominants. Height of the dominant arboreal trees ranges from 15 to 25 m.

There has been timber extraction in the area since the beginning of the XX century when mahogany was first looged (Snook 1999). Today the area in general, and the specific communities of study, is well known for their forestry management programs, which are run by local communities (Galletti 1999, Bray *et al.* 2003). Timber extraction is performed using harvesting stands with a rotation period of 25 years. Harvesting continues to be centered on mahogany, although the program also considers an integral management of the forest which includes the extraction of until 90 tree species.

VEGETATION SAMPLING.—We used a paired design, in which we sampled from areas subjected to timber extraction, and in nearby areas set aside as a reserve by the local inhabitants of the community. Hereafter, we will refer to these areas as logged and unlogged, respectively. Paired plots were established on three independent *ejidos* (communally-owned and managed lands), Naranjal, Petcacab and Señor. On each *ejido* we established two pairs of plots for a total of six replicated pairs. These three *ejidos* were selected given that they contribute with a high proportion (collectively *ca.* 40%) of the timber extracted in the entire region (G. Gutiérrez-Granados, unpublished data). Logging on the sites of study took place in 1996, that is, 10 years prior to the study.

Floristic diversity, composition and structure were recorded using a modification of the method devised by Gentry (1982) for the study of alpha-diversity in tropical forests. Our protocol consisted of establishing ten randomly-located 50 m by 2 m transects, for a total of 0.1 ha per plot. Transects were set perpendicularly to the main

road of the logging areas, and from the main access road in the reserves. Each transect was placed on either side of the road defined randomly by a toss of a coin. All plants with a diameter at 1.3 m (DBH) ≥ 1 cm, or with a basal diameter ≥ 1 cm in the case of lianas, and rooted within each transect, were identified at species level and their diameter recorded. Voucher specimens were collected and taken to National Herbarium (MEXU) for further corroboration or accurate identification, with the assistance of curator Esteban Martínez. Sampling protocols like the one adopted here (1000 m² per site) are considered useful to provide an adequate indication of species richness and floristic composition in tropical forests (Gentry 1982, Condit *et al.* 1996).

DATA ANALYSES.—Analysis of the effects of logging on species richness, diversity and composition were conducted using a diameter-size classes approach. Four diameter-size classes were defined: 1 – 5 cm, 5 – 10 cm, 10 – 25 cm and > 25 cm. We used rarefaction curves (100 randomizations) for comparisons of the number of observed species in both management conditions and used two non-parametric estimators of species richness CHAO-2 and ICE (see Colwell & Coddington 1994). We used these estimators because they match each other in precision and accuracy when estimating species richness using relatively small samples (*i.e.*, small sampling effort; ICE), and small grain size (*i.e.*, community level; CHAO-2), as previously reported by Chazdon *et al.* (1998), Brose *et al.* (2003), and Hortal *et al.* (2006). Floristic similarities were assessed using the Sorensen-Chao similarity index, which takes into account both species abundance and unseen species (Chao *et al.* 2005). All estimations were made with EstimateS ver. 7.5 (Colwell 2005). Changes in abundance of rare species were assessed using those species represented by one individual (singletons).

Since our data met the requisites of normality and variance homoscedasticity, we used parametric analyses for the comparison of species richness, Shannon's Diversity Index, the non-parametric estimators of species richness, and abundance of rare species. We used analyses of variance (ANOVA) for completely randomized block designs to maintain our paired design. In our design we used the *ejidos* as blocks with two replicates within each *ejido* and management condition (logged vs unlogged) as factors (Sokal & Rohlf 1995). In the particular case of the comparison of the general similarities between floristic compositions we pooled similarity values by management condition and used a parametric *t*-test.

Changes in floristic composition were further analyzed using the Value of Importance (VI), calculated for each of the species (see Cottam 1949). Values of importance were calculated from the relative values of species density ($D = \text{no. individuals of the } i\text{th species by area}$), frequency ($F = \text{no. of sites occupied by the } i\text{th species} / \text{total number of sites}$) and dominance ($D_o = \text{sum of the basal area of all plants of the } i\text{th species} / \text{total basal area}$), as $VI = RD + RF + RD_o$.

In addition, we performed a multidimensional scaling analysis (MDS) using a Sorensen-Chao floristic similarity matrix in order to seek an ordination of the sites according to management type. To confirm MDS's tendencies we performed a multi-response permutation procedure (MRPP) by diameter size-class to statistically compare both management types according to their floristic composition.

Finally, we performed a principal component analysis (PCA) to evaluate whether sites with and without logging could be separated based on their structural characteristics. We evaluated five structural variables: (1) density of lianas (> 1 cm at stem base), (2) density of adult trees (DBH > 10 cm), (3) number of stumps with no sign of resprouting, (4) number of resprouting stumps, and (5) basal area. We displayed the

results of PCA on a biplot (Jongman *et al.* 1987). Unless otherwise indicated, all data are shown as means (\pm SD). In all cases, results are considered statistically significant when $P < 0.05$

RESULTS

EFFECTS ON TREE RICHNESS AND DIVERSITY.—In total we sampled 6443 trees, of which 3668 were present in logged sites and 2775 in unlogged sites. These individuals represent 287 species in total. Of these 191 ± 51.7 were present in logged and 212 ± 56.3 were in unlogged sites, showing an overall difference of 35 percent. Regardless of this difference, when we performed the statistical analyses with the entire pool of species we found no statistical differences. Then we focused on diameter-size classes analyses. Rarefaction curves by diameter-size classes showed that there were more species in unlogged sites for individuals 1 – 5 cm ($F = 3.6$, $df = 1,5$; $P < 0.05$) and > 25 cm ($F = 2.3$, $df = 1,5$; $P < 0.05$) in dbh. The other two diameter-size classes have no differences in number of species observed between both conditions (Figs. 1A-D).

Species diversity, as defined by Shannon-Weiner's index, was not significantly different between logged and unlogged forests in any of the diameter-size classes. However, expected richness, calculated by the non-parametric estimator CHAO-2 showed significant differences between both management conditions in 1 – 5 cm, 5 – 10 cm,, and 10 – 25 cm classes. But there were no differences in the number of species expected in the > 25 class. ICE had a similar pattern in the number of species expected. The first three classes had more expected species in the unlogged areas than in logged ones, while the last class showed no statistical differences between both management conditions (Table 1).

The total number of singletons accounted for $3.4 \pm 1.2\%$ of all sampled individuals. In absolute terms, all three *ejidos* had a lower number of rare species in the logged sites (Fig. 2), but the contrast was higher in the *ejido* Señor, which contributed to an overall significant difference ($F = 13.64$, $df = 1,5$; $P < 0.001$).

Species similarity was in general terms high, with an overall value of 75%. More specifically, we observed that among logged sites similarity was comparatively higher than among unlogged sites; 0.88 ± 0.09 and 0.74 ± 0.12 , respectively ($t = 3.8$, $df = 28$; $P = 0.0001$), suggesting greater floristic homogeneity among the former. When species similarity was separated by diameter-size classes there were statistical differences in floristic composition (Fig. 3), between unlogged and logged areas (Sorensen-Chao index) in the 1–5 cm DBH class (MRPP $T = - 2.25$; $P = 0.02$), and the 5–10 cm DBH class (MRPP $T = - 1.85$; $P = 0.04$), showing that logging led to a different floristic composition in the smaller diameter-size class individuals of the community. The 10–25 DBH class has no statistical differences in floristic composition (MRPP $T = - 0.22$; $P = 0.39$) whereas the > 25 cm DBH class, corresponding to individuals targeted for logging, has significantly different compositions between unlogged areas and logged ones ($T = - 3.05$; $P < 0.05$; Figs. 3A-D).

EFFECTS ON COMMUNITY STRUCTURE.—Basal area by diameter-size classes was similar in the first two size classes between logged and unlogged areas; however the fact that the number of individuals in logged areas was greater than in unlogged ones suggests a change in structure. This change is explained by the fact that logged areas had more trees in the smaller DBH categories (DBH < 10 cm) than in unlogged ones. In the larger categories (> 10 cm), the number of individuals was not statistically different in both logged and unlogged areas, but in latter basal area was greater. This result is probably

due to the fact that we censused more larger individuals (DBH > 60 cm) in unlogged areas than logged ones (Fig. 4A-B).

The Importance Values provided insights regarding the changes in both composition and structure. To illustrate this, we show the 20 species with the highest IV in the two conditions of management (Fig. 5). Only 10 species were the same in both forest types, but they occupied different rank positions. Furthermore, 16 of the 20 most important species in unlogged sites are mature-forest species and the other four occupied positions 6th, 7th, 18th, and 20th. In contrast, in logged sites, 6 out of the 20 most important species were light-demanding, pioneer species, two of which occupied positions 1st and 4th (Fig. 5). In the study zone, 14 species are regularly used in logging operations, five of which are ranked among the most abundant species in the study zone (Fig. 5). The representation of these species was not consistently higher in the unlogged forests. Instead, there was considerable interspecific variation. For instance, *P. ellipticum* and *L. latisiliquum* had the same IV in both types of forest management, but this was due to the fact that in the logged sites the number of plants, but not their basal area, was greater in unlogged sites. On the other hand, *S. macrophylla* had a higher IV in unlogged sites. We registered 13 individual of this species in logged areas, reaching a basal area of 2.04 m²/ha altogether, whereas in unlogged areas we estimated a basal area of 4 m²/ha, with just eight mahogany trees. The extreme case of loss of representation occurred with *C. mollis* and *V. gaumeri*, which were not present in the logged sites.

Figure 6 shows the results of the PCA based on structural variables. The first axis of the biplot explained 60% of the total variance, while the cumulative variance explained by axis 1 and 2 was 80%. The PCA displays the study sites along axis 1, clearly separating the logged from the unlogged ones. The biplot also makes it evident

that the arrangement of the sites is clearly related to structural changes associated to logging operations such as liana abundance, resprouting stumps and number of stumps, which were more abundant in the logged sites and explained the highest contribution in factor 1; 28 percent, 23 percent and 20 percent respectively. The analysis also showed a positive correlation of logged sites and basal area, which contributed with about 51 % of the variance in factor 2. This is explained, at least in part, by the high number of stems in diameter categories smaller than 10 cm. Related to this, the density of adult trees (DBH > 10 cm) was highly associated to unlogged sites, and explained about 23 % of variance in factor 2.

DISCUSSION

EFFECTS ON SPECIES RICHNESS AND DIVERSITY.—Several factors typically considered indicators of biological diversity, including species richness and diversity (Givnish 1999), are susceptible to be modified by human activities such as timber extraction. In this work we documented that species richness of the smaller diameter-size classes was affected, although these changes were not reflected when all plant size categories were clumped. Effects also were reflected in floristic composition and several metrics of the structure of the tree community.

Our data showed that there were no statistically significant effects of timber extraction on medium-sized tree species richness and in the whole plant diversity. Similar results have been reported in a concessioned tropical rain forest for forest management in Borneo (Cannon *et al.* 1998), and in a Brazilian tropical dry forest (Villela *et al.* 2006). This suggest that in the Mayan Zone, after ten years of logging, species richness and tree diversity attain the pre-logging condition but with a clearly different composition such as been documented in other Neotropical sites with

conventional logging (ter Steege *et al.* 2002). However these results are not in agreement with other works that have experimentally or observationally documented a loss of species (Panfil & Gullison 1998, Parrota *et al.* 2002, Hall *et al.* 2003). Time is an import factor in species recovery; for example, Canon *et al.* (1998) documented a higher number of species in 6-years logged areas than in unlogged ones. In our study zone, the 10 yr post-logging period, probably explains the diversity recovery.

From studies reporting negative effects on species richness, two factors have been considered as decisive: the amount of extracted biomass, and the cautions taken toward diminishing the damage on the surrounding vegetation (Huth & Ditzer 2001, Parrota *et al.* 2002). In the Zona Maya, mahogany extraction adds to about 600 m³/ha and some preventive measures to reduce the impact on remaining trees are taken. However we documented an impact on two diameter size classes: the smaller class that represent the forest regeneration contingent (1 – 5 cm) and that over which logging is performed (> 25 cm). These impacts on regeneration pool and bigger trees could have important and synergic consequences to the future of the rainforest composition and in turn upon the abundance of marketable species (Lawes *et al.* 2007).

The impact on rare species could be an explanation for the variation in the response to logging extraction. For instance, in the *ejido* Señor we documented the highest number of rare species, and it was at this site where we found the strongest negative impact on overall diversity and rare species. Generally rare species are fortuitously impacted when trees are felled, by skidding, and when the roads are constructed (Webb 1997, Cannon *et al.* 1998). Any activity that impacts this contingent of species will alter the composition and structure of forests, and over the long-term, these changes could be reflected in a loss of tree diversity (Panfil & Gullison 1998).

As timber extraction is ubiquitously performed in the Zona Maya, this activity could slowly erode species richness until a threshold is reached in which plant diversity drops. Such an outcome has been modeled with similar conditions of logging extraction that demonstrated an impact on species diversity at logging cycles < 40 yrs. This could be the result of changes in canopy openness and recruitment (Huth & Ditzer 2001, Kölher & Huth 2007). Under logging programs, this loss of species is a challenge for managers. It is possible that this reduction in species diversity could be mitigated by conducting activities such as the thinning of pioneer species, which arrest regeneration of timber and non-timber mature forest species (Fredericksen & Licona 2000), applying this post-logging measure could prevent the dominance of some species.

EFFECTS ON STRUCTURE AND COMPOSITION.—Studies in a Brazilian tropical dry forest (Villela *et al.* 2006) and other tropical forests (Kammesheidt 1998, Hall *et al.* 2003, Brown & Gurevitch 2004), documented that plants found in logged areas belong mainly to pioneer species. Such changes could have profound implications in future forest management, inducing the loss of marketable timber species or the colonization by secondary, even weedy species (Parrota *et al.* 2002, Hall *et al.* 2003, Brown & Gurevitch 2004, Villela *et al.* 2006). Although our analysis estimated a floristic similitude of about 75%, the MDS plots showed a clear separation of those sites with logging operations from unlogged ones. All those changes were represented at different DBH classes suggesting that impact of logging activities can transcend from target trees to juveniles. In addition, the PCA showed that stump abundance and stump resprouting and lianas had an important contribution to the structure and composition of logged forests (Gerwing 2001, Pérez-Salicrup 2001, Parrota *et al.* 2002, Hall *et al.* 2003).

We documented several changes in the importance value in seven of the 14 main harvested species in the Zona Maya, including *S. macrophylla*, the most valuable timber species in the zone, a similar pattern was documented in African mahogany (*Entandrophragma spp*) by Hall *et al.* (2003). In addition, four species showed positive changes in their IV in logged areas. These species are light-demanding pioneers and the number of individuals was almost double in those areas.

Although management in the Yucatan Peninsula could be considered socially well implemented (Bray *et al.* 2003), ecologically the extraction programs still need to be improved. Our results showed an impact on species richness, floristic composition and vegetation structure which suggest the need to apply some silvicultural practices in order to diminish these impacts. One of these practices could be the management of pioneer species (*e.g.* time of thinning) since their interaction with mature species could influence the establishment of mature species by modifying the micro-environment of logged areas (Holl 2002, Günter *et al.* 2009).

FOREST MANAGEMENT AND CONSERVATION IMPLICATIONS.—Significant conservation of tropical biodiversity can be made by improving harvesting and silvicultural practices, and managing activities in the logging areas (Johns *et al.* 1996, Webb 1997, Panfil & Gullison 1998). Canopy gaps are opened leading to the establishment of an altered pool of tree species (White 1994, Verisimo *et al.* 1995, Kammesheidt 1998, ter Steege *et al.* 2002, Brown & Gurevitch 2004). Our data and those reported by Panfil and Gullison (1998), suggest that the loss of rare species in logged areas may be important. Although the future of mahogany and other marketable species is important, the challenge is managing and conserve all taxa, including endemic and rare species (even those with apparently non-commercial value), in order to attain sustainable ecosystem management.

Although our results show some important changes, timber harvesting in the Mayan zone is a management practice that provides income to the local communities while having a relatively low impact on rainforest, as compared with the more widespread uses of tropical lands such as cattle ranching in the Neotropics, including Mexico (Dirzo & García 1992). Small reserves in the study *ejidos* maintain a representative contingent of the species and vegetation structure that was present before modern management. The expansion of this conservation strategy throughout the whole Mayan forests could represent a chance for tree diversity conservation. This could be enhanced by the application of correct pre-logging practices, such as the establishment of planned roads, liana management, and directional felling of target trees (Uhl & Vieira 1989, Pereira *et al.* 2002). In addition, post-logging practices such as reforestation programs, forest enrichment, and pioneer species management may ensure availability of propagules, and promote connectivity via regeneration of secondary and tertiary roads collectively allowing resources use and biodiversity conservation.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by Mexico's National Commission on Biodiversity (CONABIO, project BJ005). GGG was supported by a doctoral fellowship from CONACyT and UNAM. We thank Praxedes Sinaca for his assistance in field work and to Esteban Martínez from Herbario Nacional at UNAM (MEXU) for his help in plant identification.

LITERATURE CITED

ALAVALAPATI, J. R. R., AND ZARIN, D. J. 2004. Neotropical working forests. For what and for whom. Working forest in the Neotropics. *In* D. J. Zarin, J. R. R. Alavalapati, F. Putz and M. Schmink (eds.). Conservation through sustainable management?, pp. 279-289. Columbia University Press.

- BRAY, D. B., MERINO-PÉREZ, L. NEGREROS-CASTILLO, P., SEGURA-WARNHOLTZ, G. TORRES-ROJO, J. M., AND VESTER, H. F. M. 2003. Mexico's Community-Managed Forests as a Global Model for Sustainable Landscapes. *Conserv. Biol.* 17: 672-677.
- BROSE, U., MARTINEZ, N. D., AND WILLIAMS, R. J. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84:2364–2377.
- BROWN, K., AND GUREVITCH, J. 2004. Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101:6045–6049.
- CANNON, C. H., PEART, D. R., AND LEIGHTON, M. 1998. Tree Species Diversity in Commercially Logged Bornean Rainforest. *Science* 281:1366-1368.
- CANNON, C. H., PEART, D. R., LEIGHTON, M., AND KARTAWINATA, K. 1994. The structure of lowland rainforest after selective logging in West Kalimantan, Indonesia. *For. Ecol. Manage.* 67:49-68.
- CHAO, A. CHAZDON, R. L., COLWELL R. K., AND SHEN T-J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecol. Let.* 8:148-159.
- CHAZDON, R. L. 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6:51-72.
- CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K. DENSLOW, J. S., AND GUARIAGUATA, M. R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of Northeastern Costa Rica. *In* F. Dallmeier and J. A. Comiskey (eds.). *Forest biodiversity, research, monitoring and modeling*, pp. 285-309. UNESCO & The Partenon Publishininhg Group.
- COLWELL, R. K., AND CODDINGTON, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B* 345:101-118.
- COLWELL, R. K. 2005 EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Ver 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- COSTA, F. R. C., AND MAGNUSSON, W. E. 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in Central Amazonian forest. *Biotropica* 35:103-114.
- COTTAM, G. 1949. The phytosociology of an oak wood in Southwestern Wisconsin. *Ecology* 30:271-287.
- CHRISTENSEN, N. L., BARTUSKA, A. M., BROWN, J. H., CARPENTER, S. D'ANTONIO, C., FRANCIS, R., FRANKLIN, J. F. MACMAHON, J. A. NOSS, R. F., PARSONS, J. D., PETERSON, C. H. TURNER, M. G., WOODMANSEE, R. G. 1996. The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecol. Appl.* 6:665-691.
- DA SILVA, J. M. C., AND TABARELLI, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-74.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:431-451.
- DICKINSON, M. B., WHIGHAM, D. F., AND HERMANN, S. M. 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *For. Ecol. Manage.* 134:137-151.
- DYKSTRA, D., AND HEINRICH, R. 1996. Model code of forest harvesting practice. FAO. Italy.
- DIRZO, R., AND GARCÍA, M. C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a

- Neotropical area in southeast Mexico. *Conserv. Biol.* 6:84-90.
- FELDPAUSCH, T. R., JIRKA, S., PASSOS, C. A.M., JASPER, F. AND RIHA, S. J. 2005. WHEN BIG TREES FALL: DAMAGE AND CARBON EXPORT BY REDUCED IMPACT LOGGING IN SOUTHERN AMAZONIA. *FOR. ECOL. MANAGE.* 219:199-215.
- FREDERICKSEN, T. S., AND LICONA, J. C. 2000. Invasion of non-commercial tree species after selection logging in a Bolivian tropical forest. *J. Trop. For. Sci.* 13:252-263.
- GALLETTI, H. A. 1999. La selva maya en Quintana Roo (1983-1996) trece años de conservación y desarrollo comunal. *In* R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti and I. Ponciano (eds.). *La selva maya, conservación y desarrollo*, pp. 53-73. Siglo XXI editors, México.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15:1-84.
- GENTRY, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. *In* F. E. Putz and H. A. Mooney (eds.). *The Biology of vines*, pp. 3-50. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- GERWING, J. J. 2001. Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the Eastern Amazon. *J. App. Ecol.* 38:1264-1276.
- GIVNISH, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *J. Ecol.* 87:193-210.
- GUARIAGUATA, M. R. ROSALEZ, J. J., AND FINEGAN, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forest with contrasting protection levels. *Conserv. Biol.* 14:1046-1054.
- GÜNTER, S., GONZALEZ, P., ALVAREZ, G., AGUIRRE, N., PALOMEQUE, X., HAUBRICH, F. AND WEBER, M. 2009. Determinants for successful reforestation of abandoned pastures in the Andes: Soil conditions and vegetation cover. *For. Ecol. Manage.* 258:81-91.
- HALL, J., HARRIS, D. J., MEDJIBE, V., AND ASTHON, P. M. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *For. Ecol. Manage.* 183:249-264.
- HOLL, K.D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *J. Ecol.* 90:179-187.
- HORTAL, J. BORGES, P. A., AND GASPAS, C. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *J. Anim. Ecol.* 75:274-287.
- HURTT, G. C. & PACALA, S. W. 1995. The consequences of recruitment limitation: Reconciling chance, history and competitive differences between plants. *J. Theor. Biol.* 176:1-12.
- HUTH, A., AND DITZER, T. 2001. Long-term impacts of logging in a tropical rain forest – a simulation study. *For. Ecol. Manage.* 142:33-51.
- ITTO. 2008. Annual Review and Assessment of the World Timber Situation <http://www.itto.or.jp>.
- JOHNS, A. D. 1986. Effects of selective logging on the behavioral ecology of west Malaysian primates. *Ecology* 67:684-694.
- JOHNS, J. S., BARRETO, P., AND UHL, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *For. Ecol. Manage.* 89:59-77.
- JONGMAN, R. H. G., TER BRAAK, C. J. F., AND VAN TONGEREN, O. F. R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen.

- KAMMESHEIDT, L. 1998. Stand structure and spatial pattern of commercial species in logged and unlogged Venezuelan forest. *For. Ecol. Manage.* 109:163-174.
- KÖHLER, P., AND HUTH, A. 2007. Impacts of recruitment limitation and canopy disturbance on tropical tree species richness. *Ecol. Model.* 203:511-517.
- LAMBERT, T. D., MALCOLM J., AND ZIMMERMAN, B. L. 2005. Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat structure, and seed predation in the southeastern Amazon Basin. *For. Ecol. Manage.* 206:381-398.
- LAWES, M. J., GRIFFITHS, M. E. AND BOUDREAU, S. 2007. Colonial logging and recent subsistence harvesting affect the composition and physiognomy of a podocarp dominated Afrotropical forest. *For. Ecol. Manage.* 247:48-60.
- MAKANA, J-R., AND THOMAS, S. C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica* 37:227-237.
- PANFIL, S. N., AND GULLISON, R. E. 1998. Short term impacts of experimental timber harvest intensity on forest structure and composition in the Chimanes forest, Bolivia. *For. Ecol. Manage.* 102:235-243.
- PARROTA, J. A., FRANCIS, J. K., AND KNOWLES, O. H. 2002. Harvesting intensity affects forest structure and composition in an upland Amazonian forest. *For. Ecol. Manage.* 169:243-255.
- PEREIRA, R., ZWEEDE, J., ASNER, G. P., AND KELLER, M. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *For. Ecol. Manage.* 168:77-89.
- PÉREZ-SALICRUP, D. R. 2004. Forest types and their implications. *In* Turner II, B. L., Geoghegan, J., and Foster, D. R. (eds.). *Integrated Land-Change Science and Tropical Deforestation in the Southern Yucatán: Final Frontiers*, pp. 63-80. Oxford University Press, EUA.
- PÉREZ-SALICRUP, D. R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82:389-396.
- PUTZ, F. E., AND VIANA, V. 1996. Biological challenges for certification of tropical timber *Biotropica* 28:323-330.
- SNOOK, L. K. 1999. Aprovechamiento sostenido de la caoba (*Swietenia macrophylla*, King) en las selvas de la península de Yucatán México. *In* R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti, and I. Ponciano (eds.). *La selva maya, conservación y desarrollo*, 98-119 pp. Siglo XXI editores, México D. F.
- SOKAL, R. R., AND ROHLF, F. J. (1995) *Biometry*. Freeman, New York.
- TER STEEGE, H., WELCH, I. AND RODERICK, Z. 2002. Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. *For. Ecol. Manage.* 170:127-144.
- UHL, C., AND VIEIRA, I. C. G. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas region of the state of Para. *Biotropica* 21:98-106.
- VERISSIMO, A., BARRETO, P., MATTOS, M. TARIFA, R., AND UHL, C. 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. *For. Ecol. Manage.* 55:169-199.
- VERISSIMO, A., BARRETO, P., TARIFA, R., UHL, C. 1995. Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: the case of mahogany. *For. Ecol. Manage.* 72:39-60.
- VILLELA, D. M., NASCIMENTO, M. T., ARAGÃO, L. E. O. C., AND GAMA, D. M. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *J. Biogeogr.* 33:506-516.

- WEBB, E. L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 95:117-129.
- WHITE, L. J. T. 1994. The effects of commercial mechanized selective logging on a transect in lowland rainforest in the Lope Reserve, Gabon. *J. Trop. Ecol.* 10:313-322.
- ZIMMERMAN, B., PERES, C. A., MALCOLM, J. R., AND TURNER, T. 2001. Conservation and development alliances with the Kayapó of south-eastern Amazonia, a tropical forest indigenous people. *Environ. Conserv.* 28:10-22.

Table 1. Mean species diversity index and number of species estimated by two non-parametric estimators in the two management conditions studied at the Mayan zone, Mexico.

Diameter-size class	<i>Unlogged</i>	<i>Logged</i>	F	P
ICE				
1-5	267.8 ± 26.8	161.48 ± 9.28	4.7	0.001
5-10	178.6 ± 22.9	117.63 ± 14.04	3.2	0.033
10-25	158.6 ± 7.6	126.24 ± 15.59	2.8	0.029
> 25	50.2 ± 9.7	47.51 ± 11.69	0.7	n.s
CHAO 2				
1-5	269.4 ± 30.5	158.2 ± 14.0	4.3	0.002
5-10	135.3 ± 15.3	110.1 ± 10.3	2.8	0.037
10-25	132.9 ± 17.7	107.8 ± 11.6	2.5	0.023
> 25	38.9 ± 6.7	35.2 ± 10.4	1.2	n.s
Shannon-Weiner's				
index				
1-5	3.4 ± 0.6	2.6 ± 0.6	1.2	n.s
5-10	2.7 ± 0.8	2.3 ± 0.5	0.9	n.s
10-25	2.6 ± 0.9	2.4 ± 0.2	0.8	n.s
> 25	2.3 ± 0.4	2.1 ± 0.6	0.8	n.s

FIGURE 1. Tree species accumulation curves (mean \pm SD) considering the four diameter-size classes analyzed in the Mayan zone, Mexico.

FIGURE 2. Rare species density in logged and unlogged areas per *ejido* in the Mayan zone, Mexico. The cumulative area for 20 samples is 0.2 ha.

FIGURE 3. Multidimensional scaling analysis showing site ordination according to their species composition in four DBH classes: 1-5 cm (A), 5-10 cm (B), 10-25 (C), > 25 cm (D) in the Mayan zone, Mexico. Black dots represent unlogged sites; white dots represent logged sites.

FIGURE 4. Basal area and number of individuals into the four diameter-size classes analyzed in the two management conditions studied in the Mayan zone, Mexico.

FIGURE 5. The 20 most important species (up to dashed line) in logged and unlogged areas in the Mayan zone, Mexico. Grey bars show the importance value of the main harvested species. Stapled bars (gray and white) indicate light demanding pioneer species.

FIGURE 6. Principal Component Biplot showing the structural characteristics of the logged (L) and unlogged (UL) sites in the Mayan zone, Mexico. Habitat characteristics are represented by arrows.

FIGURE 1

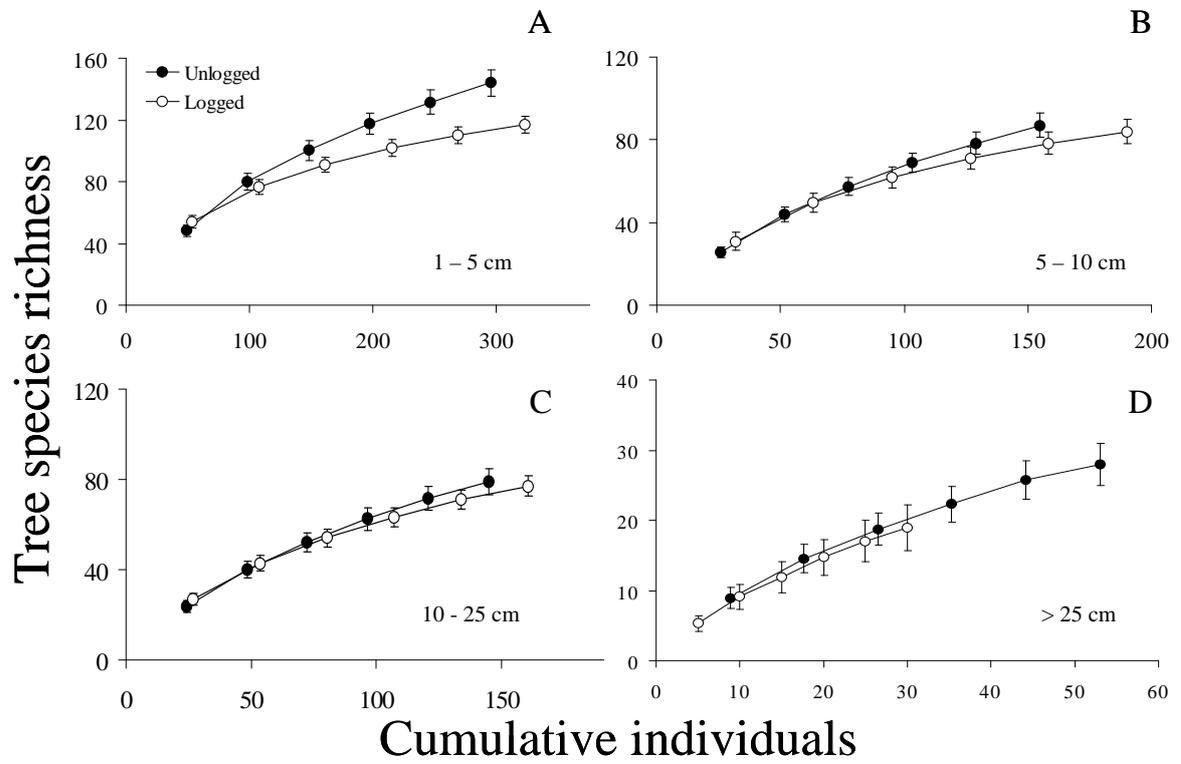


FIGURE 2

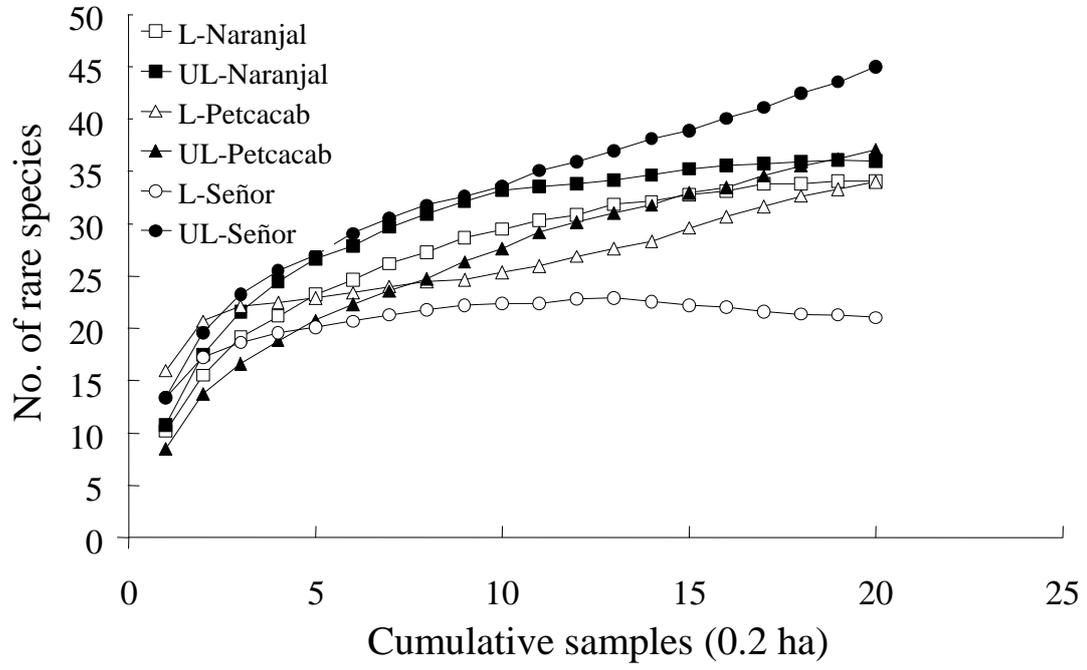


FIGURE 3

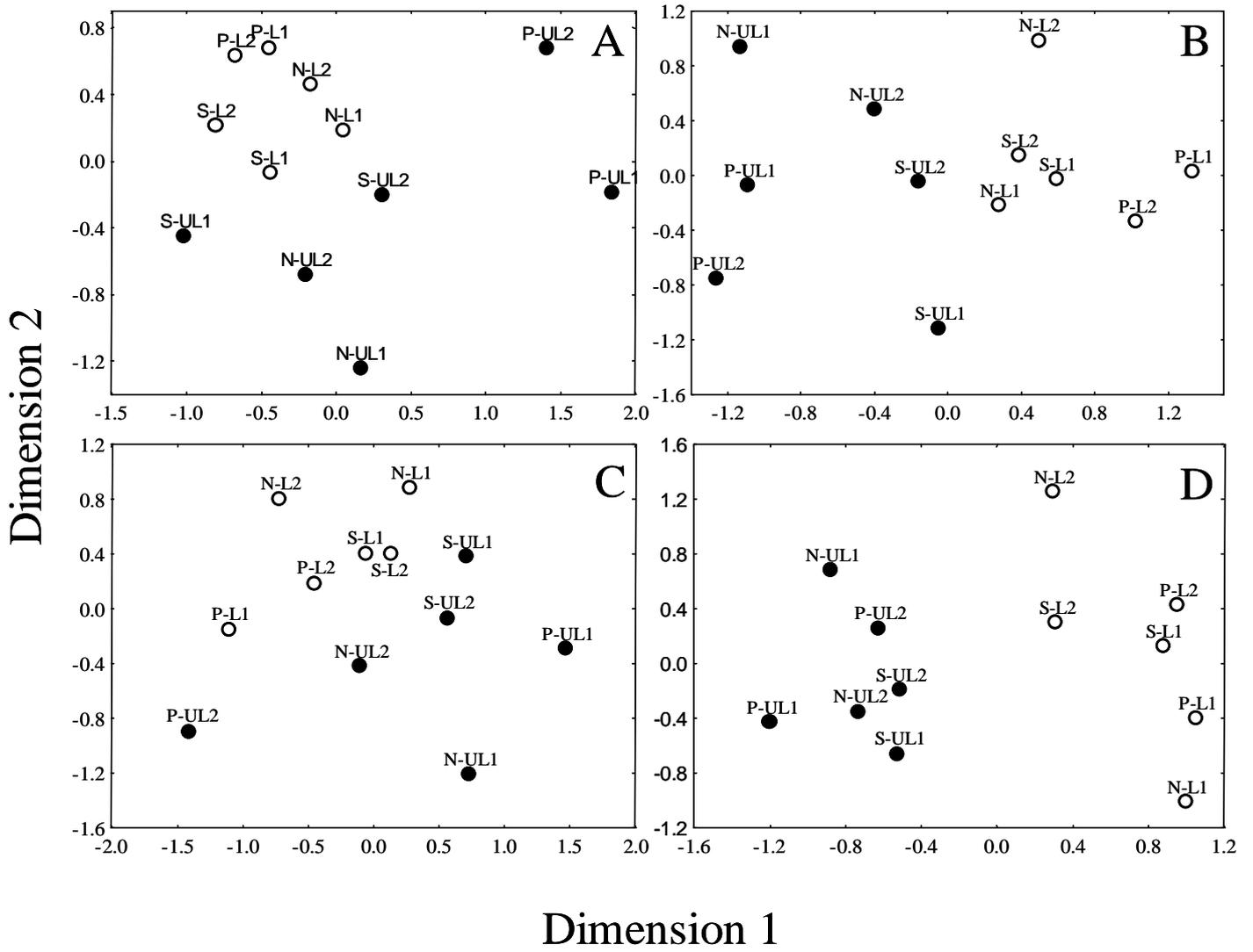


FIGURE 4

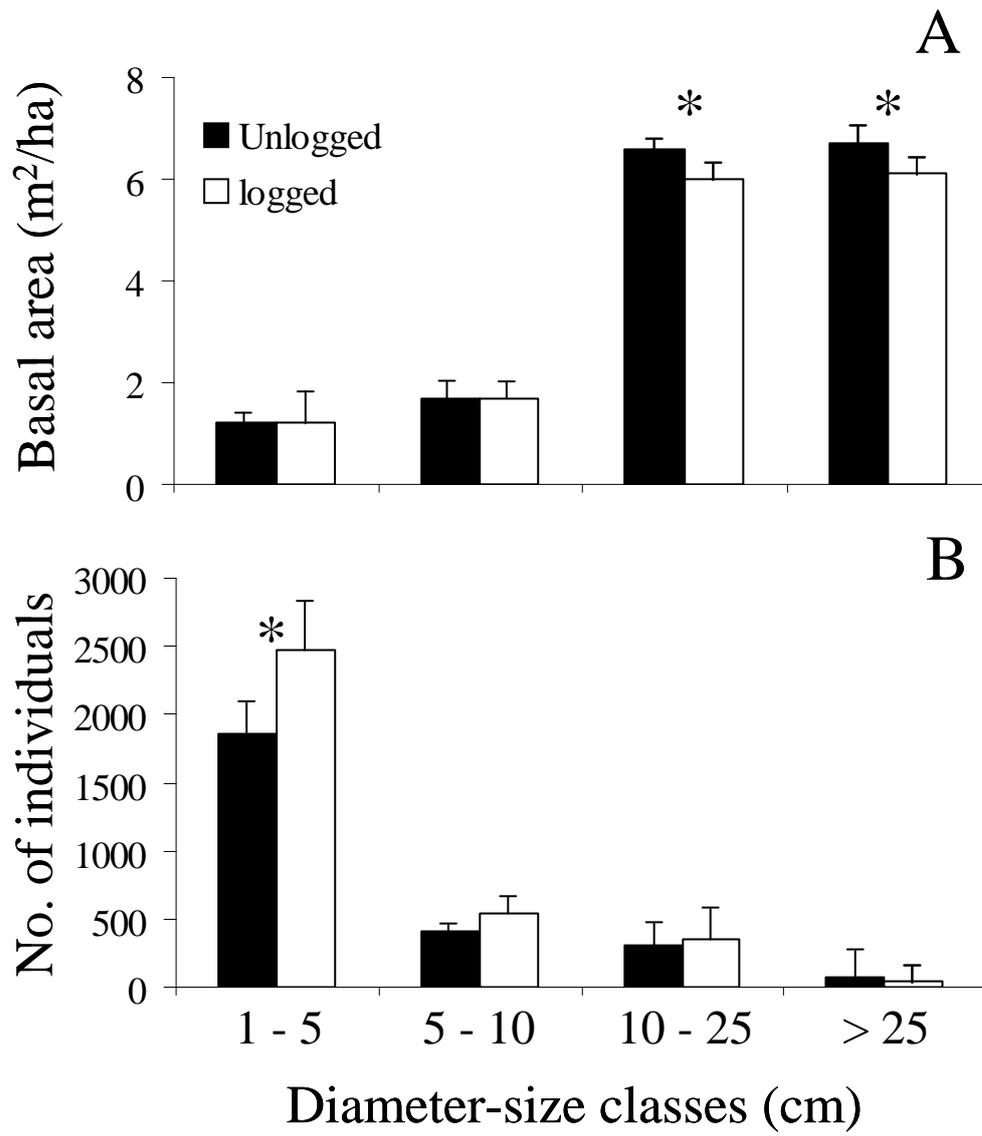


FIGURE 5

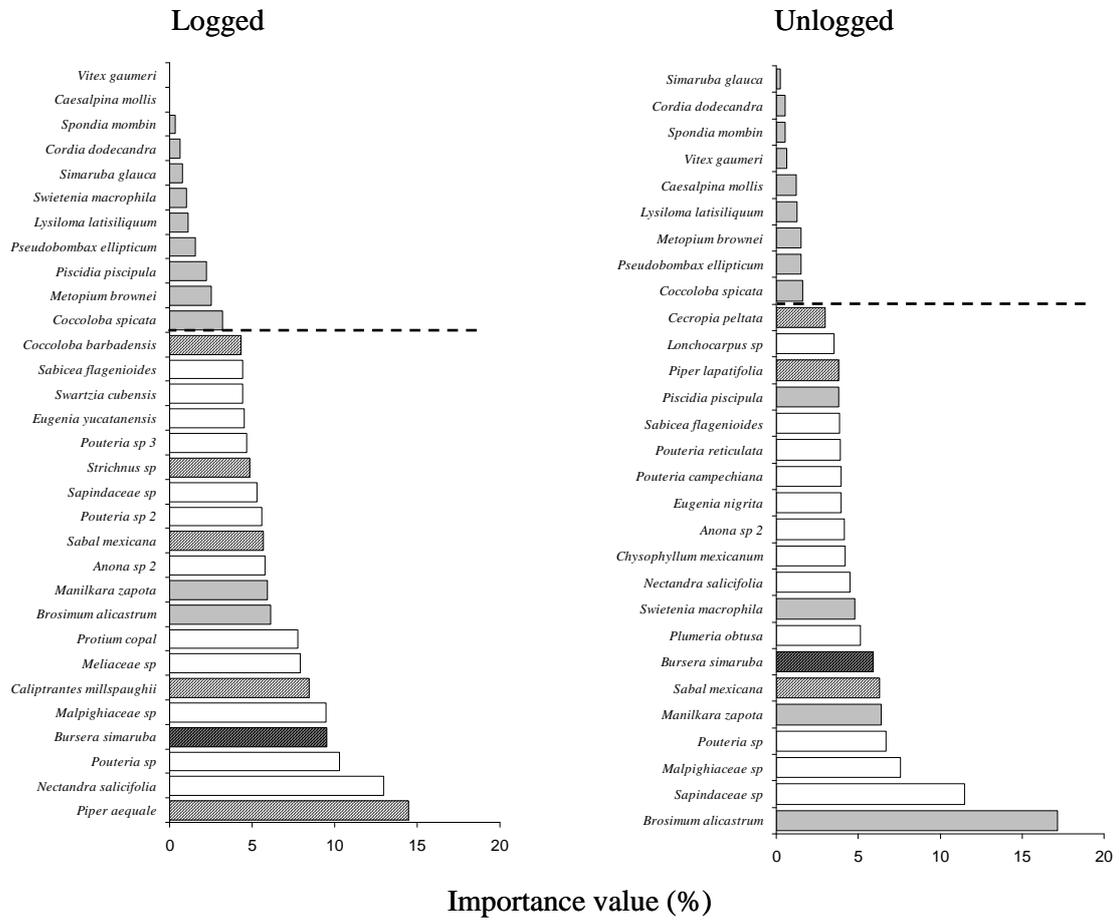
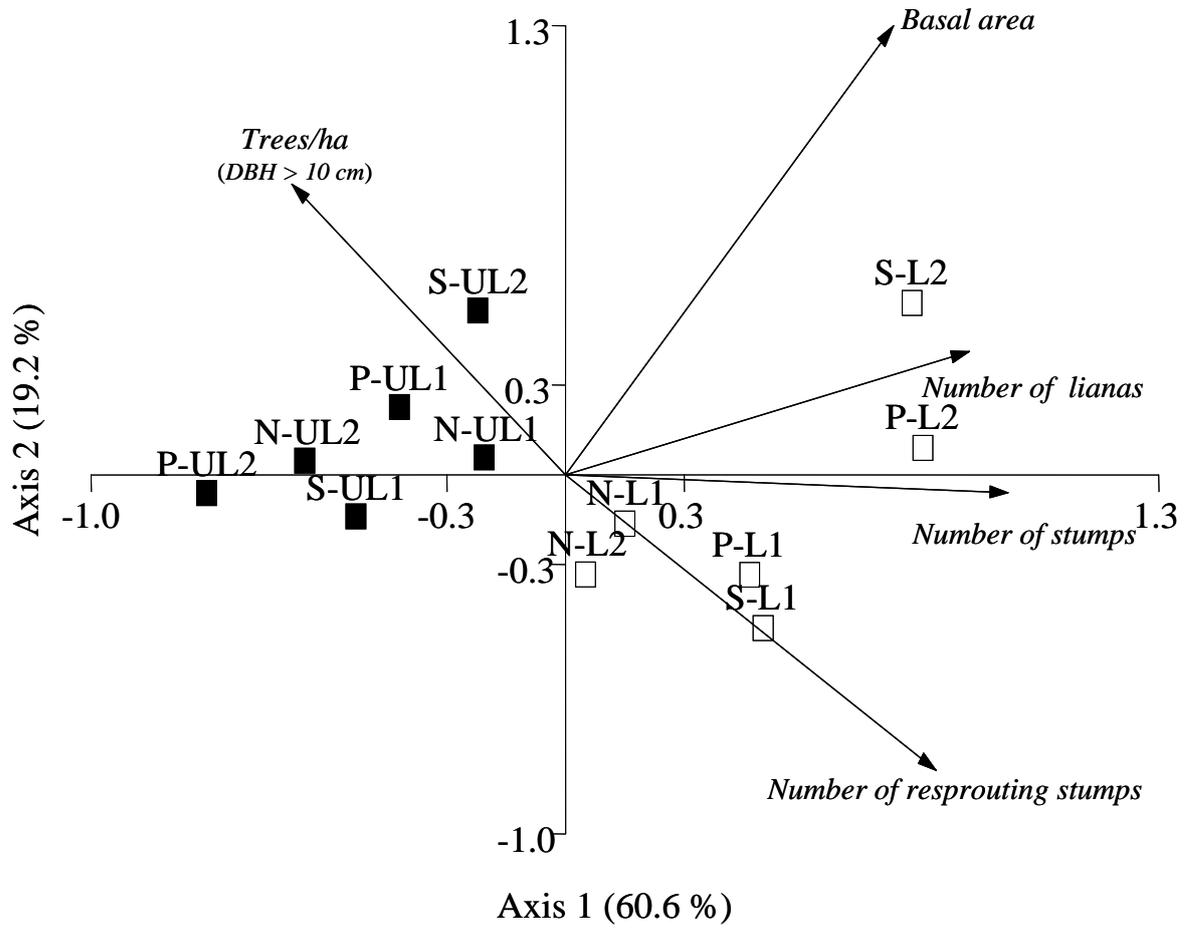


FIGURE 6



Capítulo III

Efectos de la extracción forestal sobre la diversidad del sotobosque de la selva Maya de Quintana Roo, México

INTRODUCCIÓN

Un conocimiento integral del proceso de recuperación de las selvas bajo manejo forestal es básico para comprender la dinámica ecológica establecida después de la perturbación. Dentro de esta recuperación, la regeneración de la vegetación es un proceso esencial en el mantenimiento y estructuración de una selva tropical (Terborgh *et al.* 2002).

Partiendo de este principio, es crucial que cualquier actividad de manejo de las selvas tropicales procure mantener este proceso con el fin de asegurar la función ecológica y el rendimiento económico de éstas.

Tradicionalmente, se ha considerado que la apertura del dosel, como resultado de un evento catastrófico natural o de origen humano, favorece el establecimiento, supervivencia y desarrollo de las plántulas (Denslow 1987, Snook 1998). Sin embargo, eventos de origen humano, tales como la extracción forestal, afectan otros factores que también intervienen en la regeneración y que van desde la remoción del banco de semillas, aumento en la mortalidad de las plántulas y brinzales ya presentes, hasta cambios microclimáticos y competencia con otras especies y/o grupos ecológicos que influyen en la regeneración del bosque (Gerwing 2001; Pérez-Salicrup 2001; Park *et al.* 2005).

La regeneración de las selvas es un proceso sensible a cambios microclimáticos (Baker *et al.* 2003). Durante un evento de extracción forestal tradicional se estima que se afecta entre el 30-70% de la cobertura forestal (Johns *et al.* 1996). Esto trae consigo una serie de cambios microclimáticos, como son aumento en la cantidad de luz que penetra al sotobosque, temperatura y algunas otras variables asociadas (Pereira *et al.* 2002, Makana y Thomas 2005), y del suelo, principalmente en los nutrientes que posteriormente serán incorporados por la vegetación (Webb y Peart 2000, Villela *et al.* 2006), lo cual afecta directamente la regeneración de la vegetación (Makana y Thomas

2005, Park *et al.* 2005). Esto, puede, a largo plazo, producir cambios en la estructura y diversidad vegetal de las selvas.

Dado que la actividad forestal afecta entre el 30 – 70 % del rodal manejado, es plausible esperar que los efectos sobre la regeneración también sean generalizados y por lo tanto más severos de lo que se ha documentado con los estudios que se enfocan a analizar la regeneración en los caminos de extracción y los claros dejados por el árbol extraído (Snook 1998, Dickinson *et al.* 2000, Park *et al.* 2005). Sin embargo, se ha puesto poca atención a aquellos sitios que no son directamente afectados por la extracción forestal, pero que se encuentran dentro del mismo rodal lo que en potencia podría estar enmascarando los efectos reales de la extracción forestal sobre la regeneración, que si bien son enfatizados en las zonas donde se realizan directamente las actividades de extracción, es posible que se generalicen a todo el área de influencia.

Si bien la producción de claros ha sido reconocida como un promotor de la diversidad vegetal de las selvas (Connell 1978, Sheil y Burslem 2003, pero ver Hubbell *et al.* 1999), la perturbación ocasionada por la extracción forestal es mayor, ya que no sólo se tira el árbol blanco, sino que también es arrastrado, lo que trae consigo la compactación del suelo y daño mecánico sobre juveniles y árboles de tallas pequeñas previamente establecidos, lo que estaría afectando directamente la capacidad de regeneración de la selva (Guariguata y Dupuy 1997, Guariguata 1998, Dickinson *et al.* 2000). Por lo tanto, se podría esperar que la riqueza y diversidad de especies disminuya o al menos la composición cambie en las zonas con manejo forestal. Una vez que se ha iniciado la regeneración de un sitio con manejo forestal y bajo las nuevas condiciones ambientales establecidas, es predecible que exista una sobre representación de especies demandantes de luz (Dickinson *et al.* 2000), y en general con poco o nulo valor

comercial, lo que a largo plazo comprometería el manejo del rodal (Fredericsen y Mostacedo 2000, Pariona *et al.* 2003).

Aunado a esto, si en las zonas donde se realiza la extracción forestal existe un impacto negativo sobre la fauna y en particular sobre los mamíferos (Malcolm y Ray 2000, Heydon y Bulloh 1997), los procesos ecológicos en los que estos participan, como puede ser la remoción de semillas y dispersión se verán alterados (Wright y Duber 2001, Wright 2003). Dado que existen efectos diferenciales sobre los mamíferos no voladores en los que se ven beneficiadas los roedores pequeños y en general perjudicados los mamíferos medianos y grandes (Lopes y Ferrari 2000, Laidlaw 2000, G. Gutiérrez-Granados datos no publicados), se puede esperar que existan también cambios diferenciales en la remoción de semillas con respecto a su tamaño (Mendoza 2005, Dirzo *et al.* 2007). De esta manera, es factible predecir que en las áreas bajo manejo forestal exista una sobre-representación de juveniles (plántulas y brinzales) provenientes de semillas de tamaño grande (> 1.5 cm), ya que aquellos mamíferos que consumen semillas de este tamaño han sido depauperados localmente. Así, la información existente sugiere que existen al menos dos vías claras por la que la entresaca de madera puede afectar a la regeneración: 1) cambios en el ambiente abiótico y 2) supresión de los posibles depredadores y dispersores de semillas. Con estos antecedentes, en este trabajo documenté específicamente los posibles cambios provocados por la extracción forestal en 1) la riqueza y diversidad de plántulas y brinzales, 3) en la estructura de las plántulas y brinzales y 3) las posibles relaciones entre la composición de especies, algunos elementos ambientales que tienen influencia en la dinámica de la regeneración y la abundancia de las plántulas y brinzales en función del tamaño de semilla y tipo de dispersión de la que provienen.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este trabajo lo realicé en el municipio de Carrillo Puerto (88°00' - 88°20' W, y 19°00' - 20°00' N), Quintana Roo en la región conocida como Zona Maya. En esta zona el clima es húmedo con una precipitación promedio de 1200 mm, concentrada principalmente en el verano (Junio – Octubre). La vegetación dominante es la selva mediana subperenifolia con parches de selva baja caducifolia.

En este sitio existe un programa de extracción forestal el cual ha sido considerado ecológicamente amigable (Bray *et al.* 2003). El sistema de extracción se realiza a través de rodales con una rotación de 25 años y un turno de 75 años. El eje económico de la extracción forestal es la caoba (*Swietenia macrophylla*), no obstante, el sistema se puede considerar como multiespecífico, ya que se extraen alrededor de 15 especies más, consideradas de manera genérica, como maderas tropicales comunes. En general se deja que la regeneración, en las zonas de extracción, proceda de manera natural. No obstante, también se considera el enriquecimiento de las zonas de almacenamiento de troncos, una vez que han sido abandonadas, con plántulas de caoba (*Swietenia macrophylla*).

Colecta de datos

El muestreo lo realicé en tres ejidos, a los que me referiré, en adelante, como “sitios” (tierras de propiedad común: Naranjal, Petcacab y X-Maben), dentro de los cuales incluí dos condiciones contrastantes de manejo forestal (extracción forestal vs reserva). Ambas condiciones de manejo pertenecen a la misma región por lo que se puede esperar que los cambios en la composición y estructura florística del sotobosque sean una respuesta a la entresaca de madera como se da con los árboles de la zona

(Capítulo 2). En cada sitio establecí dos unidades de muestreo al azar, por tipo de manejo, lo que me permitió tener seis replicas. Las áreas de corta analizadas fueron intervenidas en 1996.

En general los datos de las variables ambientales, plántulas y brinzales los muestreé teniendo como base una serie de transectos colocados siguiendo el método de Gentry (1982), con algunas modificaciones para incorporar el análisis de la regeneración natural (López y Dirzo 2006). El protocolo consistió en establecer en el camino principal de las áreas de corta y en el de acceso a las reservas un transecto eje de 1 km de largo en el cual coloqué, de manera perpendicular a éste, 10 transectos al azar de 50 x 2 m (0.1 ha), por unidad de muestreo. Dentro de estos transectos censé de manera sistemática una serie de variables ambientales con el fin de caracterizar los sitios, y la comunidad de plántulas (altura < 50 cm) y brinzales (altura > 50 cm y DAP < 1 cm).

Variables ambientales

Caractericé en total siete variables ambientales: i) apertura del dosel, ii) temperatura (°C), iii) humedad relativa (%), iv) intensidad lumínica (lumens/ft²), v) nitrógeno total (%), vi) fósforo total (mg/kg) y vii) materia orgánica (%). Cada una de estas variables me sirvió para caracterizar los cambios mediados por las actividades forestales en el sotobosque. Para evaluar la apertura del dosel, en el centro de cada uno de los transectos establecidos (descritos arriba) realicé una estimación visual de la cobertura del dosel. Para esto establecí cinco categorías de apertura: (0) dosel cerrado, (1) 1-15 %, (2) 15-25%, (3) 25-50% y (4) 50-100 % de apertura del dosel. Cada medición la realicé en el centro del transecto (ca. 25 m).

Para estimar la temperatura, humedad relativa, e intensidad lumínica, coloqué en dos de los 10 transectos por sitio, determinados al azar, un data logger (HOBO H8

logger), programado para hacer mediciones de las tres variables cada 30 min, durante todo el día, por tres días seguidos. Cada medición la realicé en los tres sitios de estudio y en la época de secas (mayo) y lluvias (agosto). Los porcentajes de nitrógeno total (NT), fósforo total (PT) y de materia orgánica (MO) los estimé a partir de una muestra de suelo superficial (por debajo el mantillo), tomada en el centro de cada uno de los transectos (*ca.* 25 m). Cada muestra fue transportada al laboratorio de vegetación acuática del Instituto de Biología, UNAM, y procesada de acuerdo a los métodos estandarizados por Hernández (2006).

Muestreo de la vegetación: plántulas

Para el muestreo de las plántulas en cada transecto de Gentry coloqué dos cuadros de 1m². La posición de cada uno de los cuadros la seleccioné al azar, de entre cinco posibles posiciones a lo largo del transecto (10, 20, 30, 40 y 50 m), la cual mantuve para todos los transectos. Dentro de cada cuadro de 1 x 1m registré a todos los individuos < 50 cm, asignándoles una identidad. En caso de que la identificación no fuera posible realizarla en campo, colecté muestras de material botánico y las llevé al Herbario Nacional, MEXU, para su identificación.

Muestreo de la vegetación: Brinzales

En el caso de los brinzales, a lo largo de cada uno de los transectos de Gentry (50 m) y a un metro de cada lado de la línea, registré e identifiqué cada individuo > 50 cm y con un diámetro a la altura del pecho (DAP) < 1cm. Al igual que en el caso de las plántulas todos aquellos individuos no identificados fueron llevados al Herbario MEXU para su identificación. Tanto en el caso de las plántulas como de los brinzales, los ejemplares

que no fue posible identificar hasta especie en el herbario, los nombré por el género al que pertenecían, en caso de conocerlo, o como morfoespecies.

Tamaños de semillas

Con el fin de documentar un posible sesgo en el reclutamiento de plántulas como respuesta a un cambio en la composición de los vertebrados, armé una lista con los tamaños de semillas de las especies de brinzales que registré en las dos condiciones de manejo. Para esto, asigné cuatro categorías de tamaño de semilla (longitud, en cm): 0.1–0.5; 0.5–1; 1–1.5; > 1.5. Los datos de los tamaños de semillas los obtuve a partir de medir directamente las semillas en la colección de frutos y semillas y, en algunos casos, en ejemplares de herbario depositados en el Herbario MEXU. Además, para este análisis incluí a todas aquellas especies que se considera tienen como dispersor principal algún mamífero no volador. Estos datos los obtuve de la base de datos e imágenes de plantas en el sitio de internet del Instituto Smithsonian de Investigación Tropical (2006).

Análisis de los datos

Para analizar los efectos de la extracción forestal sobre la riqueza y composición de especies de plántulas y brinzales construí curvas de acumulación de especies usando 100 “azarizaciones” para la rarefacción de las curvas. Posteriormente obtuve dos estimadores no paramétricos de la diversidad basados en la incidencia de las especies, CHAO-2 e ICE, los cuales están descritos en detalle en Colwell y Coddington (1994). Utilicé ambos estimadores ya que se ha demostrado que son complementarios en cuanto a la precisión y exactitud con la que predicen la riqueza de especies tanto en muestras (i.e. esfuerzo de muestreo; ICE), como escalas (i.e. comunidades; CHAO-2) pequeñas (Chazdon *et al.* 1998, Brose *et al.* 2003, Hortal *et al.* 2006).

Para estimar la similitud en la composición florística entre ambas condiciones de manejo utilicé el índice de Sorensen-Chao, el cual integra tanto la abundancia, como la probabilidad de aparición de especies no muestreadas (Chao *et al.* 2005). Todas las estimaciones las realicé con el programa EstimateS ver. 7.5 (Colwell 2005).

Utilicé el valor de importancia relativo (VI), estimado a partir de la suma de la densidad relativa más la frecuencia relativa de cada especie, como un estimador de los cambios en la estructura de plántulas y brinzales.

Para el análisis estadístico utilicé ANOVA's en bloques completamente al azar, para evaluar los efectos de la extracción forestal sobre: la riqueza de especies, diversidad de especies estimada a través del índice de Shannon-Wiener (\ln) y los estimadores no paramétricos de la diversidad. En el caso del número de especies, el error estándar asociado a cada uno de éstos, lo generé a partir de la creación de distribución muestral a través de un proceso de bootstrap (1000 aleatorizaciones; Manly 1997). Todos los resultados los consideré estadísticamente significativos con una $P < 0.05$, y en todos los casos muestro la media (\pm EE).

Para documentar una posible diferenciación en la composición florística de cada uno de los sitios analizados como función de las variables bióticas y abióticas estimadas, realicé un análisis de componentes principales (ACP). En este análisis incluí los datos de las variables ambientales, que a pesar de ser datos puntuales, pueden estar reflejando la historia reciente tanto de los sitios de reserva como de aquellos en los que se realiza extracción de madera. En el caso particular de los brinzales, el ACP que realicé con las variables bióticas y abióticas explicó sólo 58 % de la varianza total (dos primeros componentes), y dado que la contribución de las variables ambientales fue mínima (14%) decidí excluirlas del análisis final. Además, en el análisis consideré los valores de la abundancia de plántulas provenientes de las cuatro categorías de tamaño

de semilla y las abundancias relativas de todas aquellas especies que se considera tienen como dispersor principal algún mamífero no volador.

RESULTADOS

Impacto de la extracción forestal sobre las plántulas

En total registré un mayor número de especies de plántulas por sitio de muestreo en la zona de reserva (24 ± 1.6) que en las zonas de extracción forestal (22 ± 1.1) y estas diferencias resultaron estadísticamente significativas ($F = 13.7$, $gl = 1,5$; $P = 0.01$). Además, entre los sitios muestreados en ambas condiciones existieron diferencias en el número de especies registradas ($F = 22.3$, $gl = 1,5$; $P = 0.001$). Consistentemente el número de especies de plántulas registradas en las zonas de reserva fue mayor, aún y cuando el número de individuos muestreado en cada uno de los ejidos fue variable (Fig. 1a, b, c). El número estimado de especies a través de los índices no paramétricos fue consistentemente mayor en las zonas de reserva que en las de extracción forestal, considerando tanto el caso de ICE ($F = 7.5$, $gl = 1,5$; $P = 0.04$), como el de CHAO-2 ($F = 16.6$, $gl = 1,5$; $P = 0.004$). Entre sitios no hubo diferencias estadísticas en el número de especies esperadas por ambos estimadores ($P > 0.05$). En conjunto estos resultados muestran que existe un mayor número de especies en las zonas de reserva, sin importar cual sea el estimador que se utilicé (Fig. 2a).

En las zonas de reserva estimé una mayor diversidad de plántulas (índice de Shannon-Weiner) promedio de 3.2 ± 0.1 , con respecto a las áreas de extracción de madera donde el índice de Shannon-Weiner fue de 2.7 ± 0.1 ($F = 24.27$, $gl = 1,5$; $P = 0.004$), aunque este patrón tuvo diferencias también entre sitios ($F = 26.01$, $gl = 1,5$; $P = 0.001$). Esto indica la existencia de una alta variación en la composición de especies entre sitios.

La similitud florística entre condiciones de manejo, estimada con el índice Sorensen-Chao fue de 0.75 ± 0.13 . Mientras que el análisis de la similitud florística entre los sitios de extracción forestal fue de 0.60 ± 0.09 y para las reservas fue de 0.54 ± 0.01 . Estos datos muestran por un lado que hay una diferencia en la composición florística entre las áreas de extracción forestal y reserva, siendo en estas últimas la composición florística más heterogénea (Tabla 1).

El valor de importancia de las 10 especies principales por condición de manejo mostró que existen cambios en la estructura de las plántulas. De estos cambios, el más significativo es el que presentó *Manilkara zapota*, especie que prácticamente duplicó su presencia en las zonas con extracción de madera. Asimismo es destacable que *Brosimum alicastrum* presenta un valor de importancia del 15% y 20% en las zonas de extracción forestal y reserva, respectivamente, pero que en estas últimas ocupe el segundo lugar en importancia, mientras que en las zonas de extracción forestal está en noveno lugar, después de especies consideradas pioneras como *Metopium brownie* y *Sabal yapa* (Figs. 3a, b).

Impacto de la extracción forestal sobre los brinzales

En total registré un mayor número de especies de brinzales en las zonas de reserva (103 ± 29) que en las áreas de extracción forestal (69 ± 10 ; $F = 11.7$, $gl = 1,5$; $P = 0.01$). Entre sitios, también existieron diferencias significativas en este parámetro ($F = 13.2$, $gl = 1,5$; $P = 0.006$). Esta tendencia es evidente en las curvas de acumulación de especies contruídas para los tres ejidos, donde se muestra la existencia de un mayor número de especies en los tres ejidos, pero con variaciones. Por ejemplo, en Naranjal la diferencia es evidente, sin embargo en Petcacab ésta es apenas distinguible (Figs. 1d, e, f).

En cuanto a los dos estimadores no paramétricos que utilicé, tanto ICE ($F = 39.82$, $gl = 1,5$; $P = 0.001$) como CHAO-2 ($F = 41.5$, $gl = 1,5$; $P = 0.001$) estimaron un

mayor número de especies de brinzales en las zonas de reserva que en las zonas con entresaca de madera, manteniéndose el mismo patrón entre los sitios analizados por cada condición ($P > 0.05$; Fig. 2b). Asimismo, el índice de diversidad de Shannon fue mayor en las zonas de reserva ($H = 3.8$) que en las de extracción forestal ($H = 3.1$; $F = 16.71$, $gl = 1,5$; $P = 0.009$), mientras que entre sitios no existieron diferencias en la diversidad ($F = 1.7$, $gl = 1,5$; $P = 0.29$), lo que confirma el patrón obtenido con la riqueza de especies observada.

La similitud florística estimada con el índice Sorensen-Chao entre condiciones de manejo fue de 0.75 ± 0.15 , mientras que entre sitios de extracción forestal la composición florística fue muy similar (0.96 ± 0.01), en tanto que en las reservas el valor del índice de Sorensen fue de 0.66 ± 0.09 . Al igual que con las plántulas, los patrones descritos sugieren que en los sitios donde se extrae madera la composición florística se homogeniza (Tabla 2).

Estructuralmente los brinzales también mostraron cambios como respuesta a la extracción forestal. En las zonas de reserva las cinco especies con el valor de importancia más alto son consideradas especies tolerantes a la sombra, mientras que en las zonas de extracción sólo tres de las diez especies más importantes pertenecen a este grupo ecológico. En esta categoría de tamaño, *M. zapota* ya no es la especie con mayor presencia en ambas condiciones de manejo, como lo fue en las plántulas. En este caso son *N. salicifolia* (VI = 51%) y *C. millspaughii* (VI = 61%) las especies con una mayor representatividad en reservas y zonas de extracción de madera, respectivamente. Es importante destacar que en las zonas de entresaca de madera tres especies, *C. millspaughii*, *N. salicifolia* y *M. Zapota*, tienen un VI mayor al 50% mientras que en las zonas de reserva la especie ecológicamente más importante apenas rebasa este valor (Figs. 3c, d).

Abundancia con respecto al tamaño de semillas

Este análisis sólo me fue posible hacerlo con los brinzales, ya que en el caso de las plántulas muchas de las especies más abundantes fueron catalogadas como morfoespecies lo que me impidió documentar el tamaño de semilla del que provenían. El análisis lo realicé con las especies que tuvieron una abundancia mayor de cinco individuos. Este análisis mostró que existe de un mayor número de especies por categoría de tamaño en los brinzales censados en las zonas de reserva que en las de extracción forestal ($\chi^2 = 10.4$, gl = 3; $P < 0.05$). Por otro lado, en las zonas de reserva existió una menor abundancia de los brinzales provenientes de semillas grandes ($\chi^2 = 19.1$, gl = 3; $P < 0.05$). Estos datos sugieren que en el caso de las zonas de extracción forestal hay una sobre-abundancia de especies con semillas pequeñas, representadas por un contingente pequeño de especies en comparación a lo que documenté en las áreas de reserva (Figs. 4a, b).

En cuanto a las especies y la abundancia de brinzales dispersadas por diferentes medios no existieron diferencias significativas entre condiciones de manejo ($P > 0.05$). Sin embargo existe la tendencia de un mayor número de especies dispersadas por animales en las zonas de reserva que en aquellas donde hay extracción de madera (Figs. 4c, d).

Análisis de componentes principales y la integración de las variables bióticas y abióticas

El ACP que realicé con los datos de presencia/ausencia de especies de plántulas muestra una clara separación de los sitios con extracción forestal respecto de los sitios de reserva (Fig. 5a). Asimismo, el análisis mostró que fueron las variables ambientales las que tienen mayor influencia sobre esta categoría de plantas (Tabla 2). El primer componente principal explicó el 36.9 % de la variación de los datos. Este componente

tuvo una mayor contribución de la temperatura en el sotobosque y cobertura del dosel. El segundo componente explicó el 28.2 % de la variación. La mayor contribución a este componente la hizo la categoría de tamaño de semilla 3 (1 - 1.5 cm), y en menor grado la abundancia de plántulas provenientes de semillas de la categoría de tamaño 1 (< 0.5 cm). En este caso la variable que mejor representó la variación agrupada en los dos factores del análisis fue la intensidad lumínica (Tabla 2).

En general las zonas de extracción forestal tuvieron la tendencia de estar hacia el lado negativo de la gráfica, donde variables como la temperatura, intensidad lumínica y humedad relativa tuvieron una mayor contribución; fue también en estos sitios donde registré la mayor abundancia de individuos de la categoría de tamaño 2 - 4. En los sitios de reserva los individuos provenientes de semillas de la categoría de tamaño 1 fueron los más abundantes (Fig. 5b).

En el caso de los brinzales, el ACP separó ambas condiciones de manejo a lo largo del segundo componente principal (Fig. 5c). El primer componente del ACP explicó el 58.33 % de la variación de los datos y la variable con mayor representación fue la categoría de semillas pequeñas. El segundo componente explicó el 27.6 % de la variación y fue la abundancia de especies dispersadas por mamíferos (SDM) la variable con más peso en este eje. Esta misma variable fue la que mayor representación tuvo, tomando en cuenta ambos factores del PCA (Tabla 2).

En cuanto a las categorías de tamaño de las semillas el ACP mostró la existencia de una relación entre las semillas de la categoría 1 (< 0.05 cm) y 4 (> 1.5), y los sitios donde se realiza la extracción forestal. Esto sugiere que existe una mayor abundancia de especies pioneras (semillas pequeñas) y de especies removidas por mamíferos. Los resultados del ACP, para esta categoría de edad, indican que son factores bióticos los que finalmente determinan el reclutamiento de los juveniles en la zona (Fig. 5d).

Discusión

Mis datos muestran que existe una clara disminución en la riqueza de especies de plántulas y brinzales como respuesta a las actividades relacionadas con la extracción forestal y que estos cambios están asociados a modificaciones en la composición de la mastofauna. Se ha documentado que el establecimiento y supervivencia de los propágulos de las plantas en las selvas tropicales depende de la operación de factores ambientales a diferentes escalas de tiempo y espacio (Guariguata y Dupuy 1997, Connell y Green 2000), así como de la estructura de la selva (Welden *et al.* 1991, Guariguata y Ostertag 2001) y la extracción forestal afecta directamente ambos componentes (Jusoff y Majid 1992, Pereira *et al.* 2002, Makana y Thomas 2005, Villela *et al.* 2006).

Generalmente los claros provocados por la extracción forestal son más grandes que los producidos por la caída natural de un árbol (Dickinson *et al.* 2000). Esto afecta de manera negativa la diversidad de la selva (Panfil y Gullison 1998). Mis datos indican de manera consistente que existe una respuesta negativa, en términos de la diversidad y estructura de especies de los propágulos, dirigida, en parte, por los cambios ambientales provocados por la extracción forestal, y que estos cambios están dispersos en todo el rodal. Relacionado con ésto, Guariguata y Dupuy (1997), documentaron un cambio en la regeneración en caminos forestales en función del grado de perturbación, siendo estos cambios más evidentes en el centro del camino, que en la vegetación adyacente al camino. Malcolm y Ray (2000), documentaron cambios en la estructura de la vegetación del sotobosque, la cual fue más densa en caminos con un alto grado de perturbación como son los principales de acceso a los sitios de corta.

En los sitios de extracción forestal en general el VI estuvo por dominado por una o dos especies, *M. zapota* en el caso de las plántulas y *C. millspaughii* en el de los

brinzales. Esto fue confirmado por los índices de similitud obtenidos (> 60%) en estos sitios. Park y colaboradores (2005), documentaron que alrededor del 40% de las especies que se reclutan en zonas con este tipo de manejo en Bolivia, son heliófilas o semi-heliófilas. Los datos de las 10 principales especies tanto en plántulas como en brinzales presentan la misma tendencia, excepto por *M. zapota*, especie muy abundante en las zonas de extracción forestal. Asimismo, Dickinson y sus colaboradores (2000), documentaron una mayor abundancia de especies heliófilas en claros provocados por la extracción de árboles con fines comerciales. Estos cambios en la composición de especies estuvieron asociados a la perturbación en el suelo ocasionada por la maquinaria utilizada para la extracción del árbol blanco (Dickinson *et al.* 2000). No obstante los cambios en la composición y estructura de las especies que participan en la regeneración, una parte substancial de la variación en la composición de especies permanece sin ser explicada por estas las características del suelo (Park *et al.* 2005).

Los resultados del ACP que realicé mostraron que los elementos del suelo, fósforo, nitrógeno y la materia orgánica, si bien son influidos por la extracción forestal no tienen una participación substancial en la riqueza y estructura tanto de las plántulas como de los juveniles. En contraste, Villela *et al.* (2006) documentaron que en las zonas de extracción forestal la cantidad de nutrientes disueltos en el suelo eran afectadas negativamente por la extracción forestal en Brasil. Asimismo, Jusoff y Majid (1992) documentaron, en Malasia, que la extracción de madera provoca severos cambios en las condiciones del suelo, por lo que es importante abordar con más detalle la influencia de los cambios en diferentes elementos del suelo en la composición florística del sotobosque.

El ACP mostró que variables como la cantidad de luz que llega al sotobosque, la temperatura y la humedad relativa tuvieron una influencia importante en la

composición florística de las plántulas, tanto en las zonas con extracción forestal como en las reservas. Patrones similares han sido documentados en otras regiones tropicales. Por ejemplo, en Sabah, Malasia, el establecimiento de especies pioneras en las zonas de extracción forestal está influenciada por la apertura de claros con una distribución en parches y típicamente monodominante (Pinard *et al.* 1996), lo que influye en la composición de especies en general. Incluso, en claros, algunas especies pioneras típicas de la selva son desplazadas por especies invasoras que detienen la sucesión (Pinard *et al.* 1996). Asimismo, Makana y Thomas (2005) demostraron experimentalmente que algunas de las principales especies africanas con valor comercial tienen respuestas diferenciales a la intensidad de luz que penetra al sotobosque.

Si bien una parte importante de la variación de los datos explicada por el primer componente principal es explicada por las variables ambientales, el resto de la variación tiene que ver con factores bióticos, en particular con el tamaño de semilla de donde provienen las especies de plántulas y brinzales que registré. Mis datos indican que las plántulas de la categoría 1 de tamaño (> 0.5 cm) son más abundantes en las áreas de reserva que en las de extracción forestal. Contrario a esto, los brinzales provenientes de esta misma categoría de tamaño de semilla son menos abundantes en las reserva que en las áreas de extracción forestal. Esto es coincidente con lo reportado por Dalling *et al.* (1998), quienes documentaron que en el banco de semillas la abundancia de éstas estuvo negativamente correlacionada con su tamaño, mientras que la abundancia de plántulas (> 10 cm) estuvo fuertemente correlacionada con la abundancia de adultos coespecíficos pero no con el tamaño de semillas en claros de BCI, Panamá. Esto sugiere que las especies provenientes de semillas pequeñas son dispersadas pasivamente, y no utilizan vectores que coadyuven al transporte de semillas (Dalling *et al.* 1998, Guariguata y Ostertag 2001).

En las zonas de extracción forestal documenté una mayor abundancia de plántulas y brinzales provenientes de las categorías de semillas más grandes (> 1.5 cm), con respecto a la documentada en las zonas de reserva, pero con una representación menor de especies. Esto, en conjunto con el hecho de que hay una mayor abundancia de especies que son dispersadas por mamíferos indica que en las zonas donde se extrae la madera la remoción y dispersión de semillas por mamíferos presenta una alteración importante (ver capítulo 5 y 6). Guariguata *et al.* (2000, 2002) reportaron cambios en la remoción de semillas en áreas con extracción forestal y con cacería intensa en fragmentos de selva en costa Rica. Sin embargo, Lambert *et al.* (2005), documentaron la existencia de patrones contrarios en experimentos de remoción de semillas en zonas de extracción de caoba en Brasil. En conjunto, estos datos sugieren que en las selvas bajo manejo forestal pueden existir cambios en la composición florística como respuesta a cambios en la actividad de la fauna (Guariguata *et al.* 2000, 2002, Lambert *et al.* 2005, Dirzo *et al.* 2007).

En selvas con un alto grado de perturbación y depauperación de la fauna se ha documentado que existe una pérdida en la diversidad de plantas del sotobosque (Dirzo y Miranda 1991). En la Zona Maya, la perturbación es menor, sin embargo, mis datos sugieren que existe una modificación en la regeneración del bosque mediada por factores abióticos tal y como se ha documentado en otras partes del trópico (Guariguata 1998, Dickinson *et al.* 2000, Makana y Thomas. 2005, Park *et al.* 2005). Sin embargo, los efectos de la pérdida de la fauna sobre la regeneración habían permanecido sin ser analizados. Como ya describí con anterioridad, parece existir una modificación en la remoción de semillas de tamaño grande lo que resulta en la sobre representación de plántulas y brinzales provenientes de estas semillas en las zonas de extracción forestal.

Implicaciones en el manejo y conservación de las selvas

De manera experimental, Terborgh y Wright (1994) documentaron que existe un aumento en la supervivencia de los propágulos de plantas cuando estos son protegidos de la depredación de los mamíferos herbívoros. La respuesta es similar en zonas donde este grupo de mamíferos han sido afectados, presentándose un cambio en la diversidad de las plantas del sotobosque debido a un relajamiento en los procesos que intervienen (Dirzo y Miranda 1991, Terborgh *et al.* 2002, Wright 2003, Dirzo *et al.* 2007). Las consecuencias de esto, para la conservación y manejo de la selva Maya de Quintana Roo, pueden ser profundas. Por un lado, mis datos muestran que a seis años de haber sido intervenidos los sitios de extracción, estos presentan una riqueza de especies menor que la documentada en las reservas. Guariguata *et al.* (1997) documentaron que en zonas de vegetación secundaria con *ca.* 20 años de regeneración, la riqueza de especies era menor que en sitios de bosque maduro adyacentes. En el neotrópico, las selvas tardan alrededor de 40 años en tener una riqueza de especies similar a las áreas conservadas cercanas (Chazdon 2003). Sin embargo, la recuperación de la estructura y composición puede tardar más de 100 años, dependiendo de la intensidad de la perturbación (Guariguata y Ostertag 2001). Estos reportes sugieren que un ciclo de corta de 25 años, como el que se practica en la zona Maya, es demasiado corto para que la selva recupere su riqueza, estructura y composición vegetal. Estos resultados sugieren que una extensión lógica de mi trabajo es la de comparar sitios en un gradiente de cronosecuencia, o al menos en algunos sitios de mayor tiempo post-extracción.

Por el otro lado, la extracción forestal también puede estar en riesgo, ya que se ha documentado que los claros creados por el manejo forestal son regenerados por especies con bajo o nulo valor comercial (Mostacedo y Fredericksen 1999, Pariona y Fredericksen 2003, Park *et al.* 2005). Asimismo, Dickinson *et al.* (2000), documentaron

la existencia de un reclutamiento y sobresupervivencia diferencial entre especies tolerantes e intolerantes a la sombra, siendo estas últimas favorecidas en aquellos huecos formados por la extracción de árboles, además de la invasión de especies que pueden detener la regeneración (Pinard *et al.* 1996). Con esto como contexto, más el hecho de que en las zonas de extracción forestal los procesos en los que intervienen los mamíferos son alteados (e.g. Lambert *et al.* 2005), es necesario que al momento de establecer un programa de manejo forestal se considere un manejo integral en el cual se debe tener en cuenta no sólo el volumen de madera a extraer, sino también actividades silvícolas que favorezcan la regeneración de la selva, así como la protección de la fauna en particular de los mamíferos terrestres, que con sus actividades promueven tanto la diversidad vegetal, como el mantenimiento a largo plazo de las actividades económicas que se realizan en las selvas tropicales.

Literatura citada

- Foster, S. A. y Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-380.
- Hammond, D. S. y Brown, V. K. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76:2544-2561.
- Baker, T. R. Swaine, M. D. y Burslem D. F. R. P. 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:21-36.
- Bray, D. B., L. Merino-Pérez, P. Negreros-Castillo, G. Segura-Warnholtz, J. M. Torres-Rojo y Vester. H. F. M. 2003. Mexico's Community-Managed Forests as a Global Model for Sustainable Landscapes. *Conservation Biology* 17: 672-677.
- Brose, U., Martinez, N. D. y Williams, R. J. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84:2364-2377.
- Cardoso da Silva, J. M. y Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-74.
- Chao, A., Chazdon, R. L. Colwell, R. K. y Shen, T-J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-156.
- Chazdon, R. L., Colwell, R. K. Denslow, J. S. y Guariaguata, M. R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of Northeastern Costa Rica. *Forest biodiversity, research, monitoring and modeling* (eds. F. Dallmeier y J. A. Comiskey), pp 285-309. UNESCO y The Partenon Publishinhng Group.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Ver 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 345, 101-118
- Connell, J. H. y Green, P. T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 81:568-584.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Dalling, J. W., Hubbell S, P. y Silvera, K. 1998. Seed dispersal, seedling stablishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86:674-689.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Dickinson, M. B., D. F. Whigham, y Hermann M. 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134:137-151.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, pp 273-287. EIn P. W. Price, T. W. Lewinsohn, W. M. Benson, y G. W. Fernandes (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, pp 273-287. John Wiley y Sons, Nueva York.
- Dirzo, R., Mendoza, E. y Ortiz, P. 2007. Size-Related Differential Seed Predation in a Heavily Defaunated Neotropical Rain Forest. *Biotropica* 39:355-362.

- Fredericksen, T. S. y Mostacedo, B. 2000. Regeneration of timber species following selection logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131: 47-55.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15, :1-84.
- Gerwing, J. J. 2001. Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the Eastern Amazon. *Journal of Applied Ecology* 38:1264-1276.
- Guariaguata, M. R., J. J. Rosalez, y Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forest with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14:1046-1054.
- Guariguata, M. R. 1998. Response of forest tree samplings to experimental mechanical damage in lowland Panama. *Forest Ecology and Management* 102: 103-111.
- Guariguata, M. R. y Dupuy, J. M. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29:15-28.
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Guariguata, M. R., C. H. Arias-Le Claire y Jones, G. 2002. Tree seed fate in logged and fragmented forest landscape northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34:405-415.
- Guariguata, M. R. Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. y Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- Hernández, O. 2006. Factores edáficos en la estructura de la vegetación acuática de los bordos de playa (cordones litorales) en los pantanos de Centla, Tabasco. Tesis de Licenciatura. Instituto de Biología, UNAM.
- Heydon, M. J. y Bulloh, P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 34:484-496.
- Hortal, J. Borges, P. A. y Gaspar, C. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75:274-287.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B. S., O'Brien, T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J. y de Lao, S. L. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical Forest. *Science* 283: 554-557.
- Johns, J. S., Barreto, P. y Uhl, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89:59-77.
- Jussof, K y Majid, N. M. 1992. An analysis of soil disturbance from logging operation in a hill forest of Peninsular Malaysia. *Forest Ecology and Management* 47:323-333.
- Laidlaw, R. 2000. Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of peninsular Malaysia. *Conservation Biology* 14:1639-1648.
- Lambert, T. D., Malcolm, J. R. y Zimmerman, B. L. 2005. Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat structure, and seed predation in the southeastern Amazon Basin. *Forest Ecology and Management* 206: 381-398.
- Lopes, M. A. y Ferreari, S. F. 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14:1658-1665.

- Makana, J-R. y Thomas, S. C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica* 37:227-237.
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Manly B.F.J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman y Hall, London.
- Mendoza, R. E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Mostacedo, C. B. y Fredericksen, T. S. 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management* 124:263-273.
- Panfil, S. N. y Gullison, R. E. 1998. Short term impacts of experimental timber harvest intensity on forest structure and composition in the Chimanes forest, Bolivia. *Forest Ecology and Management*, 102, :235-243.
- Pariona, W., Fredericksen, T. S. y Licona J. C. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management* 181:313-322.
- Park, A., Justiniano, M. J. y Fredericksen, T. S. 2005. Natural regeneration and environmental relationships of tree species in logging gaps in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* 217:147-157.
- Pereira, R., Zweede, J., Asner, G. P. y Keller, M. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management* 168:77-89.
- Perez-Salicrup, D. R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* 82:389-396.
- Pinard, M., Howlett, B. y Davidson, D. 1996. Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarp forests in Sabah, Malaysia. *Biotropica* 28:2-12.
- Sheil, D. y Burslem, D. F. R. P. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 18:18-26
- Smithsonian Tropical Research Institute (2006).
http://striweb.si.edu/esp/tesp/plant_images_info.htm
- Snook, L.K., 1998. Sustaining harvests of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) from Mexico's Yucatan forests: past, present and future, . Pagespp 61-80. En R. Primack, D. B. Bray and H. Galletti, (eds.)itors.. *Timber, Tourists and Temples: Conservation and Development in the Maya Forest of Belize, Guatemala and Mexico*. Island Press, Washington, DC.
- Terborgh, J. W. y Wright, J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Terborgh, J. W., Lopez, L., Núñez, P. Rao, M. Shahabuddin, G. Orihuela, R. M., Ascanio, R., Adler, G. H. Lambert, T. D. y Balbas, L. 2002. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M., Schichter, H. y Nuñez, P. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests, . Pagespp 1-18. En: in D. J. Levey, W. R. Silva and M. Galetti (eds.), editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, London and New York.

- Uhl, C., Clark, H., Clark K. y Murphy, P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *Journal of Ecology* 69:631-649.
- Villela, D. M., Nascimento, M. T., Aragão, L. E. O. C. y Gama, D. M. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33:506-516.
- Webb, C. O. y Peart, D. R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464-478.
- Welden, C. W., Hewett, S. W., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology* 72:35-50.
- Wright, J. S. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.
- Wright, J. S. y Duber, H. C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae* with implications for tropical diversity. *Biotropica* 33:583-595.

Tabla 1

Tabla 1. Valores de similitud (índice Sorensen-Chao) en plántulas y brinzales entre áreas de extracción forestal (L) y reservas (UL) en tres ejidos forestales de la zona maya de Quintana Roo.

Sitios	L-P1	L-P2	L-N1	L-N2	L-S1	L-S2	UL-P1	UL-P2	UL-N1	UL-N2	UL-S1	UL-S2
	BRINZALES											
L-P1		0.936	0.909	0.796	0.974	0.913	0.461	0.323	0.814	0.786	0.765	0.799
L-P2	0.688		0.821	0.87	0.907	0.972	0.436	0.392	0.774	0.761	0.734	0.764
L-N1	0.581	0.423		0.781	0.924	0.837	0.386	0.28	0.714	0.732	0.743	0.773
L-N2	0.588	0.444	0.857		0.813	0.897	0.322	0.338	0.678	0.7	0.657	0.697
L-S1	0.405	0.449	0.513	0.52		0.926	0.42	0.303	0.832	0.8	0.791	0.821
L-S2	0.53	0.531	0.564	0.542	0.767		0.373	0.356	0.791	0.775	0.759	0.779
UL-P1	0.823	0.66	0.368	0.36	0.308	0.324		0.015	0.338	0.376	0.327	0.477
UL-P2	0.81	0.397	0.691	0.624	0.433	0.503	0.491		0.306	0.289	0.362	0.339
UL-N1	0.634	0.523	0.799	0.806	0.49	0.446	0.513	0.744		0.912	0.806	0.82
UL-N2	0.535	0.399	0.863	0.819	0.59	0.508	0.385	0.68	0.809		0.755	0.799
UL-S1	0.434	0.317	0.553	0.475	0.795	0.784	0.348	0.508	0.426	0.549		0.885
UL-S2	0.466	0.293	0.524	0.474	0.662	0.675	0.359	0.416	0.385	0.453	0.721	

Tabla 2. Eigen-vectores resultantes del análisis de componentes principales realizado en plántulas y brinzales. En el caso de estos últimos, el análisis sólo se realizó con la categoría de tamaño de semillas a la que pertenecen.

	Plántulas			Brinzales		
	Factor 1	Factor 2	Representatividad	Factor 1	Factor 2	Representatividad
Dosel	0.16	0.05	0.84	-	-	-
Temperatura	0.17	0.00	0.76	-	-	-
Humedad Relativa	0.11	0.04	0.58	-	-	-
Materia orgánica	0.06	0.09	0.48	-	-	-
Nitrogeno total	0.03	0.07	0.33	-	-	-
Fósforo	0.05	0.13	0.59	-	-	-
Intensidad lumínica	0.14	0.10	0.89	-	-	-
Spp dispersadas por						
mamíferos	0.03	0.06	0.29	0.06	0.53	0.95
Categoría 1	0.01	0.16	0.49	0.30	0.00	0.89
Categoría 2	0.10	0.00	0.45	0.19	0.27	0.93
Categoría 3	0.03	0.18	0.62	0.17	0.11	0.68
Categoría 4	0.11	0.09	0.75	0.26	0.06	0.85

Figura 1

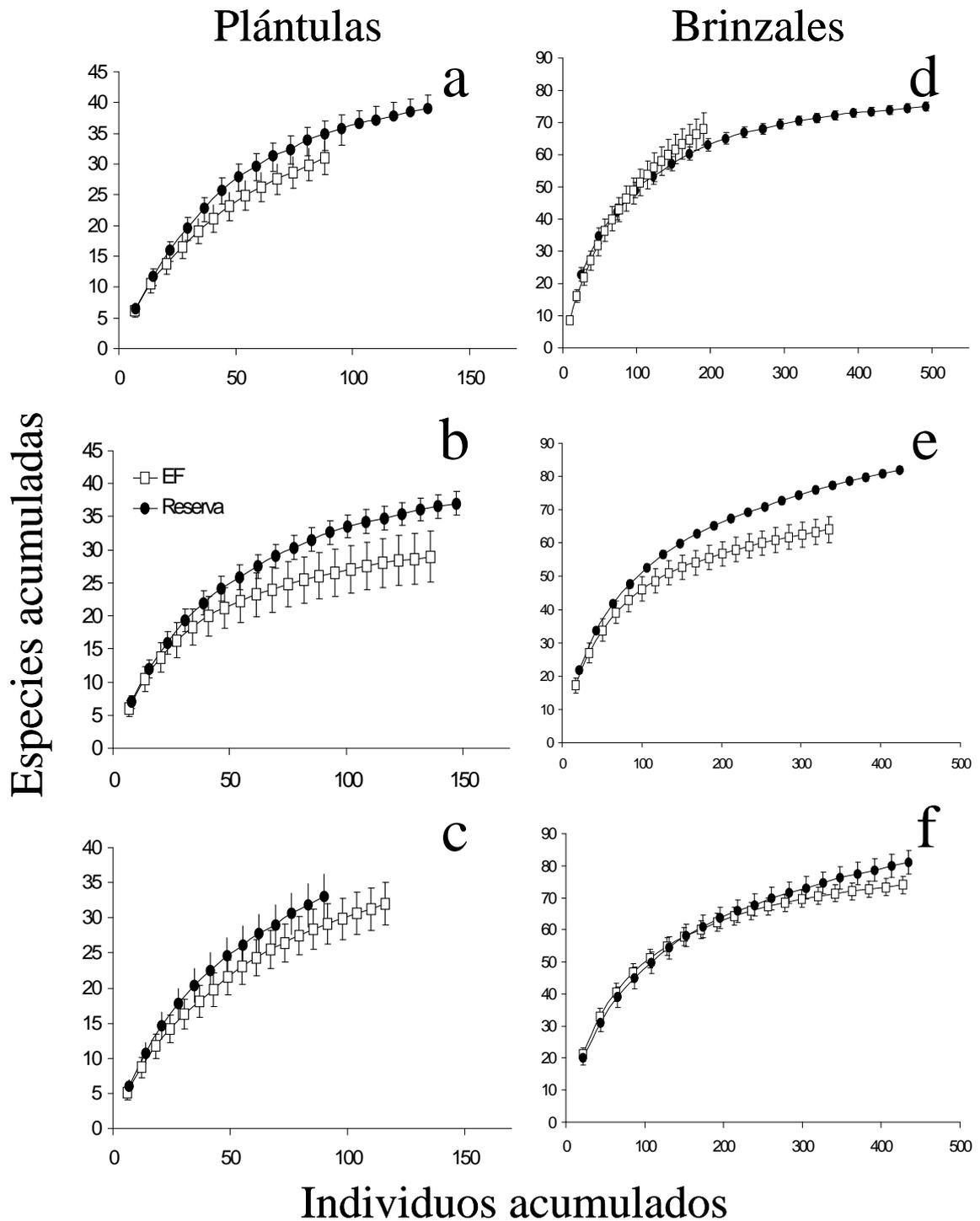


Figura 1. Número acumulado de especies de plántulas y brinzales en las dos condiciones de manejo evaluadas, en Naranjal (a; d), Petcacab (b; e) y Señor (c; f) en la Zona Maya de Quintana Roo.

Figura 2

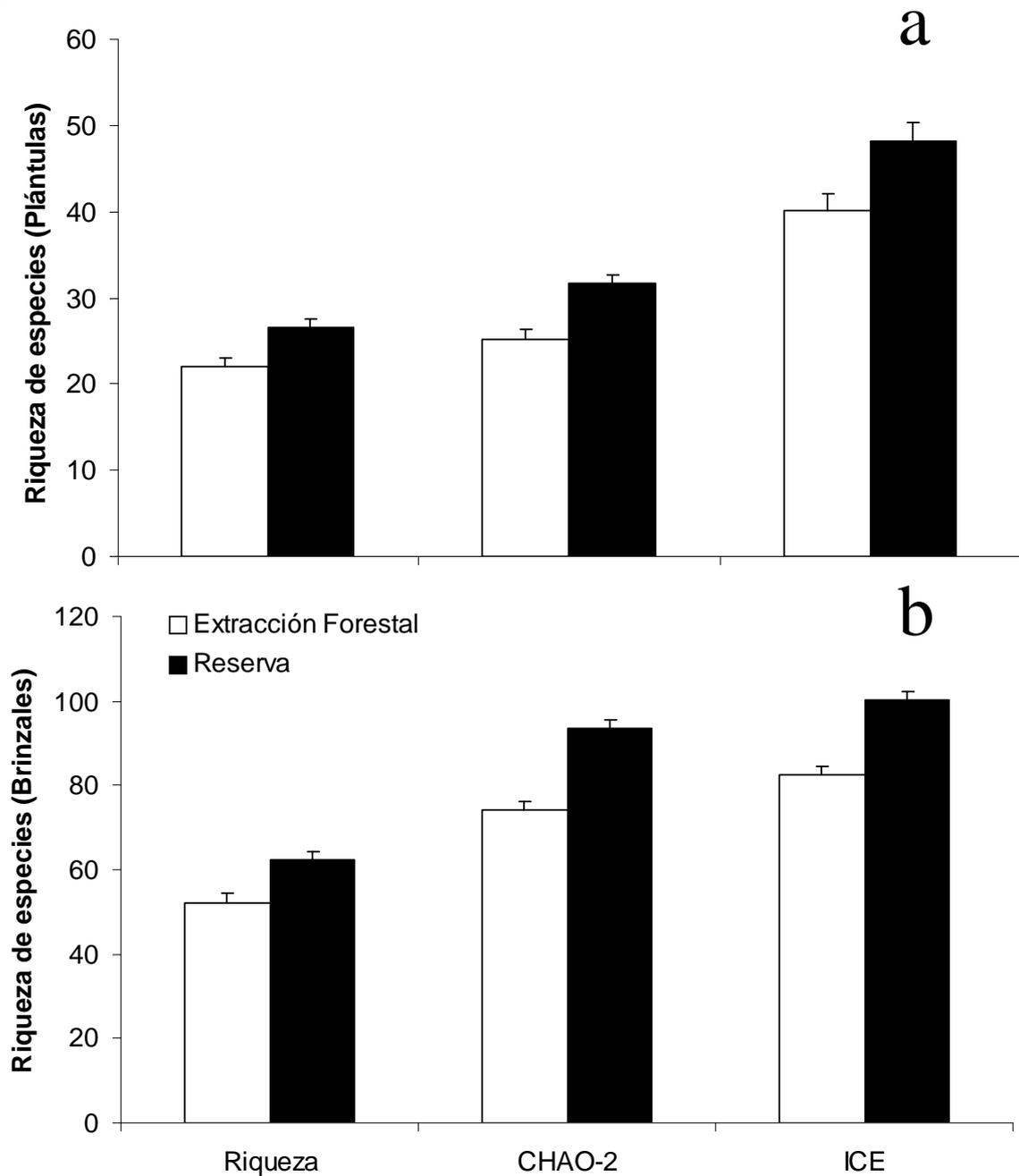


Figura 2. Riqueza de especies observada y predicha por dos estimadores no paramétricos en plántulas (a) y brinzales (b) analizados en tres ejidos forestales de la Zona Maya.

Figura 3

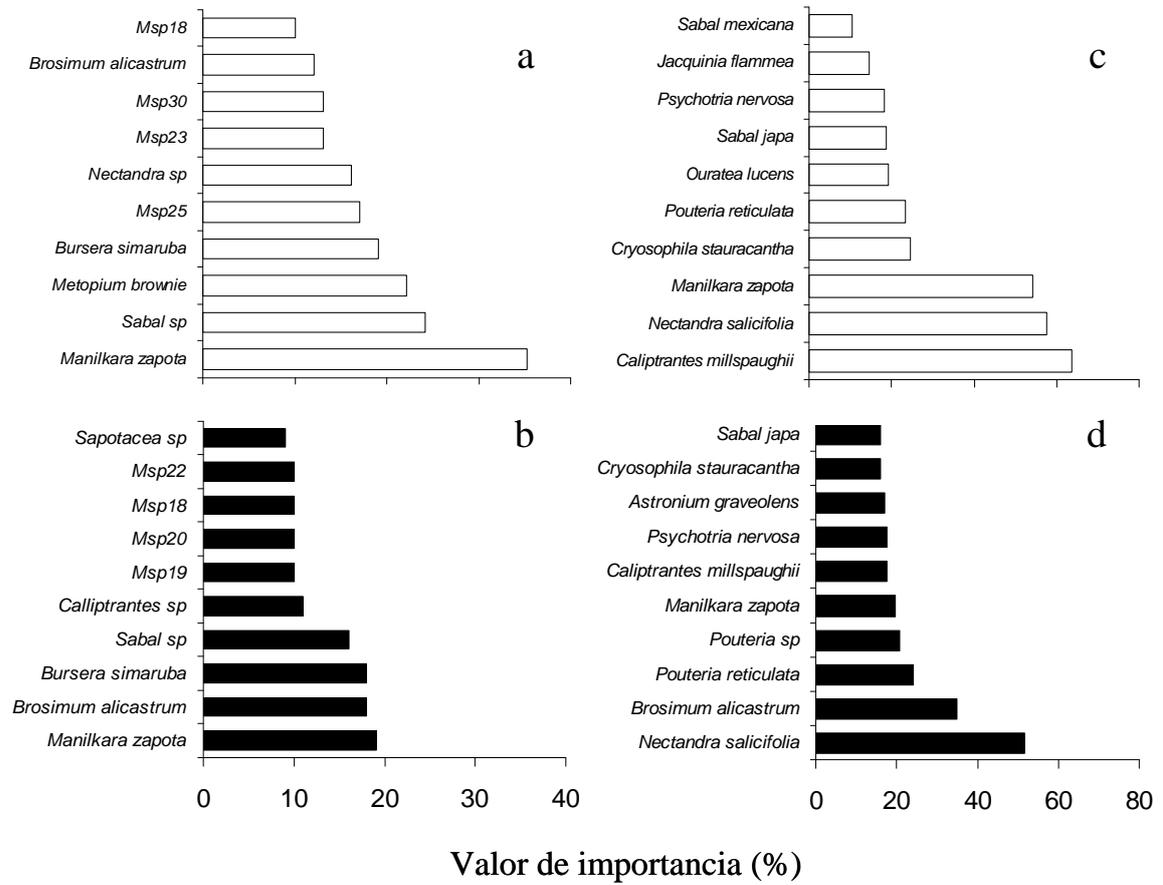


Figura 3. Valores de importancia de las 10 principales especies de plántulas (a y b) y Brinzales (c y d) registradas en las zonas de extracción forestal (barras blancas) y de reserva (barras negras) en tres ejidos forestales de la zona Maya.

Figura 4

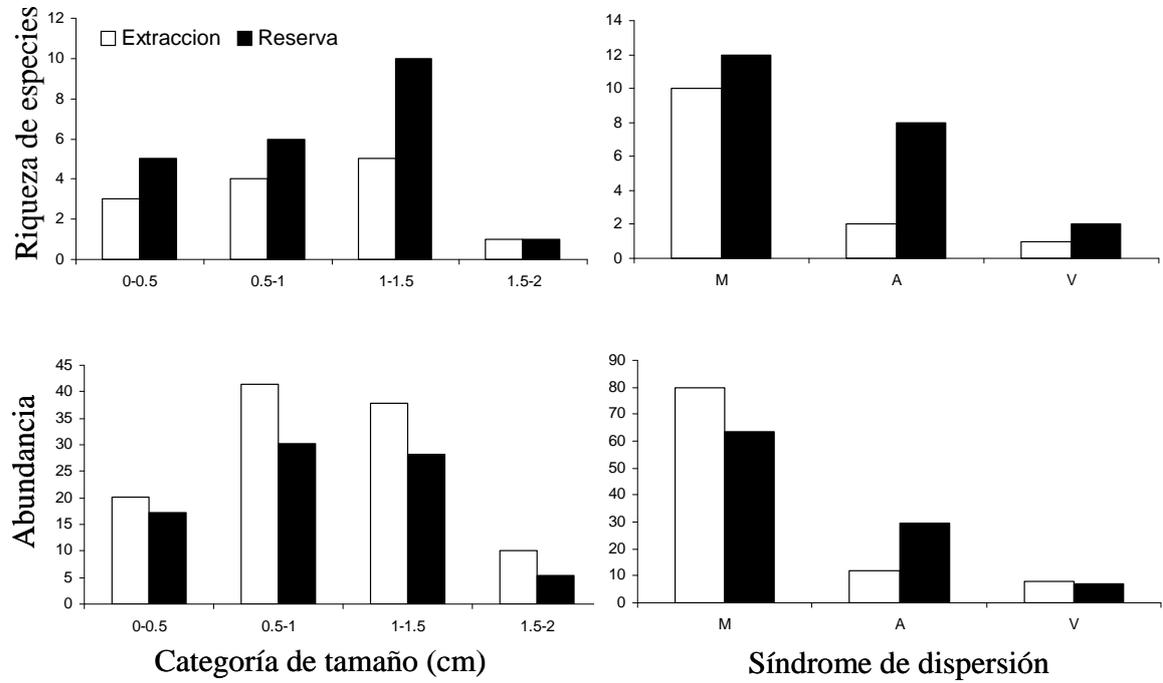


Figura 4. Riqueza de especies y abundancia de brinzales por categoría del tamaño de la semilla de la que provienen y por síndrome de dispersión (m, mamíferos; a, aves; v, viento) en tres ejidos forestales de la zona Maya.

Figura 5

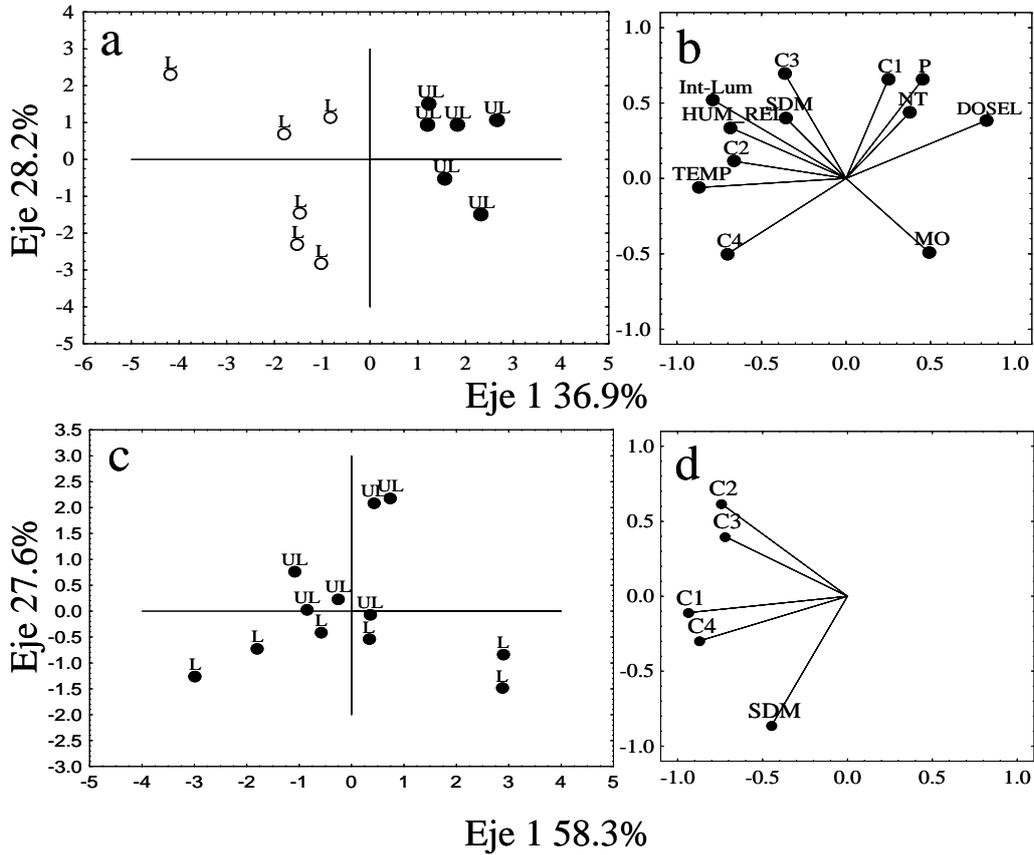


Figura 5. Ordenación de los sitios de extracción forestal (L) y reservas (UL) de acuerdo a la composición florística de plántulas (a y b) y brinzales (c y d), y a la variación de diferentes factores ambientales, categoría de tamaño de semilla de la que provienen, y dispersión por mamíferos en tres ejidos forestales de la zona Maya.

Capítulo IV

Efectos de la extracción forestal sobre la comunidad de mamíferos no voladores en una selva tropical de la Península de Yucatán, México

Introducción

Las perturbaciones de origen humano sobre los ecosistemas pueden afectar directamente a la fauna. Cambios en la cobertura y/o configuración espacial se traducen, generalmente, en pérdida de hábitat para algunas especies, afectándolas negativamente, mientras que otras son favorecidas y algunas permanecen sin ser afectadas (Cuarón 2000, Laidlaw 2000, Lopes y Ferreri 2000). La extracción forestal es una actividad que provoca cambios en la estructura de la vegetación (Capítulo 2 y 3, Panfil y Gullison 1998, ter Steege *et al.* 2002, Villela *et al.* 2006). Estos cambios pueden afectar diferencialmente a los mamíferos y aves, dependiendo, al parecer en gran medida, del tamaño corporal (Malcolm y Ray 2000, Ochoa 2000, Lambert *et al.* 2005, Lopes y Ferreri 2000). Así, los estudios de los efectos de la extracción forestal sobre las poblaciones de mamíferos pequeños documentan, en general, un aumento en las densidades de roedores terrestres pequeños, y en algunos casos una adición de especies oportunistas, típicamente asociadas a sitios perturbados. Este aumento en las densidades de los roedores se ha relacionado a la ausencia de depredadores y competidores de talla mayor (Dirzo *et al.* 2007, Mendoza y Dirzo 2008), así como a un aumento en la heterogeneidad ambiental y en la disponibilidad de alimento (Fredericksen y Fredericksen 2002, Malcolm y Ray 2000). Algunas especies de roedores arborícolas son afectadas negativamente (Malcolm y Ray 2000), pero en otros grupos, como es el caso de los marsupiales, los efectos dependen de las características particulares de cada especie como puede ser el grado de especialización alimenticia (Laurence y Laurence 1996).

En cuanto a los mamíferos medianos y grandes existe poca información acerca de su respuesta a la extracción de madera. Laidlaw (2000) documentó que existen diferencias en la riqueza de especies en áreas de manejo forestal y reservas naturales.

No obstante, estos resultados están fuertemente relacionados con el tamaño del área donde se realizó cada uno de los muestreos. En Borneo las densidades de dos ungulados frugívoros (*Tragulus javanicus* y *T. napus*) mostraron una reducción debido principalmente a una disminución en el alimento disponible y a un aumento en la alteración del sotobosque (Heydon y Bulloh 1997). En general se ha documentado que las especies frugívoras y folívoras son más sensibles a la extracción de madera, debido a que muchas de las especies de árboles extraídas son fuente de alimento (Johns 1988). Sin embargo, también existen estudios que documentan que el manejo forestal favorece la presencia de los herbívoros generalistas como *Tapirus bairdii*, probablemente debido a la sobreoferta de alimento provocada por la apertura de claros en el dosel, que favorecen la regeneración y la presencia de sitios con alimento abundante, entre otras cosas (Fragoso 1991).

Las razones de la disminución en la abundancia de los mamíferos medianos y grandes en respuesta a la extracción forestal han sido poco exploradas. En general, factores como el incremento de la cacería incentivada por un mejor acceso a la selva, la extracción de la fuente principal de alimento y las perturbaciones inherentes a las actividades de extracción forestal se han propuesto como factores determinantes de estas disminuciones en la fauna (Johns 1988, Heydon y Bulloh 1997, Lopes y Ferreri 2000, Peres 2001). Sin embargo, es difícil separar los efectos de cada una de estas actividades, ya que por lo general interactúan entre sí (Peres 2001, Peres y Lake 2003). Por ejemplo, durante las actividades de extracción forestal se crean caminos que facilitan el acceso de la gente, lo que favorece la cacería y la colonización de las partes más profundas de las selvas, afectando la composición de vertebrados, en particular de aves y mamíferos (Lopes y Ferrari 2000, Peres 2001). Estos impactos sobre los mamíferos son diferenciales, afectando negativamente a las especies que tienen un alto

valor cinegético y favoreciendo a las que no lo tienen (Lopes y Ferrari 2000, Peres 2001, Jorgenson 1998).

Bajo este contexto es predecible que en zonas con extracción forestal existan cambios en la comunidad de mamíferos debido a las actividades de extracción de árboles y a la cacería. Tal interacción de actividades tiene el potencial de afectar a los mamíferos de talla mediana y grande, independientemente de su gremio alimenticio. En contraste, los mamíferos pequeños serán beneficiados independientemente de su tipo de alimentación, al disminuir la presión de depredación por parte de los mamíferos de tallas mayores (Dirzo *et al.* 2007). Hasta el momento no existe un trabajo que haya documentado la respuesta de los mamíferos pequeños, medianos y grandes a la extracción forestal y la cacería como consecuencia de las actividades forestales. De esta manera, en este trabajo puse a prueba la hipótesis de que la extracción forestal afecta positivamente a la comunidad de mamíferos pequeños a través de dos vías: la alteración del sotobosque y la pérdida de una parte de sus depredadores naturales (mamíferos medianos y grandes carnívoros). Así, los objetivos principales de mi trabajo fueron: 1) caracterizar la comunidad de roedores pequeños, 2) caracterizar la comunidad de mamíferos medianos y grandes 3) identificar los factores, asociados a la extracción forestal, que determinan la composición de ambos grupos de mamíferos y 4) establecer una posible causalidad entre la variación en las densidades de ambos grupos.

Métodos

Sitio de estudio

El trabajo lo realicé en el municipio de Carrillo Puerto (88°00' - 88°20' W, y 19°00' - 20°00' N), Quintana Roo, en la región conocida como Zona Maya. En esta zona el clima es cálido-húmedo, con una precipitación promedio de 1200 mm, concentrados

principalmente en el verano (Junio – Octubre). La vegetación dominante es la selva mediana subperenifolia con parches de selva baja caducifolia.

En este sitio existe un programa de extracción forestal el cual ha sido considerado ecológicamente “amigable” (Bray *et al.* 2003), donde se extraen alrededor de 15 especies de árboles. En la zona, además de la extracción forestal, existe la cacería de subsistencia, aunque de algunas especies, como el *Agouti paca* y *Mazama americana*, se comercia con su carne y se consume en los restaurantes locales (G. Gutiérrez-Granados; *observación personal*). Además, especies como el jaguar (*Panthera onca*), son cazadas debido a que se comen el ganado; una vez cazados se comercian los colmillos y la piel (A. Peralta y G. Gutiérrez-Granados; *datos no publicados*).

Colecta de datos

El muestreo lo realicé en tres ejidos (Naranjal, Petcacab y Señor) que presentaron, cada uno, dos condiciones contrastantes de manejo forestal (extracción forestal vs reserva). Las áreas de corta muestreadas fueron intervenidas en 1996. Para el muestreo de roedores, en cada ejido establecí, al azar, dos unidades de muestreo, lo que me permitió tener seis replicas. Sin embargo, en el caso de los mamíferos de talla mediana y grande las dos unidades de muestreo las consideré como una sola, debido a la amplia área de acción de este grupo (ámbito hogareño) de mamíferos, y así evitar tener pseudorélicas.

Roedores pequeños

El muestreo de los roedores pequeños lo realicé con trampas Sherman. En cada una de las unidades de muestreo coloqué una rejilla de 8 x 8 trampas con 10 metros de distancia entre cada una. Las trampas las cebé con una mezcla de avena, crema de cacahuete y vainilla, recebando cada trampa diariamente, por sitio, durante las tres noches que duró el muestreo. Cada periodo de muestreo lo realicé dos veces por año

(secas y lluvias), en dos años consecutivos. De cada uno de los individuos capturados registré la especie, peso, sexo y la edad, cuando fue posible, basándome en el tipo de pelaje y condición reproductiva.

Mamíferos medianos y grandes

Debido al patrón de actividad de estos mamíferos es difícil la evaluación de su abundancia en sistemas naturales. En este trabajo utilicé métodos indirectos, incluyendo la “captura” e identificación de huellas y colecta de excretas para detectar la presencia-ausencia de diferentes especies. En la “captura” de las huellas utilicé 10 trampas de arena de 1 x 1 m por sitio (60 por tratamiento), colocadas en posiciones al azar a lo largo de un transecto de un km por sitio. Para determinar los sitios de muestreo, sorteé los diez puntos de muestreo entre las 1000 posiciones probables (metros); una vez obtenida la posición a lo largo del transecto, sorteé el lado en el que se colocaría la cama de arena (derecha o izquierda). Las mismas posiciones las utilicé en todos los muestreos siguientes. Las “trampas” de huellas las coloqué dos veces por año (secas y lluvias; *cf.* Dirzo y Miranda 1991), en dos años consecutivos. Cada trampa de arena la revisé por la mañana, registrando la especie de cada una de las huellas que quedaron impresas; una vez hecho esto, borré las huellas y redistribuí la arena. Cuando en una misma trampa existían al mismo tiempo varias huellas de una misma especie, éstas las consideré como de un mismo individuo. Las trampas de arena permanecieron activas durante tres noches en cada uno de los sitios de muestreo. Utilicé este método, ya que en estudios previos ha sido útil para documentar la presencia de diferentes especies de mamíferos (*v. gr.* Dirzo y Miranda 1991). La identificación de las huellas la realicé con base en la guía de Aranda (2000).

En total, realicé siete censos de avistamientos de mamíferos medianos y grandes durante los dos años que duró el estudio. Estos censos abarcaron las temporadas de

lluvias y secas. Los censos los hice a manera de trayecto en línea. Diariamente recorrí aproximadamente tres km (velocidad aproximada 1 km/h), durante la madrugada (5.00 – 8.00 hrs.), y al anochecer (19 – 21 hrs), evitando siempre los días lluviosos. Durante cada trayecto registré la especie y talla del individuo observado. En los trayectos realizados por la mañana, también registré las huellas y excretas que estuvieran en el camino.

Como un complemento a estos dos tipos de muestreo, coloqué trampas-cámara (Deer Cam modelo DC-200 con un ángulo de visión de 120° y un sensor infrarrojo programado para activarse a los 15 seg. de que un objeto cruza el plano de visión), en cada una de las condiciones de manejo. En cada sitio coloqué, por tres días, cuatro cámaras a lo largo de un sendero de tres km.

Para caracterizar las actividades de cacería en la zona realicé una evaluación de las actividades humanas en los ejidos estudiados. Para esto consideré seis variables 1) tipo de manejo (reserva/extracción), 2) Densidad de caminos en el área estudiada, 3) Número de casquillos encontrados por sitio, contados en todos los transectos al mismo tiempo que realizaba los censos de la fauna, 4) Evidencia de actividad de cacería, como son escondites de espera, 5) Intensidad de cacería, registrada a partir de entrevistas con los ejidatarios y 6) Distancia al pueblo más cercano.

Análisis estadísticos

Para determinar si existían diferencias en la abundancia de roedores pequeños realicé un ANOVA en bloques por cada especie. En el análisis, utilicé el tipo de manejo de la selva (extracción forestal y reserva) como factor y cada uno de los sitios de muestreo como bloques. Este análisis me permitió mantener el diseño pareado que establecí desde el comienzo del muestreo y al mismo tiempo ver la variación de los datos por sitio. Con los datos de abundancia relativa de las especies realicé un análisis

de escalamiento multidimensional (EMD) el cual me permito realizar un ordenamiento de los sitios dependiendo de las similitudes en la composición de especies. Una vez que gráficamente determiné una posible separación en grupos, realicé un análisis de permutaciones multirrespuesta (MRPP por sus siglas en inglés) para conocer si existían diferencias estadísticas entre estos grupos. El MRPP es un procedimiento no paramérico para probar hipótesis de ausencia de diferencias entre dos o más grupos formados *a priori*, por ejemplo, extracción forestal y reserva. El MRPP tiene la ventaja sobre el análisis discriminante de no requerir que se cumplan supuestos como son la homogeneidad de varianza y la distribución normal de los datos (Zimmerman *et al.* 1985).

En el caso de los mamíferos medianos y grandes, para determinar si existieron diferencias estadísticas entre condiciones de manejo utilicé una *t* pareada. Con los datos de abundancia relativa de las especies realicé un EMD, y una vez que gráficamente detecté una posible separación en grupos realicé un MRPP para determinar si existían diferencias estadísticas entre éstos.

Con el fin de determinar qué variables influyen en en la abundancia tanto de roedores como de MMG realicé un análisis de componentes principales (ACP) con: i) las abundancias de cada especie de mamífero, ii) las variables registradas para caracterizar la cacería y iii) variables utilizadas para determinar cambios estructurales en la selva debidos a la extracción forestal: densidad de lianas y arbustos, área basal de árboles, número de tocones y número de rebrotes (ver Capítulo 2).

Resultados

Roedores pequeños

Con un esfuerzo de muestreo de 7392 trampas-noche capturé 328 individuos de siete especies. La especie menos abundante entre los pequeños roedores fue *Heteromys desmarestianus*, y la más abundante *Ototilomys phyllothis*. En cuanto a las condiciones de manejo, encontré una disminución en la riqueza de especies y un aumento en la densidad en los sitios de extracción: mientras que en las zonas de reserva registré 101 individuos de siete especies, en las zonas de manejo capturé 227 individuos de seis especies. La especie que no capturé en estas zonas fue *H. desmarestianus*. Este dato se refleja en la similitud entre ambas condiciones de manejo, estimada a través del índice de Sorensen, que fue de 0.76. Entre las especies compartidas en las dos condiciones de manejo, existió una mayor abundancia de *O. phyllothis* y *Peromyscus leucopus* en las zonas de extracción forestal, mientras que en el caso de *P. yucatanicus*, *Oryzomys couesi*, *H. desmarestianus*, *Reithrodontomys gracilis* y *H. gaumeri* no hubo diferencias entre condiciones de manejo (Cuadro 1).

Con el escalamiento multidimensional detecté que se forman dos grupos, dependiendo del tipo de manejo (Fig. 1A). La definición de los grupos estuvo determinada por la mayor abundancia de los roedores pequeños en las zonas de extracción forestal ($T = -2.68$; $P = 0.03$). La asociación de los grupos con el tipo de manejo forestal se sustenta en el hecho de existen relaciones significativas entre la abundancia de algunas especies y variables indicativas del impacto antropogénico. Por ejemplo, el aumento en la abundancia de *O. philothis*, está correlacionada positivamente con el número de tocones y negativamente con la cobertura del dosel. Las dos especies de *Peromyscus* están correlacionadas con la densidad de arbustos, mientras que *H. gaumeri* está relacionado positivamente con la cobertura del dosel. *O. couesi* mostró una asociación con aquellos sitios perturbados por la extracción forestal, mientras que *Reithrodontomys* sp. sólo fue capturado en las zonas de reserva (Fig. 2A)

Mamíferos medianos y grandes

En cuanto a los mamíferos medianos y grandes, con un esfuerzo de 1140 trampas-arena-noche y 340 km/hombre y 140 trampas-cámara-noche, registré 192 individuos de 16 especies, diversidad equivalente al 80% de la fauna de mamíferos no voladores conocidos de la zona dentro de estas categorías de tamaño (Cuadro 2). De éstas, *Tapirus bairdii* tuvo sólo un registro y *Dasipus novemcinctus* fue el que mayor número de registros tuvo. De este total, registré 156 individuos de las 16 especies en las zonas de reserva, mientras que en las áreas de extracción forestal documenté la presencia de 36 individuos de solo 7 especies. La similitud entre condiciones de manejo, calculada a través del índice de Sorensen fue de 0.6, lo que indica que un poco más de la mitad de especies en este rango de tamaño son compartidas. En las zonas de reserva existieron un mayor número de registros de *A. paca*, *A. geoffroyi*, *D. novemcinctus*, *U. cinereoargenteus*, *O. virginianus* y *T. tajacu*. Las restantes 10 especies no tuvieron diferencias estadísticas en su número de observaciones. Sin embargo, en todos los casos hubo la tendencia a tener más registros en las zonas de reserva (Cuadro 2).

Entre estos mamíferos se conformaron dos grupos dependiendo del tipo de manejo. La definición de los grupos estuvo determinada por la mayor abundancia de mamíferos medianos y grandes en las zonas de reserva (Fig. 1B), y entre estos grupos existieron diferencias significativas ($T = -2.2$; $P = 0.02$). Los cambios en el número de registros observado en los MMG estuvieron determinados por las actividades asociadas a la extracción forestal y la cacería. El primer componente principal explicó el 47.6 % de la variación que tienen las especies. Este componente está fuertemente influenciado por la cobertura de dosel y el número de casquillos registrados por sitio, lo que sugiere que existe una interacción entre ambos tipos de actividades humanas. En general, todas las especies de MMG, presentaron una correlación positiva con la cobertura de dosel y

negativa con la densidad de lianas, número de tocones, parámetros asociados a la extracción forestal. De igual manera, mostraron una correlación negativa con el número de casquillos registrados y en general con actividades de cacería. Especies como *P. onca* y *T. bairdii* estuvieron fuertemente asociadas a una buena cobertura del dosel. (Fig. 2B).

Las dos especies de mamíferos pequeños que mostraron un aumento en sus abundancias en las zonas de extracción forestal mostraron una correlación negativa y significativa con el número de mamíferos carnívoros ($r^2 = 0.69$, $F = 9.2$; $P = 0.038$). Esto sugiere que en conjunto con los cambios estructurales en la vegetación, la pérdida de una porción de los depredadores naturales de los roedores tiene influencia en sus cambios en abundancia (Fig. 3). Dado que el ACP indicó que el impacto de las actividades humanas explica en conjunto alrededor del 68 % de la variación en el cambio de las abundancias de los roedores, el 32 % restante podría estar representado por la ausencia de los depredadores naturales, que al final también es resultado de las actividades humanas.

Discusión

Mis resultados indican que la extracción forestal y la pérdida de mamíferos depredadores tienen un efecto positivo sobre la abundancia de roedores, mientras que la extracción forestal en asociación con la cacería, presenta efectos negativos sobre los mamíferos medianos y grandes. Este patrón fue consistente en los tres ejidos forestales que analicé.

En el caso de los roedores pequeños los datos sugieren que el aumento en las abundancias de éstos, está asociado, por un lado, a un mayor número de tocones, lianas y rebrotes, elementos todos indicativos de perturbación humana asociada a la extracción

forestal. Es posible que estos cambios en la estructura de la vegetación impliquen condiciones ambientales relevantes a este tipo de mamíferos. Por ejemplo, se ha documentado que *O. phyllotis* realiza sus actividades de forrajeo y alcanza mayores abundancias en zonas con troncos caídos y un sotobosque denso (Lawlor 1982), características que son inherentes a la extracción forestal. En general, el aumento en la densidad de los roedores pequeños que documenté es consistente con la respuesta que tienen los roedores terrestres a la extracción forestal en otros sitios de los trópicos (Malcon y Ray 2000, Ochoa 2000, Fredericksen y Fredericksen 2002).

Una explicación complementaria, o al menos no excluyente al aumento en la densidad de los roedores pequeños, es la liberación (“ecological release”) de la presión de depredación por parte de mamíferos de talla mayor. En los ejidos forestales que analicé tuve un menor número de registros de MMG en las zonas de extracción forestal, lo que tuvo una relación directa con las mayores abundancias de roedores pequeños y puede significar una liberación ecológica de este grupo de mamíferos (Meserve *et al.* 1993, Terborgh 1992, Terborgh *et al.* 2000). En esta liberación ecológica actúan dos procesos. Por un lado los roedores pequeños no son objeto de caza, por lo que no disminuyen sus poblaciones por esta actividad. Por el otro, están siendo liberados de una porción de sus depredadores naturales (Meserve *et al.* 1993, Lopes y Ferrari 2000, Dirzo *et al.* 2007), lo que favorece el aumento en sus abundancias.

Contrario a este patrón, los roedores terrestres grandes (300 – 4000 g) que habitan la zona presentan un menor número de registros en las zonas sin actividad forestal. Estas especies son principalmente frugívoros, y son ampliamente cazados en la zona para su consumo (G. Gutiérrez-Granados, *observación personal*), lo que puede estar afectando directamente sus abundancias en la zona (Jorgenson 1998).

Así mismo, las cuatro especies de MMG herbívoros sólo fueron documentados en las zonas de reserva. Muchos de los árboles que se extraen en la zona son fuente de alimento de este grupo de mamíferos, y el hecho de que estos se extraigan significa una presión sobre la disponibilidad de alimento que puede afectar directamente las abundancias de los mamíferos herbívoros (Heydon y Bulloh 1997). Fragoso (1991) documentó un efecto positivo de la extracción forestal sobre *Tapirus bairdii*, asociado al aumento en las densidades de las plantas del sotobosque, lo que en general favorece a los mamíferos herbívoros generalistas. Sin embargo, mis datos indican que estos animales también están siendo afectados negativamente. Esto se puede deber a una interacción entre la perturbación provocada por las actividades forestales que provoca un cambio en la composición del componente arbóreo de la selva (Laidlaw 2000), y la cacería, que afecta por igual a las cuatro especies de mamíferos herbívoros (Fragoso 1991, Peres 2001).

A *P. onca* sólo la registré en las áreas de reserva. Sin embargo, existen numerosos reportes sobre la depredación que los jaguares realizan sobre el ganado, razón por la cual son cazados en la zona. Aunado a esto, mis datos sugieren que esta especie tiene una fuerte asociación a los sitios con un dosel cerrado (reservas). De esta manera, tanto la cacería como las actividades de extracción de madera estarían promoviendo la ausencia de esta especie con las consecuencias ecológicas que esto conlleva, y que se pueden traducir en efectos en cascada a lo largo de la cadena trófica (Terborgh 1982).

Las dos especies de monos existentes en la región (*A. pigra* y *A. geoffroyi*) las registré solamente en las zonas de reserva. Tradicionalmente, este ha sido el grupo de mamíferos sobre el que más se ha documentado el impacto de la extracción forestal. En la zona no se realiza cacería de ninguna de éstas dos especies (Jorgensen 1998, Capítulo

6), por lo que se puede pensar que la extracción forestal, y las actividades asociadas, tiene efectos directos sobre este grupo. Dado que se extraen los árboles más grandes de la selva, los efectos pueden ser derivados de la extracción de árboles que proporcionan alimento (Johns 1986, 1988), o cuya ausencia afecta el tránsito de los monos entre sitios donde se crean claros en la selva, y en algunos casos afecta el comportamiento de forrajeo (Johns 1986). Las consecuencias ecológicas de la pérdida de estos dispersores no se han cuantificado en la zona, sin embargo, se ha documentado que tienen un papel importante como promotores de la diversidad arbórea en los trópicos (Chapman y Chapman 1995, Gutiérrez-Granados y Dirzo en prensa).

La tendencia a tener menos registros de los MMG en las zonas de extracción de madera y los registros obtenidos sobre la cacería, indican la existencia de un sinergismo entre la construcción de caminos que la mantienen, y la entrada de cazadores a las zonas más profundas de la selva. Incluso reservas como la de Naranjal Poniente con rastros de cacería y varios caminos muestra el efecto del acceso humano sobre los mamíferos, al igual que en otras regiones tropicales (Ganzhorn *et al.* 1990, Lopes y Ferrari 2000, Peres y Lake 2002). Para poder discernir el peso relativo de las dos actividades es necesario realizar una evaluación por cada una de las especies de mamífero. No obstante esto, mis datos indican la existencia de una depauperación de la mastofauna la cual (ver Capítulo 3) puede tener serias consecuencias, en el corto plazo, sobre la dinámica del sotobosque de la selva.

Si bien la extracción de madera se realiza por rodales, algunos de los cuales no tienen actividad forestal por años, el impacto de la actividad humana puede alejar a mamíferos altamente sensibles como *P. onca* y *T. bairdii* (Crooks 2002, Fragoso 1991), hacia las zonas más remotas de la selva. Aunado a esto, los caminos forestales persisten a través del tiempo y con esto el acceso a la selva, manteniendo así la cacería. Esto en

conjunto puede afectar directamente la capacidad de repoblación de las zonas afectadas (Peres y Lake 2002).

Implicaciones para la conservación y diversidad de las selvas

Las tendencias observadas por los mamíferos indican que existe una alteración diferencial en la comunidad de mamíferos dentro de las zonas de extracción forestal. Esto puede traer consigo no sólo la consecuente pérdida de especies animales, sino también una pérdida en la diversidad vegetal, como se ha documentado en otras partes del trópico donde se han dado eventos de defaunación (Dirzo y Miranda 1991, Wright *et al.* 2000, Wright y Duber 2001). Además, y con efectos aun más profundos se da la pérdida y/o alteración de los procesos que permiten la coexistencia de las diferentes especies de plantas en las selvas tropicales (Wright 2003).

Los cambios diferenciales en la fauna podrían tener un efecto directo en la dispersión y depredación de semillas (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998, Wright *et al.* 2000, Wright y Duber 2001), así como en la mortalidad de plántulas y brinzales a través de procesos como la herbivoría y el pisoteo (Roldan y Simonetti 2001, Uusimaa 2004). En ausencia de estos procesos, los efectos densodependientes que favorecen la coexistencia de especies vegetales en la selva disminuirían (Janzen 1970), lo que en potencia provocará el establecimiento de acumulaciones monoespecíficas de plántulas, alterando, al menos en el corto plazo, la diversidad del sotobosque (Dirzo y Miranda 1991, Chapman y Chapman 1995, Dirzo *et al.* 2007).

Aun y cuando se han propuesto diversos mecanismos que promueven la diversidad en las selvas tropicales sin considerar la participación de factores bióticos como la fauna (Terborgh *et al.* 2001, Wright 2002), la idea de que los vertebrados en general, y los mamíferos, en particular, juegan un papel importante al interactuar con las

plantas es recurrente (Terborgh *et al.* 2001, Wright 2002, Wright 2003). La intensidad y calidad de estas interacciones parece no estar completamente estimada (Wright 2003), sin embargo es evidente la necesidad de la conservación de los vertebrados y profundizar en el estudio de su relación con las plantas de interés comercial, en las selvas bajo manejo (*v. gr.* forestal), como un medio para asegurar la sustentabilidad de los recursos que estas proveen.

Literatura Citada

- Chapman, C. A. y Chapman, L. J. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9:675-678.
- Chiarello, A. G. 2000. Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology* 14:1649-1657.
- Crooks, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16:488-502.
- Cuarón, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* 14:1676-1692.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, pp 273-287. En P. W. Price, T. W. Lewinsohn, W. M. Benson, y G. W. Fernandes (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*,. John Wiley y Sons, New York.
- Dirzo, R., Mendoza, E. y Ortiz, P. 2007. Effects of differential mammalian defaunation on seed predation patterns in a Mexican rain forest. *Biotropica* 39:355-362.
- Fragoso, J. M. 1991. The effect of selective logging on Baird's tapir, pp 295-305. En A. M. Mares y D. J. Schmidly (eds). *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*. University of Oklahoma Press. Oklahoma.
- Fragoso, J. M. 1991. The effect of hunting on tapirs in Belize, pp. 154-162. En J. G. Robinson y K. H. Redford (eds). *Neotropical Wildlife use and conservation*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Fredericksen, N. J. y Fredericksen, T. S. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* 11:27-38.
- Ganzhorn, J. U., Ganzhorn, A. W., Abraham, J-P., Andriamanarivo, L. y Ramananjatovo, A. 1990. The impact of selective logging on forest structure and tenrec populations in western Madagascar. *Oecologia* 84:126-133.
- Gutiérrez-Granados G. y Dirzo, R. en prensa. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology*.
- Heydon, M. J. y Bulloh, P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 34:484-496.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Johns, A. D. 1986. Effects of selective logging on the behavioral ecology of west Malaysian primates. *Ecology* 67:684-694.
- Johns, A. D. 1992. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20:31-37.
- Jorgenson, J. P. 1998. The impact of hunting on wildlife in the Maya forest of Mexico, pp 179-193. En: R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galletti y I. Ponciano (eds). *Timber, Tourist, and Temples*. Island Press. Washington D. C.
- Laurence, W. F. y Laurence, S. G. W. 1996. Responses of five arboreal marsupials to recent selective logging in tropical Australia. *Biotropica* 28:310-322.
- Lawlor, T. E. 1982. *Ototylomys phyllotis*. *Mammalian Species* 181:1-3.

- Lopes, M. A. y Ferreari, S. F. 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14:1658-1665.
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Mendoza E. y Dirzo R. 2007. Does interspecific seed-size variation determine differential predation by mammals? An experimental test in a Neotropical rain forest. *Oikos* 116: 1841-1852.
- Meserve P. L., Gutiérrez, J. R. y Jaksic, F. M. 1993. effects of vertebrate predation on a caviomorph rodent, the degu (*Octodon degus*), in a semiarid thorn scrub community in Chile. *Oecologia* 94:153-158.
- Panfil, S. N. y R. E., Gullison. 1998. Short term impacts of experimental timber harvest intensity on forest structure and composition in the Chimanes forest, Bolivia. *Forest Ecology and Management*, 102, 235-243.
- Peres, C. A. y Lake, I. R. 2003. Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: Accessibility to game vertebrates by hunters in the amazon basin. *Conservation Biology* 17:521-535.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1505.
- Roldán, A. I. y Simonetti, J. A. 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forest with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15: 617-623.
- Sánchez-Cordero, V. y Martínez-Gallardo, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 139-151.
- ter Steege, H., Welch, I. and y Roderick, Z. 2002. Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. *Forest Ecology and Management*, 170, 127-144.
- Terborgh, J. Pitman, N., Silman, M., Schichter, H. y Núñez, P. 2001. Maintenance of tree diversity in tropical forests, pp 1-18. En D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (eds). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing. New York.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R. Adler, G., Lambert, T. D. y Balbas L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- Uusimaa, H. 2004. Consequences of defaunation: Variation in the intensity of trampling in the understory of two Mexican rain forests of contrasting conservation. Master degree thesis, University of Helsinki, Finlandia.
- Villela, D. M., Nascimento, M. T., Aragão, L. E. O. C. y, Gama, D. M. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 33, 506-516.
- Wright, J. S. y Duber, H. C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyracea* with implications for tropical diversity. *Biotropica* 33:583-595.
- Wright, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14.

- Wright, J. S. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.
- Wright, J. S., Zeballos, H. Domínguez, I., Gallardo, M. M., Moreno, M. C. y Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14:227-239.
- Zimmerman, G. M., Goetz, H. y Mielke, P. W. 1985. Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *Ecology* 66: 606-611.

Cuadro 1

Cuadro 1. Abundancia de roedores pequeños por condición de manejo en tres ejidos forestales de la zona maya

Especie	Clave	Extracción (± DE)	Reserva (± DE)	<i>P</i>
<i>Ototilomys philothis</i>	Otph	3.75 (1.54)	0.67 (0.85)	0.001
<i>Peromyscus leucopus</i>	Pele	0.62 (0.31)	0.36 (0.22)	0.01
<i>Peromyscus yucatanicus</i>	Peyu	0.83 (0.62)	0.75 (0.23)	0.79
<i>Oryzomys couesi</i>	Orco	0.24 (0.04)	0.06 (0.03)	0.08
<i>Heteromys gaumeri</i>	Hega	0.48 (0.28)	0.64 (0.42)	0.71
<i>Reithrodontomys gracilis</i>	Regr	0.04 (0.07)	0.09 (0.06)	0.68
<i>Heteromys desmarestianus</i>	Hede	0.07 (0.04)	0.03 (0.02)	0.36
Total		6.03 (1.18)	2.60 (1.64)	0.008

Cuadro 2.

Cuadro 2. Abundancia relativa de mamíferos medianos y grandes por condición de manejo en tres ejidos forestales de la zona Maya.

Especie	Clave	Extracción	Reserva	<i>P</i>
<i>Agouti paca</i>	Agpa	1.3 (1.5)	7.1 (1.7)	0.01
<i>Dasyprocta punctata</i>	Dapu	1.8 (1.1)	2.4(1.1)	0.07
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	Dano	0.8 (0.6)	5.5 (2.6)	0.01
<i>Didelphis virginiana</i>	Divi	0.5 (0.3)	0.6 (0.6)	0.56
<i>Potos flavus</i>	Pofl	0 (0)	0.8 (0.4)	0.07
<i>Nasua narica</i>	Nana	1.5 (0.7)	2.5 (1.7)	0.12
<i>Ateles geoffroyi</i>	Atge	0 (0)	1.2 (0.7)	0.04
<i>Alouatta pigra</i>	Alpi	0 (0)	0.8 (0.3)	0.06
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Urci	0.2 (0.1)	1.6 (0.6)	0.04
<i>Herpailurus yaguarondi</i>	Heya	0.8 (0.3)	1.3 (0.6)	0.06
<i>Conepatus sp</i>	Cosp	0.1 (0.4)	0.5 (1.2)	0.48
<i>Mazama americana</i>	Maam	0 (0)	0.4 (0.1)	0.37
<i>Odocoileus virginianus</i>	Odvi	0 (0)	2.3 (0.8)	0.02
<i>Tayassu tajacu</i>	Tata	0 (0)	1.6 (0.4)	0.04
<i>Panthera onca</i>	Paon	0 (0)	0.3 (0.3)	0.24
<i>Tapirus bairdii</i>	Taba	0 (0)	0.8 (0.1)	0.13
Total		2 (0.8)	8.6 (1.8)	0.0001

Figura 1

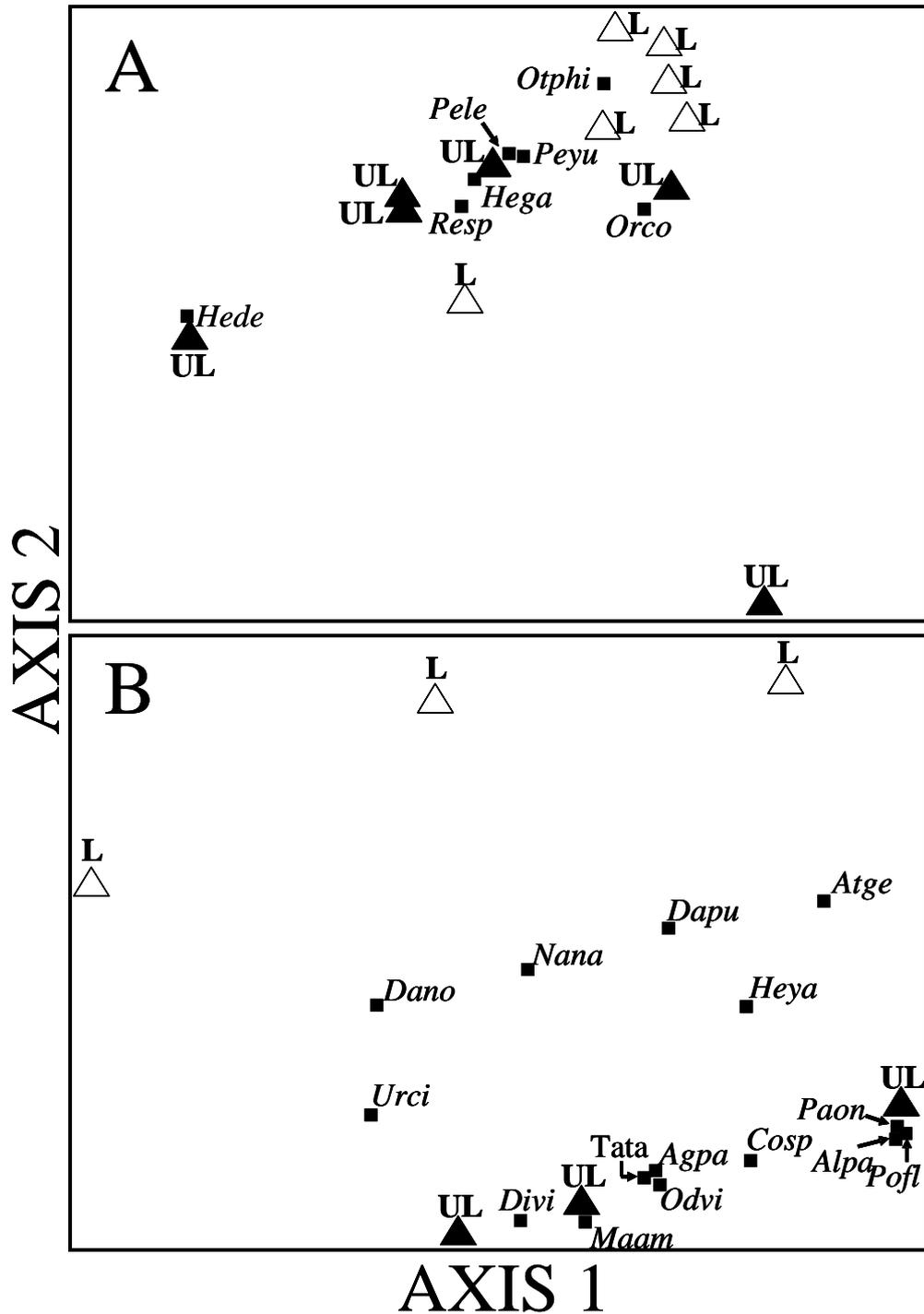


Figura 1. Ordenación de las áreas de estudio de acuerdo con la abundancia relativa de roedores pequeños (A) y mamíferos medianos y grandes (B) en tres ejidos forestales de la zona Maya para las dos condiciones de manejo (UL = reserva y L = extracción forestal). Los sitios están representados por triángulos. Las especies están identificadas por cuadros, las claves usadas son las mismas que en el cuadro 1 y 2.

Figura 2

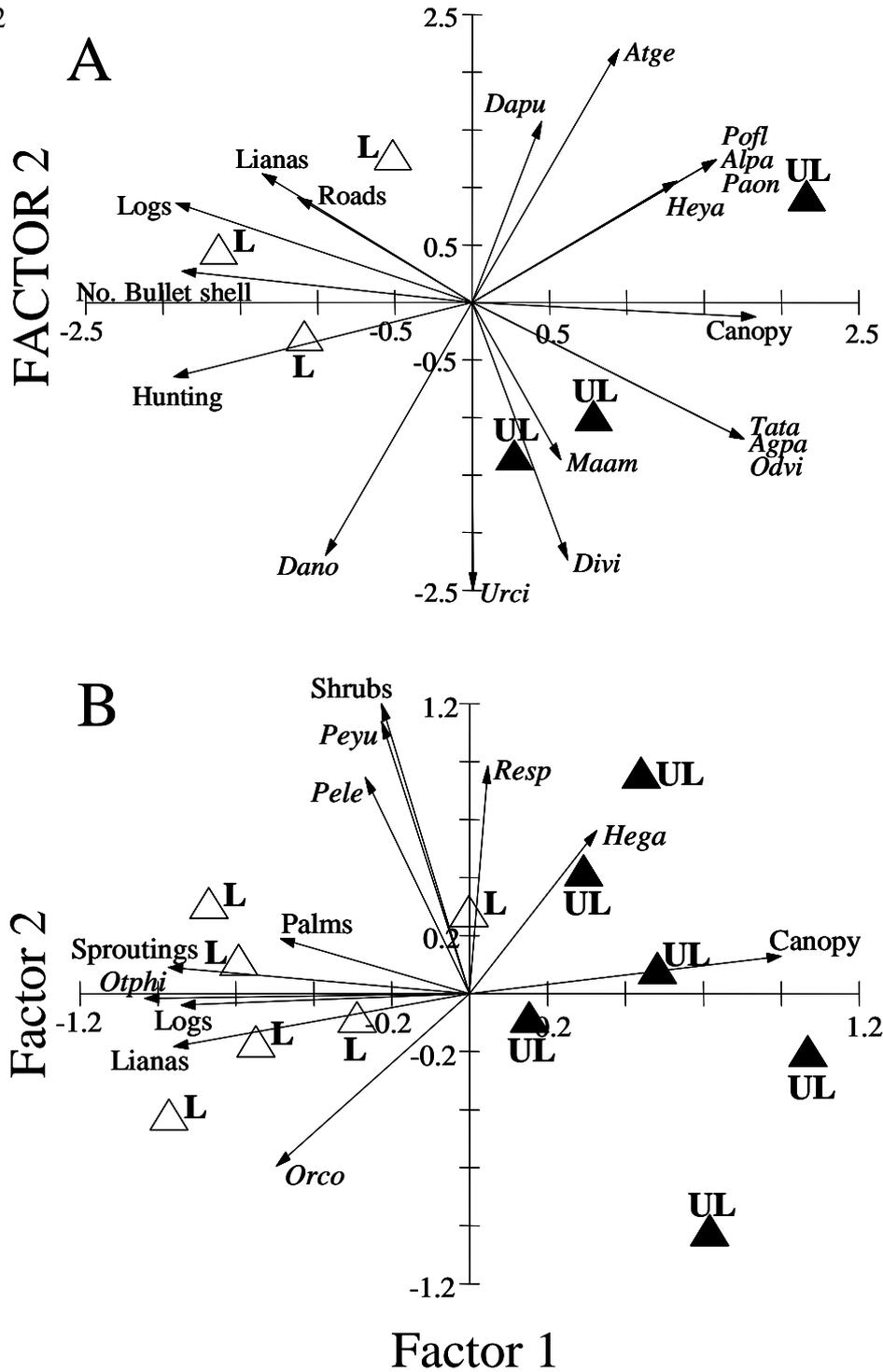


Figura 2. Comportamiento de las especies de roedores (A) y mamíferos medianos y grandes (B) en función de diferentes características estructurales de la selva en tres ejidos forestales de la zona Maya para las dos condiciones de manejo (UL = reserva y L = extracción forestal). Las claves de las especies usadas son las mismas que en el cuadro 1 y 2. El eje 1 explica el 48.1 % de la variación de los datos y el 2 explica el 28.1 %.

Figura 3

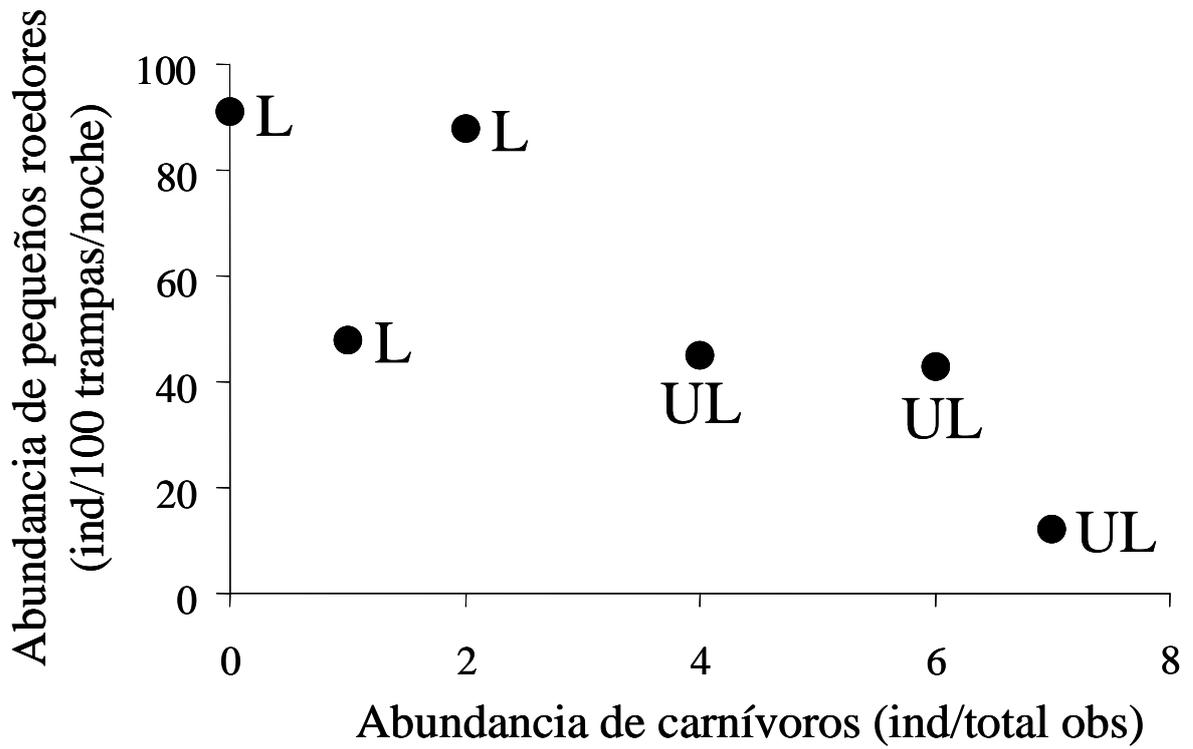


Figura 3. Relación entre el número de individuos de roedores pequeños y mamíferos carnívoros medianos y grandes registrados en las zonas de reserva (UL) y de extracción forestal (L) en tres ejidos forestales de la Zona Maya.

Capítulo V

Cambios en la interacción planta- mamífero en una selva con extracción de madera: implicaciones para la conservación y el manejo forestal

Introducción

Las selvas tropicales presentan una plétora de interacciones entre animales y plantas. Entre estas interacciones, aquellas establecidas entre plantas y mamíferos terrestres, como el herbivorismo y la dispersión y depredación de semillas, son clave en el mantenimiento de la diversidad arbórea y funciones ecológicas de las selvas (Janzen 1971, Howe 1990, DeMattia *et al.* 2004). Sin embargo, estas interacciones son sensibles a los cambios provocados por las actividades humanas, lo que en potencia podría alterar la estructura y composición florística de las selvas (Wright *et al.* 2000, Wright 2003). El posible efecto de tales perturbaciones antropogénicas se ha documentado en algunas especies como la palma del género *Attalea*, la cual presenta cambios en su dispersión, supervivencia y reclutamiento como respuesta a la cacería intensa que se ha realizado en la zona del canal de Panamá (Wright y Duber 2001).

Una actividad económica común en los trópicos es la extracción forestal (Alavalapati y Zarin 2004). En un sistema de extracción tradicional se daña alrededor del 30 – 70 % de la cobertura forestal (Johns *et al.* 1996). Esto provoca cambios en la estructura y composición de la vegetación y en el microclima (Webb 1997, Hall *et al.* 2003, Makana y Tomas 2005). Esta serie de cambios influye directamente en la comunidad de mamíferos pequeños (< 170 g), provocando principalmente un aumento en las densidades de especies de roedores terrestres y una incorporación de especies de roedores oportunistas (Malcolm y Ray 2000, Ochoa 2000). Por otro lado se ha documentado que existe en general una disminución en las densidades de mamíferos medianos y grandes herbívoros como respuesta a cambios en la fuente principal de alimento (*v. gr.*, Heydon y Bulloh 1997) y la cacería que se ve incentivada por el aumento de caminos que facilitan el acceso a zonas remotas de la selva (Peres 2001).

Debido a estos efectos diferenciales sobre la fauna, se puede esperar que la extracción forestal, al afectar positivamente a los roedores, los procesos en los que intervienen como es la remoción de semillas pequeñas, van a aumentar en estas zonas, mientras que las semillas de tamaño grande van a ser más removidas en zonas donde los mamíferos herbívoros medianos y grandes mantengan poblaciones sanas (DeMatia *et al.* 2004). Las razones para argumentar este consumo diferencial de semillas han sido discutidas y documentadas experimentalmente por Dirzo *et al.* (2007) y se podrían resumir en dos puntos básicos 1) Con base en la teoría del forrajeo óptimo se puede predecir que los mamíferos de talla mediana y grande van a preferir consumir aquellas semillas que en términos netos les ofrezcan una mayor cantidad de alimento (Charnov 1976). Sin embargo, los roedores, aún y cuando tienen las mismas posibilidades de encontrar semillas grandes, serán menos capaces de lidiar con los mecanismos de defensa que éstas presentan (Dirzo *et al.* 2007). 2) Las semillas de tamaño grande (> 1 cm) son más difíciles de manipular por los roedores pequeños (Mendoza 2005), por lo tanto van a evitar invertir tiempo en removerlas, ya que esto significa estar más expuestos a sus depredadores. De igual manera, en las zonas de reserva se puede esperar que la herbivoría por mamíferos sea mayor, al igual que el daño mecánico que éstos ocasionen sobre las plántulas debido a que estarían en mayores densidades en zonas donde no hay manejo forestal. En general existen pocos trabajos que analicen los efectos de la extracción forestal sobre la comunidad completa de mamíferos terrestres y sobre las interacciones planta-mamífero, limitándose a documentar sólo alguno de los componentes como la remoción de semillas (Guariguata *et al.* 1999, Lambert *et al.* 2005). Con la información anterior como antecedente es posible predecir que en las zonas con extracción de madera la remoción de semillas de talla grande (> 1 cm) y la herbivoría por vertebrados van a presentar una menor intensidad en comparación con la

que se presenta en zonas de reserva. En específico, en este trabajo evalué los efectos de la extracción forestal sobre 1) la remoción en condiciones experimentales de semillas con tamaños contrastantes, 2) la intensidad del daño físico sobre plántulas artificiales y 3) la frecuencia de herbivoría por mamíferos.

Métodos

Sitio de estudio

El trabajo fue realizado en el municipio de Carrillo Puerto (88°00' - 88°20' W y 19°00' - 20°00' N), Quintana Roo en la región conocida como Zona Maya. En esta zona el clima es húmedo con una precipitación promedio de 1200 mm, concentrados principalmente en el verano (Junio – Octubre). La vegetación dominante es la selva mediana sub-perenifolia con parches de selva baja caducifolia.

En este sitio existe un programa de extracción forestal el cual ha sido considerado “ecológicamente amigable” (Bray *et al.* 2003). El sistema de extracción se realiza a través de rodales con una rotación de 25 años y un turno de 75 años. En algunos ejidos (zonas con propiedad común) se han seleccionado áreas de reserva, en donde no se ha realizado extracción forestal al menos en los últimos 30 años. En estas áreas existen árboles de caoba (*Sweitenia macrophilla*) de hasta 75 cm de diámetro a la altura del pecho (G. Gutiérrez-Granados, observación personal). Aprovechando esta condición, seleccioné para el estudio dos ejidos con los dos tipos de manejo: Señor y Naranjal Poniente. En éstos establecí dos áreas de muestreo (réplicas) separadas entre si por al menos un kilómetro. Los experimentos los realicé en el rodal trabajado en 1996 y las reservas.

Remoción de semillas

Para cuantificar la remoción de semillas en cada una de las dos condiciones de manejo coloqué parcelas experimentales (*ca.* 1.5 x 1 m) en tres tratamientos. El primer

tratamiento consistió en rodear la parcela con malla para gallinero (1 cm de luz y 90 cm de altura), dejando en la base de la malla seis aperturas de 10 x 10 cm. Este tratamiento sirvió para evaluar el efecto de los roedores pequeños aislando a los mamíferos medianos y grandes (MMG). El segundo tratamiento fue un control abierto el cual permitió el acceso tanto a mamíferos pequeños como grandes (CA). El tercer tratamiento fue un control cerrado el cual permitió tener un testigo contra el cual contrastar la remoción bajo el supuesto de una total exclusión de mamíferos terrestres (CC). Para este experimento utilicé ocho especies que se distribuyen naturalmente en la zona de estudio y una especie introducida y cultivada en la zona, *Persea americana*. Esta especie la utilicé para tener una especie con semilla de tamaño grande (promedio 3.8 cm) de la familia Lauraceae. Las especies están agrupadas en cinco familias taxonómicas. Los tamaños de las semillas entre especies variaron entre 5 – 70 mm (Cuadro 1). Las semillas de las especies con distribución natural en la zona fueron colectadas directamente de los árboles. En el caso de *P. americana* las semillas fueron adquiridas en el mercado local. Antes de colocar las semillas en los experimentos, inspeccioné cada semilla para asegurarme que no presentaran daño aparente por insectos u hongos. Una vez que hice esta selección las semillas las puse en agua con el fin de determinar su viabilidad. Con este método separé todas aquellas semillas que flotaran, ya que se considera que al no desarrollar por completo el embrión la densidad específica de éstas es menor que aquellas que son viables, y por lo tanto flotan. Este supuesto lo verifiqué con algunas semillas.

Daño mecánico sobre plántulas artificiales

El daño mecánico sobre plántulas lo estimé a través del uso de plantas modelo hechas de de alambre. Estos modelos consistieron simplemente en un alambre erecto de ca.70 cm, los cuales enterré aproximadamente 20 cm. En este experimento coloqué grupos de

25 plántulas artificiales de 50 cm de altura en parcelas con dos tratamientos similares al control abierto y cerrado que utilicé en los experimentos de remoción de semillas. Los censos los realicé cada 30 días, registrando el número de “plántulas” dobladas, considerando tres categorías. 1) Supervivientes, aquellas plántulas que presentaran un ángulo $> 45^\circ$ con respecto del suelo. 2) Con daño animal: en esta categoría entraron todas aquellas plántulas dobladas con un ángulo $< 45^\circ$ y sin evidencia de haber sido dañadas por algún componente no animal de la selva (v. gr. ramas, lianas) y 3) Daño no animal, que se refiere a las plántulas con un grado de daño similar a la categoría 2, pero con clara evidencia de que éste fue causado por ramas, o la caída de algún otro elemento vegetal.

Herbivoría

Para estimar la magnitud de la herbivoría por mamíferos, utilicé los 10 transectos por sitio que previamente establecí para el muestreo de la vegetación (ver Capítulo 2 para más detalles). En cada transecto registré la presencia de herbivoría por mamíferos en todos los individuos que tuvieran una altura mayor a 30 cm y menor a 150 cm.

Consideré sólo aquellas plantas que presentaran de manera clara evidencias de haber sido consumidas por mamíferos, como son pecíolos y/o tallos aplastados por la acción del ramoneo (Fig. 1). Realicé un muestreo en secas y otro en lluvias.

Análisis estadísticos

Con el fin de conocer si existieron diferencias en la supervivencia de semillas a través del tiempo, utilicé el modelo *logrank*, el cual es un método no paramétrico que permite hacer comparaciones entre diferentes curvas de supervivencia (Clark *et al.* 2003). De esta manera contrasté la supervivencia de cada una de las especies de semillas (por separado) en cada condición de manejo y la respuesta a los tratamientos experimentales.

Utilicé el mismo análisis para comparar las curvas de supervivencia de las plántulas artificiales bajo las dos condiciones de manejo.

En el caso de la herbivoría por mamíferos registré pocos datos, por lo que los agrupé para los tres ejidos por cada condición de manejo. Asimismo, debido a que no hubo diferencias estadísticas entre temporadas ($U = 1.44$; $P = 0.22$), los datos de secas y lluvias los analicé agrupados. Aún así, los supuestos para utilizar estadística paramétrica no se cumplieron por lo que decidí utilizar el equivalente no paramétrico de una t pareada, la prueba de rangos de Wilcoxon, para contrastar las zonas de reserva y extracción forestal.

Con el fin de determinar si existe alguna relación entre los procesos ecológicos evaluados y la abundancia de los mamíferos terrestres, realicé un análisis de componentes principales (ACP) en el cual utilicé como variables el número final de semillas remanentes, el daño físico sobre “plántulas”, herbivoría y la abundancia relativa de los mamíferos pequeños, medianos y grandes (para detalles ver capítulo 4).

Resultados

En general existieron tasas contrastantes de remoción de semillas entre las dos condiciones de manejo, los tratamientos experimentales y las especies (Cuadro 2). *N. salicifolia* mostró el mismo patrón de supervivencia en las dos condiciones de manejo. En la zona de extracción forestal el número de semillas remanentes en el CA fue del 30.8 % y en MMG fue del 28.3 %. La remoción en la zona de reserva fue del 33.3% en el CA y del 32.5 en el MMG. En ambas condiciones de manejo el CC presentó una remoción mínima (2 – 5 %), y en el mismo sentido entre tratamientos. En cuanto a *B. bucidaefolia*, las semillas de esta especie fueron más removidas en las zonas de extracción forestal que en las reservas. Los tratamientos de exclusión indican que en las primeras áreas, la permanencia de semillas fue de 12.3 % en el CA y de 10 % en el

MMG, mientras que en las reservas existió una mayor permanencia de semillas, tanto en el CA (51.3 %) como en el MMG (48.3 %). En este caso el contraste entre CC y los otros dos tratamientos es mayor en las zonas de extracción que en las reservas. (Figs. 2a, b). Esto sugiere que la remoción de estas dos especies de semillas es realizada principalmente por roedores pequeños y que es más intensa en las zonas de extracción forestal.

Tres especies de semilla tuvieron un tamaño mayor a 1 cm y menor a 2 cm. De éstas, *S. purpurea* mostró una supervivencia del 79.5 % en el CA y del 79.1 en el MMG en las zonas de extracción forestal. En las zonas de reserva la supervivencia en general fue menor siendo del 66.2 % en el CA y del 68.3 % en el MMG, el contraste con el CC siguió el mismo comportamiento en ambas condiciones de manejo (Fig. 2c). En el caso de *M. zapota* la supervivencia fue mayor en las zonas de extracción forestal que en las áreas de reserva. En esta especie el porcentaje de semillas remanentes fue similar entre los tratamientos de exclusión CA y MMG (60.5 % 70 %, respectivamente), mientras que en la zona de reserva existió una clara diferencia entre tratamientos de exclusión: 5.5 % en CA y 53.3 % en MMG. En esta especie el contraste entre el CC y el CA fue mayor en las zonas de reserva que en las de extracción forestal. Esto sugiere que esta especie es principalmente removida por mamíferos medianos y grandes en estas áreas (Fig. 2d). Otra especie analizada fue *B. alicastrum*. En ésta existió una mayor supervivencia de semillas en las zonas de reserva que en las de extracción de madera. En esta especie registré una menor permanencia de semillas en ambos CA, con 4.5 % y 27.5 % en la zona de extracción forestal y de reserva, respectivamente. En el caso del tratamiento MMG la permanencia de semillas fue 9.1 % en la zona de extracción y del 51.2 % en la de reserva. En las zonas de reserva el contraste fue menor entre CC y

CA/MMG que en las zonas de extracción, lo que sugiere una mayor remoción de semillas por roedores pequeños en estas áreas (Fig. 2e).

Cuatro de las especies que utilicé en los experimentos tuvieron un tamaño mayor a 2 cm. De éstas, *S. mombin* tuvo diferencias entre ambas condiciones de manejo. En la zona de extracción forestal la permanencia de semillas fue del 60 % en CA y del 98.8 en MMG. En las zonas de reserva en CA las semillas remanentes fueron del 30 % y en MMG fue del 93.3 %. El contraste entre CA y CC fue mayor en las reservas que en las áreas de extracción, mientras que entre CC y MMG fue mínima en ambas condiciones de manejo, lo que indica una remoción más intensa en las reservas, y que esta es realizada por principalmente por mamíferos medianos y/o grandes (Fig. 2f).

En el caso de *P. campechiana* no hubo diferencias entre la supervivencia de semillas en ambas condiciones de manejo, sin embargo, en las zonas de reserva las semillas de esta especie presentaron sólo un 5.2 % de supervivencia en CA y un 72.91 en MMG, ésto, en conjunto con el alto contraste que hay entre ambos tratamientos y CC en estas áreas, indica que esta especie es removida principalmente por mamíferos medianos y/o grandes (Fig. 2g). En *P. americana*, un 95.2 % de las semillas expuestas en CA en las zonas de reserva sobrevivió mientras que en las zonas de manejo forestal la supervivencia fue del 98.8 %. Documenté un patrón similar en la supervivencia de semillas de *P. sapota*, especie en la cual no hubo diferencias en la supervivencia de semillas entre las dos condiciones de manejo, pero en las zonas de reserva existió un menor número de semillas remanentes en CA (84.7 %). En ambas especies las diferencias con CC mantuvieron el mismo patrón, lo que sugiere que fueron los mamíferos medianos y/o grandes los que removieron las semillas de estas dos especies (Figs. 2h, i).

La supervivencia de las plántulas artificiales a lo largo de los tres meses que duró esta parte del estudio fue mayor en las zonas de reserva que en aquellas donde se realiza extracción de madera (log-rank $\chi^2 = 24.7$ gl = 1; $P = 0.001$). Este daño fue principalmente ocasionado por agentes de origen animal ($\chi^2 = 36.8$, gl 1; $P = 0.001$), siendo el patrón más marcado en las reservas que en las zonas de extracción forestal donde alrededor del 40% del total de “plántulas” fueron dañadas por caída de ramas y lianas (Fig. 2).

En cuanto a la herbivoría, los registros de individuos con evidencia de este tipo de daño realizado por mamíferos son extremadamente bajos. En las zonas de extracción forestal, de 1812 individuos censados tan sólo el 0.7 % mostró evidencia de consumo foliar, mientras que en las áreas de reserva un mayor número de individuos (1.8 %) presentaron evidencias de este tipo de daño. No obstante, las diferencias son estadísticamente significativas ($\chi^2 = 4.06$; $P = 0.04$).

Los patrones en la remoción de semillas, daño mecánico sobre plántulas y herbivoría en brinzales reflejan el efecto diferencial que tiene la extracción forestal sobre los mamíferos terrestres dependiendo de la talla de éstos. Al conjuntar todos los resultados en el ACP se observa este patrón claramente (Fig. 4). El componente principal 1 (64% de la varianza) mostró la tendencia hacia una mayor remoción de semillas de tamaño pequeño (< 1cm) en las zonas de extracción forestal, sitios donde hay una mayor abundancia de roedores pequeños (ver capítulo 4). Por otro lado donde la abundancia de mamíferos medianos y grandes es mayor la remoción de semillas de tamaño > 1 cm. De igual manera, en estas áreas de reserva fue donde se presentó con mayor frecuencia la herbivoría por vertebrados y el daño mecánico a las plántulas artificiales (componente principal 2; 17.2 %).

Discusión

Los datos demuestran un patrón claro: existen cambios en la remoción de semillas, daño mecánico sobre plántulas y herbivoría en las zonas de extracción forestal con respecto de las zonas de reserva. Estos cambios están asociados a una variación en la composición de los mamíferos terrestres (capítulo 4). En el caso de la remoción de semillas, existe la tendencia a que las semillas con tamaño menor a 1 cm sean altamente consumidas en las zonas de extracción forestal, mientras que las semillas mayores a 2 cm, presentan una alta permanencia en estos sitios. Estos cambios en la tasa de remoción de semillas tienen implicaciones profundas en la dinámica de la selva, debido a un posible cambio en las oportunidades de reclutamiento, las cuales serán mayores para las especies con semillas de tamaño grande y baja para las de tamaño pequeño, afectando directamente la regeneración de la selva, como se ha reportado en otras zonas de los neotropicos (Forget y Milleron 1991, Adler y Kestell 1998, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998) y como documenté esta ocurriendo con la vegetación del sotobosque de los sitios de los ejidos que analicé (Capítulo 3).

Si bien la variación en la remoción de semillas puede deberse a diversos factores inherentes a cada una de las especies, como pueden ser la calidad nutricional de las semillas y la presencia de defensas en éstas, abundancia o tipo de hábitat a donde son dispersadas para posteriormente ser removidas (Janzen 1969, Willson y Whelan 1990, Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1993, Briones *et al.* 2006), algunos factores de origen humano también tienen influencia en la dinámica de la remoción de semillas. Actividades directas como la cacería o indirectas como la fragmentación del hábitat tienen influencia directa en las interacciones que establecen los mamíferos y las plantas (Wright 2003). En el caso de este trabajo, las actividades humanas asociadas a la extracción forestal parecen estar explicando la variación en la remoción de semillas.

Sin embargo, en otras partes del neotrópico se han documentado resultados contradictorios. Por ejemplo, Lambert y sus colaboradores (2005) registraron, en Brasil, que en algunas zonas con extracción de caoba, la remoción de semillas de caoba y cacahuates frescos no presentaba diferencias con zonas donde no se da este manejo, mientras que en otros sitios las tendencias en la remoción fueron similares a las que registré en la Zona Maya. Asimismo, Guariguata y sus colaboradores (2000) documentaron que en zonas con alta fragmentación y extracción de madera, las semillas de *Carapa nicaraguensis* y *Lecythis ampla*, que son principalmente removidas por roedores grandes (> 1 kg) permanecieron intactas. Esta serie de datos sugieren que la remoción de semillas es un proceso altamente variable y que va a depender de la especie a remover (tamaño e historia natural), del removedor, del sistema natural donde se realice el proceso y del grado de perturbación que éste presente.

El destino de las semillas después de ser removidas no puede ser definido a partir de mi diseño experimental (Vander Wall *et al.* 2005). Sin embargo, en el caso de las especies con semillas de tamaño grande como son *P. sapota* y *P. americana*, se puede inferir que son depredadas por mamíferos grandes como son *Tayassu tajacu*, *Tapirus bairdii*, *Mazama americana* y *Odocoileus virginiana*. Especies como *P. campechiana* y *M. zapota* pueden estar siendo dispersadas de manera secundaria por roedores grandes como *Agouti paca* y *Dasyprocta punctata* o depredadas por roedores pequeños, como ocurre en la zona de la Selva Lacandona (Mendoza 2007). En el caso de las especies con semillas pequeñas (*B. buciadaefolia* y *N. salicifolia*) en general se pude inferir que son principalmente dispersadas por roedores pequeños como *Heteromys gaumeri*. Sin embargo, el hecho de que las semillas sean transportadas a las madrigueras disminuye considerablemente las probabilidades de germinación (DeMatia *et al.* 2004). Los mamíferos de talla mayor pueden dispersar también semillas de este

tamaño, sin embargo, esto ocurre cuando consumen el fruto y posteriormente defecan las semillas (Bodmer 1991, Fragoso *et al.* 2003) y no por un forrajeo en busca de semillas de estos tamaños (Dirzo *et al.* 2007).

Las zonas de reserva tienen un mayor número de especies de mamíferos herbívoros terrestres que en las zonas donde se realiza extracción forestal (capítulo 4). Esto se refleja no sólo en el consumo de semillas grandes, sino también en otros procesos, como el daño físico, que causan a los estadios juveniles de las plantas al caminar en la selva y pisarlas, y en el consumo de follaje.

El daño físico sobre plántulas, brinzales y árboles de talle pequeña ($1 \text{ cm} > \text{DAP} < 10 \text{ cm}$) es un factor importante de mortalidad (Clark y Clark 1989). Tanto en las zonas de extracción forestal como en las de reserva el daño físico atribuible a animales fue mayor que el ocasionado por la caída de elementos vegetales. En las zonas de extracción forestal la mortalidad de “plántulas” fue menor, lo que está asociado a una menor presencia de mamíferos medianos y grandes causada por las actividades de extracción forestal y existencia de cacería (Roldan y Simonetti 2001, Uusimaa 2004). En las zonas de extracción forestal registré un mayor número de plántulas con señales de daño causado por la caída de grupos de lianas y ramas de árboles que en las zonas de reserva, debido en parte, por un lado, a la mayor existencia de lianas (mayor probabilidad de que éstas caigan) y a la posible pérdida de estabilidad estructural en las zonas de extracción forestal.

La herbivoría por mamíferos presenta una alta variación espacial y temporal. A pesar de la baja incidencia de este tipo de daño, detecté una mayor frecuencia de este tipo de daño en las zonas de reserva que en las zonas de extracción forestal. Si bien los valores de incidencia de herbivoría son bajos, éstos pueden tomarse como indicadores de la clara diferencia entre sitios en cuanto al estado de conservación de la fauna de

folívoros de talla mediana y grande (ver Dirzo y Miranda 1991), que en general se ve afectada con el manejo forestal, la cacería y la combinación de éstas (Heydon y Bullock 1997, Peres 2001, Peres y Lake 2002).

Implicaciones para la conservación

La extracción forestal en la Zona Maya tiene efectos sobre procesos en los que intervienen los mamíferos terrestres y que afectan directamente la dinámica de la vegetación (Guariguata *et al.* 2000, 2002). El hecho de que exista por un lado una mayor remoción de especies con semillas pequeñas en las zonas de extracción forestal, influye directamente en el reclutamiento de estas especies y en su participación en la composición florística. Por el contrario, la baja remoción de semillas de tamaño grande sugiere que estas especies tendrían una sobre representación en el bosque (Dirzo *et al.* 2007). Aunado a esto, el menor daño mecánico sobre plántulas y la disminución en la herbivoría posiblemente contribuyen a que exista una alta densidad de plántulas y brozales en las zonas con extracción forestal (Capítulo 3). Estos resultados sugieren que existe un cambio en las interacciones planta-mamífero, que a largo plazo puede tener influencia en la estructura y composición de la selva. Por ejemplo, Terborgh y Wright (1994), documentaron de manera experimental, que las especies de semillas que fueron protegidas de la depredación por vertebrados presentaron una mayor supervivencia. En las áreas de manejo maderero en la Zona Maya tenemos este escenario y los datos generados con este trabajo siguen la misma tendencia documentada en estos sitios. Así, a largo plazo, la ausencia de los mamíferos terrestres puede afectar de manera diferencial el reclutamiento de algunas especies (DeMattia *et al.* 2006).

Terborgh y sus colaboradores (2002), documentaron modificaciones significativas en la composición de especies vegetales en el sotobosque de islas

artificiales formadas a partir de la creación de una presa en Venezuela. Estas modificaciones estuvieron asociados a un cambio en la composición de la fauna (pero ver White 2007). Si bien estos datos son correlativos, se han documentado respuestas similares a la perturbación en otras partes del trópico (ver Dirzo y Miranda 1991). En la Zona Maya la composición de la fauna está cambiando, debido en gran parte a la cacería. Esto está afectando directamente la dinámica del sotobosque como se ha documentado en sitios defaunados (Dirzo y Miranda 1991, Terborgh y Wright 1994, Asquith *et al.* 1997, Roldan y Simonetti 2003, capítulo 6) y a largo plazo puede desencadenar un cambio en la diversidad vegetal de la selva bajo manejo forestal.

Implicaciones para el Manejo Forestal

Cinco de las nueve especies utilizadas en los experimentos de remoción de semillas son usadas con fines forestales (Cuadro 1). De éstas, *S. purpurea*, *S. mombin*, *P. campechiana* y *M. zapota* presentan una tasa baja de remoción, lo que en potencia indicaría que existe una mayor cantidad de árboles que se reclutan y en consecuencia más individuos que aprovechar comercialmente. Sin embargo, al no existir los animales que remueven las semillas, y por lo tanto que disminuyan su densidad se podrían desencadenar efectos densodependientes, lo que podría aumentar la probabilidad de muerte de las semillas y juveniles (Janzen 1970).

La remoción de semillas tiene una amplia variación. En el caso de *B. alicastrum*, una especie altamente aprovechada como madera en la zona, presentan una alta remoción de semillas por roedores en las zonas de extracción forestal. Esto, estaría repercutiendo en la disponibilidad de esta especie a largo plazo. Asimismo, otras especies con interés maderable también pueden ser susceptibles a ser más removidas, como es el caso de la caoba (Lambert *et al.* 2005, Grogan y Galvão 2006), lo que podría afectar directamente el potencial de extracción de madera en las selvas bajo manejo

forestal. Debido a esto, es necesario que dentro de los programas de manejo se consideren actividades destinadas a la conservación de las interacciones planta-mamífero con el fin de mantener la sustentabilidad en la extracción de los recursos forestales en las selvas tropicales.

Literatura Citada

- Adler, G. H. y Kestell, D. W. 1998. Fates of neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Biotropica* 30: 677-681.
- Alavalapati, J. R. R. y Zarin, D. J. 2004. Neotropical working forests. For what and for whom, pp 279-289. En: D. J. Zarin, J. R. R. Alavalapati, F. Putz and M, Schminck (eds.). *Working forest in the Neotropics. Conservation through sustainable management?*. Columbia University Press, New York.
- Asquit, N. M., Wright, S. J. y Clauss, M. J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78:941-946.
- Bodmer, R. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Bray, D. B., Merino-Pérez, L., Negreros-Castillo, P., Segura-Warnholtz, G. Torres-Rojo, J. M. y Vester, H. F. M. 2003. Mexico's Community-Managed Forests as a Global Model for Sustainable Landscapes. *Conservation Biology* 17: 672-677.
- Brewer, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92: 245-255.
- Briones-Salas, M., Sánchez-Cordero, V. y Sánchez-Rojas G. 2006. Multi-species fruit and seed removal in a tropical deciduous forest in Mexico. *Canadian Journal of Botany* 84: 433-442.
- Clark, D. B. y Clark, D. A. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality of a neotropical rain forest *OIKOS* 55: 225-230.
- Clark, T. G., Bradburn, M. J. Love, S. B. y Altman, D. J. 2003. Survival analysis part 1: Basic concepts and first analyses. *British Journal of Cancer* 89: 232-238.
- DeMattia, E. A., Curran, L. M. y Rathcke, J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161-2170.
- DeMattia, E. A., Rathcke, B. J., Curran, L. M., Aguilar, R. y Vargas, O. 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38:196-202.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation, pp 273-287. En P. W. Price, T. W. Lewinsohn, W. M. Benson, y G. W. Fernandes (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley y Sons, Nueva York.
- Dirzo, R., Mendoza, E. y Ortiz, P. 2007. Effects of diferencial mammalian defaunation on seed predation patterns in a Mexican rain forest. *Biotropica* 39:355-362.
- Forget, P-M. y T. Milleron. 1991. Evidence of secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* 87: 596-599.
- Fragoso, J. M., Silvius, K. M. y Correa, J. A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84:1998-2006.
- Gillman, L. N., Wright, S. D. y Ogden, J. 2002. Use of artificial seedlings to estimate damage of forest seedlings due to litterfall and animals.
- Grogan, J. y Galvão, J. 2006. Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. *Biotropica* 38:219-228.
- Guariguata, M. R., Arias-Le Claire, C. H. y Jones, G. 2002. Tree seed fate in logged and fragmented forest landscape northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34:405-415.
- Guariguata, M. R., Adame, J. J. R. y Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two

- selective logged lowland forest with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14:1046-1054.
- Hall, J., Harris, D. J., Medjibe, V. y Asthon, P. M. (2003). The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management*. 183:249-264.
- Heydon, M. J. y Bulloh, P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 34:484-496.
- Howe, H. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography, pp 191-218. En K. S. Bawa y M. Handley (eds.). *Reproductive Ecology of tropical forest plants*. UNESCO and Parthenon Publishing Group, Paris.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Johns, J. S., Barreto, P. y Uhl, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.
- Lambert, T. D., Malcolm, J. R. y Zimmerman, B. L. 2005. Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat structure, and seed predation in the southeastern Amazon Basin. *Forest Ecology and Management* 206:381-398.
- Makana. J-R. y Thomas, S. C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica* 37:227-237
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Martínez-Gallardo, R. y Sánchez-Cordero, V. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice (*Heteromyidae*). *Journal of Mammalogy* 74:436-442.
- Mendoza, E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Ochoa, G. J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana venezolana. *Biotropica* 32:146-164.
- Peres, C. A. y Lake, I. R. 2003. Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: Accessibility to game vertebrates by hunters in the amazon basin. *Conservation Biology* 17:521-535.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1505.
- Roldan, A. I. y Siminetti, J. A. 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forest with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15:617-623.
- Sánchez-Cordero, V. y Martínez-Gallardo, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:139-151.
- Silman, M. R., Terborgh, J. W. y Kiltie, R. A. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. *Ecology* 84:431-438.
- Terborgh, J. W. y Wright, J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Terborgh, J. W., Lopez, L., Núñez, P. Rao, M. Shahabuddin, G. Orihuela, R. M.,

- Ascanio, R., Adler, G. H. Lambert, T. D. y Balbas, L. 2002. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- Uusimaa, H. 2004. Consequences of defaunation: Variation in the intensity of trampling in the understory of two Mexican rain forests of contrasting conservation. Master degree thesis, University of Helsinki, Finlandia.
- Vander Wall, S. B., Kuhn, K. M. y Beck, M. J. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86:801-806.
- Webb, E. L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95:117-129.
- Willson, M. F. y Whelan, C. J. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *OIKOS* 57:191-198.
- Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.

Cuadro 1

Cuadro 1. Especie, tamaño y número de semillas utilizadas en los experimentos de remoción en dos ejidos forestales de la Zona Maya de Quintana Roo.

Especie	Clave	Familia	Tamaño (cm)	Semillas por parcela	Uso forestal
<i>Byrsonima bucidaefolia</i> (L.) Kunth	Bybu	Malpighiaceae	0.6 ± 0.1	25	NO
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	Nesa	Lauraceae	0.8 ± 0.2	10	NO
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Bral	Moraceae	1.2 ± 0.2	20	SI
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Maza	Sapotaceae	1.2 ± 0.4	15	SI
<i>Spondias purpurea</i> L.	Sppu	Anacardiaceae	1.6 ± 0.2	20	SI
<i>Spondia mombin</i> L.	Spmo	Anacardiaceae	2.3 ± 0.4	15	SI
<i>Persea americana</i> Mill.	Peam	Lauraceae	3.8 ± 0.8	7	NO
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Poca	Sapotaceae	4.1 ± 0.4	8	SI
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H. E. Moore y Stearn	Posa	Sapotaceae	5.6 ± 0.5	6	NO

Cuadro 2

Cuadro 2. Resultados de la comparación de supervivencia de semillas en las dos condiciones de manejo (Extracción Forestal vs Reserva) y entre tratamientos experimentales (Control abierto, Control cerrado y Exclusión de mamíferos medianos y grandes). Comparaciones realizadas con pruebas Log-Rank.

Especie	Condición de manejo			Tratamientos experimentales					
	χ^2	gl	P	Extracción Forestal			Reserva		
	χ^2	gl	P	χ^2	gl	P	χ^2	gl	P
<i>Spondias purpurea</i>	173.3	1	0.001	0.2	1	0.6606	0.0	1	1.00
<i>Spondias mombin</i>	16.8	1	0.001	0.0	1	0.971	356.5	1	0.001
<i>Nectandra salicifolia</i>	0.4	1	0.5317	0.3	1	0.5685	2.9	1	0.0872
<i>Persea americana</i>	3.0	1	0.0827	3.0	1	0.0833	9.1	1	0.0026
<i>Byrsonima bucidaefolia</i>	216.1	1	0.001	0.0	1	0.948	0.0	1	0.971
<i>Brosimum alicastrum</i>	225.8	1	0.001	31.5	1	<.0001	38.3	1	0.001
<i>Manilkara zapota</i>	253.0	1	0.001	3.6	1	0.0591	115.3	1	0.001
<i>Pouteria campechiana</i>	0.4	1	0.5317	9.9	1	0.0016	130.5	1	0.001
<i>Pouteria sapota</i>	3.7	1	0.0558	1.5	1	0.2223	31.5	1	0.001

Figura 1.

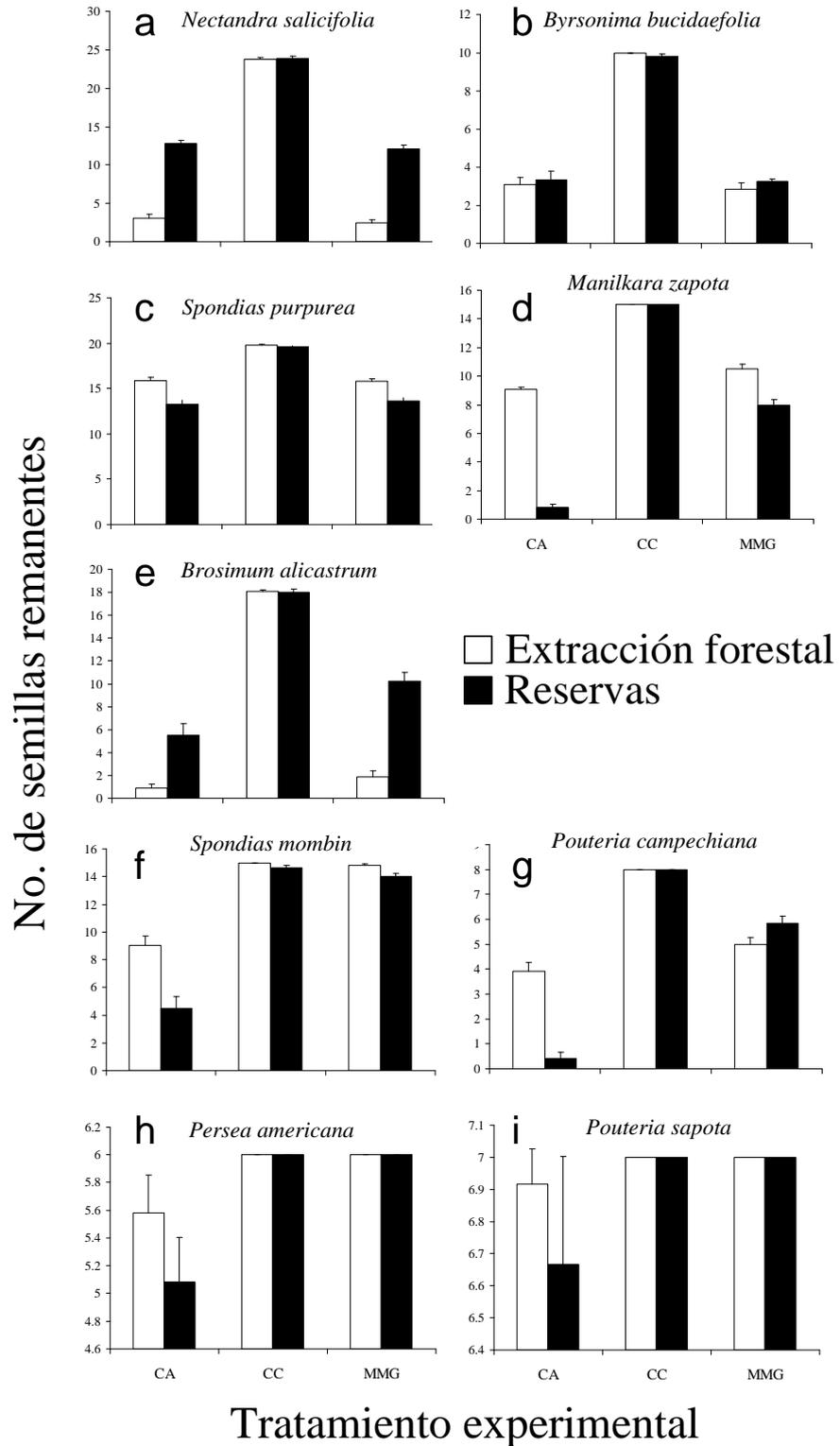


Figura 1. Número de semillas remanentes (\pm error estándar) por condición de manejo y tratamiento experimental en dos ejidos forestales de Quintana Roo.

Figura 2.

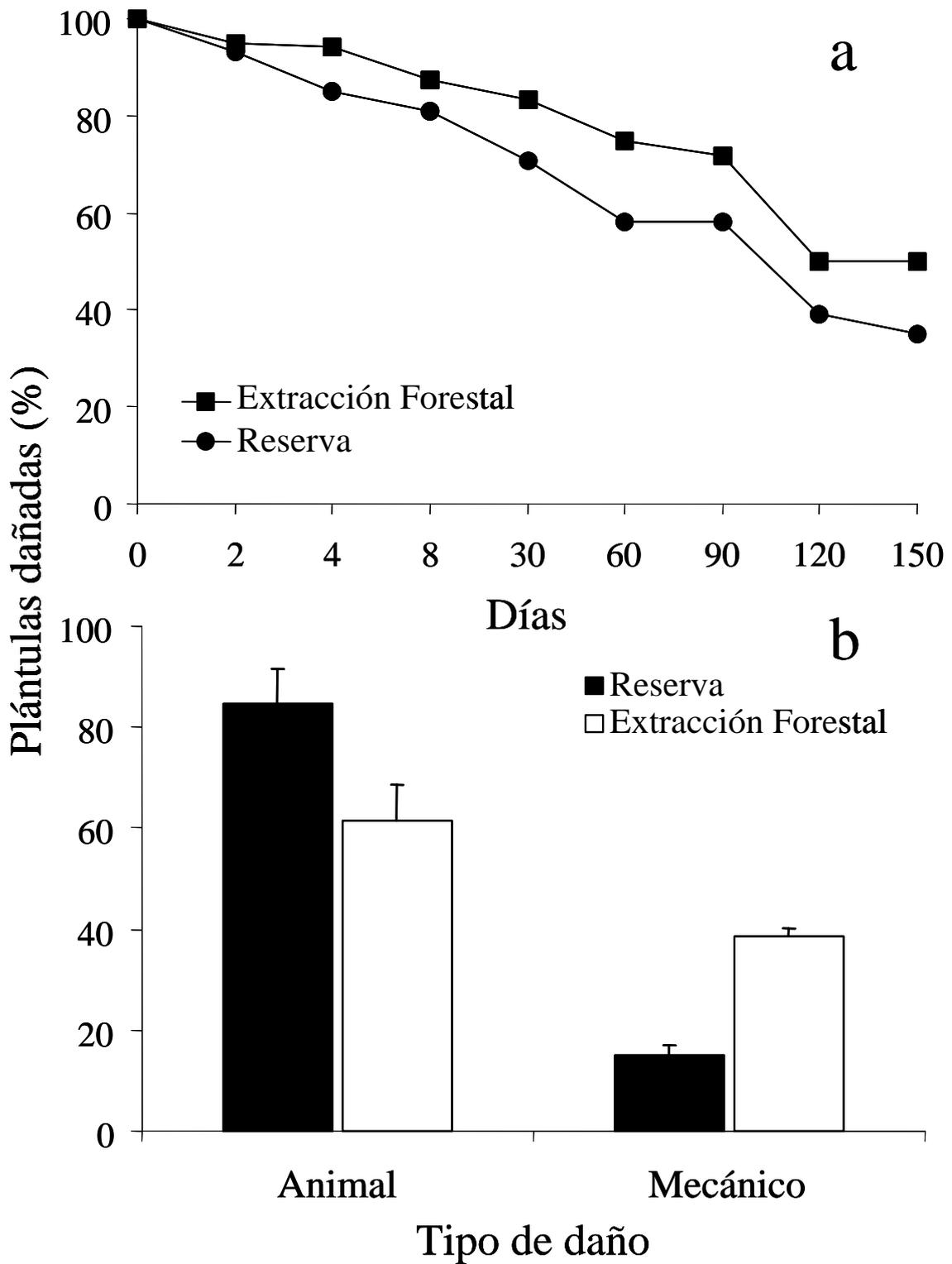


Figura 2. Supervivencia de plántulas artificiales (a) y fuente de origen del daño (b), en dos ejidos forestales de la Zona Maya de Quintana Roo.

Figura 3.

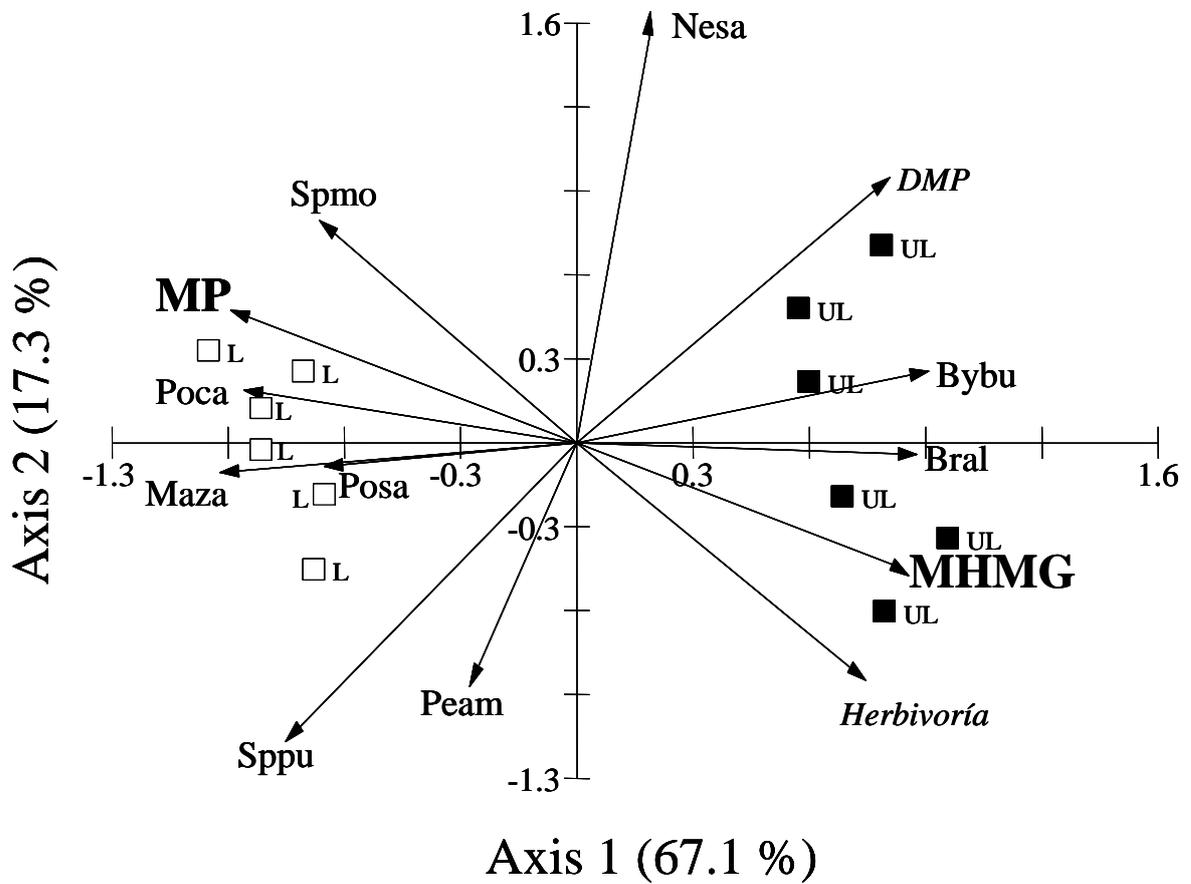


Figura 3. Análisis de componentes principales de la remoción de semillas, daño mecánico (DMP) y herbivoría en función de la abundancia de mamíferos pequeños (MP) y mamíferos herbívoros medianos y grandes (MHMG) en áreas de reserva (UL) y con extracción de madera (L) en dos ejidos forestales de Quintana Roo. Los códigos de las especies son los mismos utilizados en el cuadro 1.

Capítulo VI

**Efectos indirectos de la extracción
forestal
sobre el reclutamiento y diversidad del
sotobosque a través de la reducción de
las
abundancias del mono araña**

Journal of Tropical Ecology
(Aceptado)

Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys

Gabriel Gutiérrez-Granados^{*,1} and Rodolfo Dirzo[†]

^{*} Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Mexico D.F. 04510, Mexico
[†] Department of Biology, Stanford University, 371 Serra Mall, Stanford, CA 94305, USA
(Accepted 17 August 2009)

Abstract: The ecological effects of logging in the tropics have been analysed largely in terms of its impacts on species diversity and abundance. However, information is very limited regarding the impact of logging on ecological processes such as species interactions. Here we hypothesize that timber extraction per se, that is, in the absence of hunting, affects the abundance of the frugivorous spider monkey, *Ateles geoffroyi*, and that this has indirect effects on the recruitment of a predominant tree species, *Manilkara zapota*, and the diversity of the understorey plant community. We compared logged and unlogged sites, using a paired design. In each management condition we conducted line transects and interviews to evaluate spider monkey abundance and game preferences, respectively. Impact on plant recruitment and understorey diversity were evaluated using 2×2 -m plots ($N = 320$) established under 40 *M. zapota* tree crowns. No spider monkeys were recorded in logged sites whereas they were abundant (15 ± 8 individuals per man-km) in unlogged sites. Interviews showed that spider monkeys are not hunted by local inhabitants. Logging was correlated with a reduction of the number of *M. zapota* fruits used by *A. geoffroyi*; an increase in the number of sites dominated by *M. zapota*; and a reduction in understorey plant diversity. Our results suggest that the absence of *A. geoffroyi* in logged sites can indirectly impact plant recruitment and diversity via the disruption of plant–frugivore interactions. Further work is needed to assess if these effects persist over the long term, to define if logging operations affect the overall diversity of tropical forests.

Key Words: *Ateles geoffroyi*, logging, *Manilkara zapota*, Mayan zone, plant–frugivore interactions, understorey diversity

INTRODUCTION

Logging is a widespread economic activity in the tropics (Alavalapati & Zarin 2004). Harvesting of trees, and its impact on the surrounding vegetation, is known to affect animals also, particularly the medium- and large-sized vertebrates (Fredericksen & Fredericksen 2002, Heydon & Bulloh 1997). Given that in tropical rain forests about 70% of tree species need animal vectors to disperse their seeds and colonize new, appropriate, sites for recruitment (Ghazoul 2005, Howe & Smallwood 1982), the loss of these vectors could have serious consequences on logged forests, potentially affecting forest understorey composition and diversity (Chapman & Chapman 1995, Wright 2003). Since medium- and large-bodied seed-dispersing vertebrates (e.g. birds and mammals) are often preferred game species, hunting can have significant negative impacts on their populations (Peres 2001, Redford 1992). However, logging may

also affect vertebrate dispersers (Chapman *et al.* 2000, Johns 1986) and if that is the case, it may also disrupt seed dispersal patterns (Johns 1992) and, potentially, indirectly impact plant recruitment and understorey plant communities.

Primates are important seed dispersal agents (Andresen 2002, Feer & Forget 2002, Chapman & Russo 2006). In sites where they have been extirpated or their populations reduced, some tree species have shown massive seed accumulation, germination and establishment of offspring beneath fruiting trees (Chapman & Chapman 1995). Local extirpation of vertebrate dispersers could affect seed dispersal and plant recruitment in two ways: either leaving non-dispersed seeds, or their emerging seedlings, vulnerable to negative distance- or density-dependent mortality (Connell 1971, Janzen 1970) and with no seedling recruitment or, alternatively, by reducing the spatial extent of seed dispersal (*sensu* Janzen 1970), favouring locally monodominant seedling recruitment (Dirzo *et al.* 2007), if distance- or density-dependent mortality factors cannot compensate for the massive rain of seeds beneath parental trees. Thus,

¹ Corresponding author. Email: ggranados@ecologia.unam.mx.

changes of the seed dispersal kernel could have important effects on understorey composition.

In this study we investigated whether timber extraction per se (independent of hunting) can bring about indirect effects on understorey plant recruitment and diversity through its impact on a dominant mammal dispersal agent, *Ateles geoffroyi*, in the rain forest of the Mayan Zone (State of Quintana Roo, in the Yucatan Peninsula, Mexico). We focused our analysis on the recruitment consequences of the tree *Manilkara zapota*, which is characteristic of tropical moist forests of Meso-America (Pennington & Sarukhán 1998), and particularly abundant in the Mayan Zone. *Manilkara zapota* has fleshy fruits that are consumed by *A. geoffroyi* (González-Zamora *et al.* 2009). At the study site, ripe fruits are found at the end of the rainy season (October–December) and, if unconsumed, they are dropped in large quantities under fruiting trees. This may be responsible for the frequently observed seedling banks of this species in the Mayan zone of the Yucatan (Cruz-Rodríguez & López-Mata 2004). This effect could be expected, however, only if the consumption by other frugivores, including bats (several species), squirrels (*Sciurus* spp.), and birds (e.g. *Ortalis* spp.) known to feed on *M. zapota* (G. Gutiérrez-Granados pers. obs.) does not compensate for the absence of spider monkeys. Although we did not measure the impact of logging on bats, our observations suggest that the most serious impact of logging is on the most sensitive groups of large-bodied frugivores, such as primates. This is consistent with evidence documenting little or no effect of logging on frugivorous bat abundance, including important seed dispersal taxa such as *Artibeus* spp. (Presley *et al.* 2009).

Based upon this information we hypothesized that if logging, independently of hunting, affects spider monkey abundance, indirect effects on *M. zapota* recruitment would occur, in terms of high recruitment of seedlings and saplings of this species under the canopy of reproductive trees and that this, in turn, could affect understorey plant community structure, in terms of reduced species richness and/or diversity indices. We specifically compared, in logged versus unlogged sites: (1) the presence/absence of *A. geoffroyi*; (2) the number of fallen fruits with no evidence of having been manipulated by *A. geoffroyi* (intact fruits), as an indirect indicator of a lack of dispersal; (3) *M. zapota* sapling density under and around canopy focal trees; and (4) total sapling diversity under focal trees of *M. zapota*.

METHODS

Study sites

The study was carried out in the Municipality of Felipe Carrillo Puerto (88°00′–88°20′W, 19°00′–20°00′N),

within a region known as Quintana Roo's Zona Maya, in the Yucatan Peninsula, Mexico. In this area, climate is hot (mean temperature 26 °C) and relatively wet (with an average rainfall of 1500 mm y⁻¹). Semi-evergreen tropical forest is the predominant vegetation (Pérez-Salicrup 2004).

Logging is practiced by local Mayan inhabitants based upon a stand rotation scheme of 25-y cycles. The main harvested species is *Swietenia macrophylla* King (mahogany) and in the studied areas the volume extracted was about 300 m³ which implies about 4–6 trees ha⁻¹ depending on the extent of the stand and abundance of mahogany. Although mahogany is the predominant target of logging, the management programme considers the harvesting of 15 additional species. Logging activities in the study sites were carried out in 1996 (i.e. our sampling took place 8 y after logging) and harvested sites were subsequently left unlogged, according to the indigenous communities' management plans.

Throughout the study area the spider monkey was not observed to be hunted by local people between 2004 and 2007. This is in accordance with Jorgenson (1993), who documented that spider monkeys are not harvested by Mayan hunters, despite the fact this species is widely hunted throughout the Neotropics. Nevertheless, *A. geoffroyi* seems to be absent or in low abundance in logged areas (Gutiérrez-Granados 2009). Given the programme includes the extraction of about 1500 m³ y⁻¹ of species whose fruits are used by *A. geoffroyi* as food, including *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*, *Pouteria campechiana* and *Bursera simaruba* (Gutiérrez-Granados 2009), we posit that the absence of this frugivore at the logging sites may be the result of timber extraction activities per se.

Sampling design

Our sampling design involved the use of geographically independent pairs of logged and unlogged sites. The sites of each pair were adjacent but still spatially separated (range of distances 10–30 km). The first pair of contrasting sites was located in the Mayan community of Nueva Loria, where *A. geoffroyi* troops persist in an area deliberately set aside as unlogged reserve; adjacent to it (c. 20 km apart), there is a timber stand that has been logged and shows no evidence of persisting *A. geoffroyi* populations (Gutiérrez-Granados 2009). The second pair was set out in Petcacab, in which the local community maintains an area dedicated to logging and an area, c. 10 km apart, has been set aside as unlogged reserve. Finally, at X-Maben we used the timber extraction area and a site with no logging located some 30 km apart. All sites are similar in floristic composition, however vegetation structure showed some differences between management

conditions (Gutiérrez-Granados 2009). All paired sites are similar in area (c. 100 ha), except at X-Mabén, where the unlogged site is about three times larger than its logged counterpart. Study logging stands are part of a large forested area, comprising c. 179 000 ha, locally known as Permanent Forested Areas, which comprise intermingled stands logged at different times (since 1985) or scheduled for it.

Hunting

To further confirm Jorgenson's report (1993, 1998) that there is no hunting of *A. geoffroyi* in the Zona Maya we carried out a series of unstructured interviews (Jorgenson 1993), in order to assess hunting preferences of local people. We interviewed 25 adult persons from the logged site and 18 from the unlogged site in Nueva Loria; this represents about 20% and 23% of all land owners, respectively. In Petcacab and X-Mabén we interviewed 35 adults, representing 10% of the landowners. All interviews were performed between October 2004 and February 2006. The interviewees were asked which of the local mammals they hunt and the percentage of persons indicating that they preferably hunt a given species was used as an indicator of hunting pressure on that species. In addition to the interviews, we surveyed the sites for the presence-absence of *A. geoffroyi* using line transects. These transects were walked at dawn (05h00–08h00). Additional transects were walked in all sites during morning hours (09h00–12h00), in order to census spider monkeys feeding on *M. zapota* or on any another fruiting species. Censuses were conducted on clear or overcast but not on rainy days, at walking velocities of approximately 1 km h⁻¹, by one person per site. Transects were 3 km long, and were walked on the same days, so that confounding effects of time could be disregarded (Gutiérrez-Granados 2009). This analysis is based on a census effort of 130 km and 126 km in logged and unlogged sites, respectively. Although spider monkeys travel long distances for feeding (Chapman & Russo 2006), we are confident that sightings are independent due to the geographic independence among sites.

Fruit removal

We used the number of fruits that fell under a focal tree (passive dispersal) as an indirect indicator of the lack of dispersal. Terrain topography was sufficiently flat to discount the possibility of fruit movement from adjacent trees. We counted fruits of *M. zapota* found under fruiting trees using four 2 × 2-m plots, each set out at the four cardinal points (N, S, W, E) and at two distances: under focal trees and 5 m beyond the focal tree's canopy. The

plots located beyond the projected area of the canopies were intended as controls to assess passive movement of fruits, and not to assess areas where seeds could be dispersed by Ateline primates, which can be as far as 1100 m (Chapman & Russo 2006). Sample size was 21 and 19 focal trees in the logged and unlogged sites, respectively. To ensure independence of trees, we only sampled trees with no conspecific individuals within a radius of at least 30 m. Thus we have certainty that the fruits we counted were produced only by the focal tree. *M. zapota* fruits are not totally consumed by *A. geoffroyi* so fruit remnants could be found under the crown (G. Gutiérrez-Granados pers. obs.). Thus we examined the fruits for evidence of having been manipulated (mature fruits squashed) and/or partially eaten (tooth marks) by *A. geoffroyi*. Given that fruits were counted on the ground, some of them could have been used by terrestrial mammals as well. Therefore, we carefully inspected each fruit and discarded those in which bites were made by mammals other than *A. geoffroyi*. We were able to reliably distinguish, from the tooth marks, those fruits bitten by rodents, the most important seed predators on the ground (Gutiérrez-Granados 2009).

Given that lack of dispersal can be confounded with an overproduction of fruits in either management conditions we took care to select trees with similar diameter sizes (comparison between logged and unlogged sites: $t = 0.60$, $df = 38$, $P = 0.54$), and thus likely similar fruit production, assuming a relationship between diameter at breast height (dbh) and fruit production (as has been shown in some tropical trees: Chapman *et al.* 1994). In addition, in an independent census we found that the production of fruits was equivalent among *M. zapota* trees in unlogged and logged sites; 167 ± 83 and 177 ± 72 fruits per tree, respectively ($t = 0.09$, $df = 14$; $P = 0.49$).

Plant recruitment

In order to assess if there was an effect of the absence of *A. geoffroyi* on *M. zapota* sapling density, we conducted a census of established saplings (30 cm > height < 150 cm) of this species. Saplings of such height range could correspond to plants 1.5–5 y old (Cruz-Rodríguez & López-Mata 2004). This indicates that our sampling of recruitment looks at plants that established after the logging operations were performed on the study sites. Plants were counted using 2 × 2-m plots set out at the four main cardinal positions, at the same two distances as those of fruit censuses. In plots that were set out under focal trees, we also estimated species richness and diversity (Shannon's index) using all saplings present in the plots. We used Shannon's index to examine if diversity was negatively correlated with the abundance

of *M. zapota*, as an indirect effect of timber extraction activities.

Data analysis

All analyses were performed using STATISTICS 6 (StatSoft Inc. 2001). We used a generalized linear model (GLM) approach to analyse the effects of management condition (unlogged/logged; which, we hypothesize, will reflect *A. geoffroyi* condition: presence/absence, or abundant/not abundant) and distance (under and beyond the canopy) on our four independent variables of interest: *M. zapota* total number of fruits, number of *M. zapota* fruits bitten by *A. geoffroyi*, number of *M. zapota* saplings and sapling species richness. We performed a blocked ANOVA considering geographic areas as a random effect, and logging condition and distance from parent tree (beneath/beyond) as fixed effects. In addition, we performed an analysis of covariance using Shannon's Diversity Index as the response variable and two categorical explanatory variables: areas and management condition (logged/unlogged), in order to document whether changes in the number of *M. zapota* saplings (as a response to *A. geoffroyi* presence/absence) had a relationship with understorey diversity. Residuals of all response variables fitted normal distributions (Shapiro–Wilk test, $P > 0.05$ in all cases). All our results were considered statistically significant when $P < 0.05$.

RESULTS

Hunting surveys and *Ateles geoffroyi* sampling

Interviews showed a contingent of ten mammal species used by local hunters (Table 1). Of these, the paca was the preferred game species, which is heavily hunted for consumption, with a hunting preference nearly four times higher than that of the red brocket deer, the

Table 1. Mammals preferred as game species in the study area. Hunting intensity was defined as the percentage of persons indicating that they preferably hunt a given species. Scientific and common names are according with Emmons & Feer (1997).

Species	Common name	Hunting intensity (%)
<i>Agouti paca</i>	Paca	47.1
<i>Mazama ameriama</i>	Red brocket deer	12.6
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Armadillo	6.8
<i>Dasyprocta punctata</i>	Agouti	4.5
<i>Nasua narica</i>	Coati	3.4
<i>Tayassu tajacu</i>	Collared peccary	2.2
<i>Panthera onca</i>	Jaguar	2.2
<i>Odocoileus virginiana</i>	White-tailed deer	1.1
<i>Leopardos wiedii</i>	Margay	1.1
<i>Tapirus bairdii</i>	Baird's tapir	1.1

Table 2. Sapling species richness and diversity under the canopy of *Manilkara zapota* trees from unlogged and logged sites at the Quintana Roo Mayan zone, Mexico. Numbers denote mean \pm SE. For statistical comparisons see text.

Metrics	Unlogged	Logged
Species richness	12.2 \pm 2.1	7.2 \pm 1.6
Spp./individuals ratio	0.44	0.22
Shannon diversity index	2.7 \pm 0.1	2.3 \pm 0.1
Species evenness	0.9	0.6

second-most-preferred species. The rest of the species had hunting frequencies of only 1.1–6.8%. From this paper's perspective, however, the most salient aspect of the interviews was the lack of reports of hunting *A. geoffroyi* in the study areas.

Data from the censuses in unlogged sites indicated the presence of at least two resident *A. geoffroyi* troops with five members each in Nueva Loria; three troops with four animals in Petcacab, and one troop with seven individuals in X-Maben. Besides of resident troops we recorded 18 travelling troops throughout the whole sampling period, yielding an overall mean of 15 \pm 8 individuals per man-km sampling effort. In contrast, no individuals of *A. geoffroyi* were seen, with the equivalent sampling effort, in the logged sites.

Fruit removal

Considering all plots, we collected 100 and 546 fruits in unlogged and logged sites, respectively. In unlogged sites we recorded 82.3% of fruits with evidence of manipulation (bitten and squashed) by *A. geoffroyi*, while 13.3% of the fruits had rodent teeth marks, and 4.5% fruits were so heavily damaged that identification of animal bite was not possible. In logged sites, in contrast, we recorded fruits with rodent bite marks in 62.5% of them, and 37.5% were impossible to identify. The absence of *A. geoffroyi* in these areas suggests that these fruits with unidentifiable animal marks must have been damaged or manipulated by animals other than *A. geoffroyi*.

We recorded about five times more intact fruits in the plots located under the crowns of focal trees from the logged sites (without *A. geoffroyi*) than in those of the unlogged sites (with *A. geoffroyi*) ($F = 25.7$, $df = 1,75$; $P < 0.001$; Figure 1a; Table 2). There were no significant differences between the plots of the two management conditions when comparing fruits from plots located beyond the crowns of *M. zapota* (Tukey $P > 0.05$; Figure 1a).

On the other hand, there were six to eight times more fruits with signs of *A. geoffroyi* manipulation in the unlogged sites than in logged ones ($F = 55.7$, $df = 1,75$; $P < 0.001$). However, there were no statistical differences between logged and unlogged sites in the number of *A.*

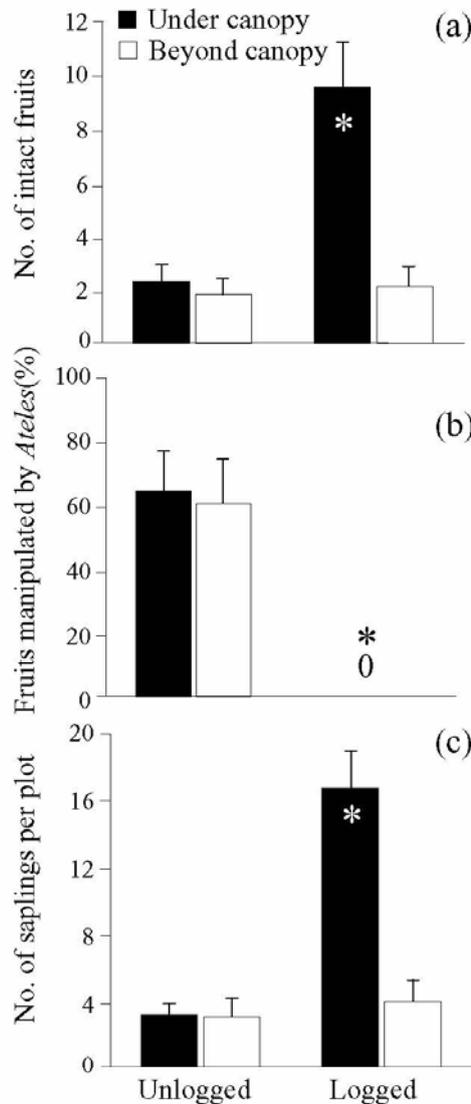


Figure 1. Total number of fallen intact fruits (a), fruits of *Manilkara zapota* with evidence of manipulation by monkeys (b), and *M. zapota* saplings (c) in unlogged (black bars) and logged (white bars) sites. Error bars denote 1 SE. Asterisks (*) denote statistical differences (Tukey $P < 0.05$).

geoffroyi-manipulated fruits under and beyond the canopy of the focal trees ($F = 3.7$, $df = 1,75$; $P > 0.05$; Figure 1b; Table 2).

Table 3. Results of the analysis of covariance with Shannon's index as response variable and *Manilkara zapota* saplings densities as the continuous explanatory variable.

Effect	df	F	P
<i>Manilkara zapota</i> sapling densities	1	6.88	< 0.01
Area	2	3.21	< 0.01
Management condition (unlogged; logged)	1	42.2	< 0.01
Area × Management condition	2	0.89	0.42
Error	33		

***Manilkara zapota* seedling recruitment**

Saplings closely mirrored the pattern observed with fruits (Figure 1c). There was a greater accumulation of *M. zapota* saplings under tree canopies in the logged sites than in the unlogged ones ($F = 42.2$, $df = 1,75$; $P < 0.001$; Table 2). Meanwhile, the density of saplings outside the area of the projection of the tree crowns was not different between management conditions (Tukey $P > 0.05$; Figure 1c).

In the logged sites *M. zapota* was the dominant species in the understory plots. This species contributed more than 50% of total seedlings recorded under canopies in 16 out of the 21 trees. In unlogged sites not a single tree had *M. zapota* as the understory-dominant species beneath the tree crowns (Fisher test $\chi^2 = 24.1$, $df = 1$; $P = 0.0001$). In addition, sapling species richness was greater in the unlogged areas than in the logged ones ($F = 74.2$, $df = 1,34$; $P < 0.001$) (Table 2). Furthermore, species diversity (Shannon's Index), collectively considering the plots from all three areas was 20% higher in the understory plots of the unlogged sites than in those of the logged sites. Likewise, evenness was 27% higher in unlogged sites than in logged ones. The three areas of study had a consistent trend of a reduced diversity in the logged sites, where *A. geoffroyi* monkeys were absent ($F = 42.2$, $df = 1,33$; $P < 0.01$; Table 3). Concordant with this, we detected a significant linear, negative relationship (Figure 2), whereby 63% of the variation in diversity of the plots is accounted by *M. zapota* density ($F = 67.6$, $df = 1, 38$; $P = 0.0001$).

DISCUSSION

Population declines of frugivorous primates have been associated with hunting as a primary driver of defaunation (Peres & Palacios 2007, Wright 2003). However, it is also known that timber extraction has negative effects on primate populations (Chapman *et al.* 2000, Johns 1986) and a synergism between these activities has also been suggested (Peres 2001), but information on the indirect effects of logging on primates and their interaction with plants has been poorly researched. Previous assessments of the abundance of

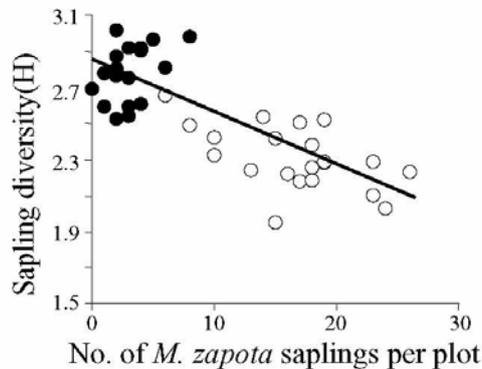


Figure 2. Relationship between Shannon's diversity index and *Mamillaria zapota* sapling densities in unlogged and logged sites where $H = 2.83 - 0.029$ (density). Black circles show unlogged sites and white logged ones.

A. geoffroyi in the study zone showed a decline in its abundance, associated with logging activities (Gutiérrez-Granados 2009). Such declines are striking because both Jorgenson (1993) and the interviews we performed consistently indicate this species is not used as game by the local inhabitants, lending support to our argument of an indirect effect of logging leading to spider monkey population decline, in the absence of hunting. Several reasons have been proposed as mechanisms that provoke declines in primate abundance in logging sites, including (1) loss of connectivity between rain forest tracts (Johns 1986); (2) extraction of trees that primates use as food (Johns 1992); and (3) changes in primate social structure, behaviour and fitness (Chapman *et al.* 2000, Johns 1986). The first two factors have been observed in our study site (Gutiérrez-Granados 2009), while the third has not been studied. Although the community management schemes practiced in the Zona Maya suggest that forest fragmentation and loss of forest cover are not massive (Bray *et al.* 2003), thus allowing for spider monkey populations to persist, it is possible that human settlements and larger roads used by local inhabitants may cause some loss of connectivity between rain forest tracts, which may affect primate populations. In addition, we know that the logging operations in the study area involve the harvesting of several species that are important feeding resources for spider monkeys, including *M. zapota* (Gutiérrez-Granados 2009). Thus, although the end product of logging is a decline in the abundance of spider monkeys, the analysis of the relative importance of the factors that operate as drivers of population decline of *A. geoffroyi* in the absence of hunting warrants further attention.

In addition to the decline of *A. geoffroyi*, our results reveal indirect effects that escalate beyond the spider monkeys themselves, affecting their interactions with plants. Although we lack an experimental manipulation to confirm cause and effect relationships, our observations, derived from replicated paired comparisons, in which the noise of inter-site comparisons was avoided, consistently showed that in the areas where *A. geoffroyi* had been extirpated there were more undispersed fruits, more established saplings of *M. zapota* and lower diversity under tree crowns. This is consistent with previous reports documenting *Ateles* spp. as important seed dispersers of more than 100 tree species (Andresen 2002, Feer & Forget 2002, Russo *et al.* 2005), including *M. zapota* in our study site (Gutiérrez-Granados 2009), and other tropical sites (Feer & Forget 2002). Thus, their demise could have important consequences on seedling recruitment and spatial dynamics, as has been shown in other studies (mostly related to hunting: Chapman & Chapman 1995, Clark *et al.* 2001, Link & Di Fiore 1996, Nuñez-Iturri & Howe 2007, Russo & Augspurger 2004, Stevenson & Aldana 2008), and on population genetic structuring of *M. zapota* and other tropical trees facing similar situations (Pacheco & Simonetti 2000).

Seed dispersal is strongly linked to regeneration dynamics and long-term maintenance of diversity in tropical rain forests. For instance Russo & Augspurger (2004) showed that seed depositions under *Virola calophyllum* crowns are less diverse than those effectively dispersed by *A. paniscus* (Russo & Augspurger 2004). The fact that *M. zapota* is not effectively dispersing, but rather developing high-density seedling carpets beneath parent tree canopies in the logged sites, could have negative consequences on overall understorey plant diversity (Chapman & Chapman 1995, Clark *et al.* 2001, Nuñez-Iturri & Howe 2007). The long-term persistence of such seedling banks could be exacerbated by the lack of other seed or seedling predators in the understorey, as is the case of terrestrial herbivorous mammals in logged forests of our study site (Gutiérrez-Granados 2009). Our findings are in accordance with recruitment-limitation arguments (Hurt & Pacala 1995), and suggest that high densities of *M. zapota* propagules will negatively affect understorey diversity. A long-term study of the dynamics of recruitment is needed to clarify this issue. If this or other mechanisms maintain such high-density patches in the long term, we would expect additional consequences on overall plant diversity beneath frugivore-dependent trees. The numerical predominance of *M. zapota* as a tree in logged sites (Gutiérrez-Granados 2009) may be related to these long-term effects but this is another aspect that warrants further work.

The indirect effects of timber extraction could have serious consequences on the maintenance of tropical tree

diversity, as disruption of active dispersal by primates may affect coexistence mechanisms of tropical trees (Chapman & Onderdonk 1998, Clark *et al.* 2001). This dispersal limitation may be causing the development of dense *M. zapota* sapling carpets and reduced species diversity. According to the Janzen–Connell effect of distance- or density-dependent mortality (Connell 1971, Janzen 1970), we should expect thinning of such high-density seedling carpets. However, our results suggest that the Janzen–Connell effect may not be strong enough to eliminate the continuous recruitment of non-dispersed seeds of *M. zapota*, which in turn affect understorey diversity. At very local spatial scales, such as the ones examined in our study (under and near tree crowns), dispersal limitation may decrease diversity by increasing local abundance of common, potentially dominant species (Muller-Landau 2007).

Intense recruitment limitation in combination with moderate to severe disturbance, such as that reported in logging activities (Johns *et al.* 1996), can cause a reduction in species richness until it reaches the minimum number to be expected with a given recruitment limitation (Hurt & Pacala 1995, Köhler & Huth 2007). Therefore, intensification of recruitment limitation by human disturbances may affect, over the long term, overall tropical tree diversity (Chapman & Onderdonk 1998, Forêt & Jansen 2007). It has been shown that the effects of timber extraction can persist for decades after logging (Chapman *et al.* 2000). Thus short-term changes in plant diversity and structure driven by the loss of dispersal agents in logged sites, as observed in this study, need to be monitored to assess if their consequences persist over many years.

Primates, through their foraging activities and dispersal patterns, can influence tree species distribution (Andersen 2002, Chapman & Onderdonk 1998, Wehncke *et al.* 2004), thus operating as a key functional group in tropical forests and as an important element in conservation plans. Regardless of whether conservation programmes are developed to protect nature-dominated areas or areas under forest management, such as logging, one aspect that deserves attention is the conservation not only of taxa, but of ecological processes such as plant–animal interactions.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by Mexico's National Commission on Biodiversity (CONABIO), project BJ005. We are grateful to Diego Pérez-Salícup who read previous drafts of this paper and offered valuable input. GGG was supported by a doctoral fellowship from CONACyT and UNAM throughout his studies in UNAM's graduate programme (Posgrado en Ciencias Biológicas).

LITERATURE CITED

- ANDRESEN, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34:261–272.
- ALAVALAPATI, J. R. R. & ZARIN, D. J. 2004. Neotropical working forests. For what and for whom. Working forest in the Neotropics. Pp. 279–289 in Zarin, D. J., Alavalapati, J. R. R., Putz, F. & Schmink, M. (eds.). *Conservation through sustainable management?* Columbia University Press, New York.
- BRAY, D. B., MERINO-PÉREZ, L., NEGREROS-CASTILLO, P., SEGURA-WARNHOLTZ, G., TORRES-ROJO, J. M. & VESTER, H. F. M. 2003. Mexico's community-managed forests as a global model for sustainable landscapes. *Conservation Biology* 17:672–677.
- CHAPMAN, C. A. & CHAPMAN, L. J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9:675–678.
- CHAPMAN, C. A. & ONDERDONK, D. A. 1998. Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45:127–141.
- CHAPMAN, C. A. & RUSSO, S. E. 2006. Primate seed dispersal. Linking behavioral ecology with forest community structure. Pp. 510–525 in Campbell, C. J., Fuentes, A. F., MacKinnon, C. K., Panger, M. & Bearder, S. (eds.). *Primates in perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- CHAPMAN, C. A., WRANGHAM, R. & CHAPMAN, L. J. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* 26:160–171.
- CHAPMAN, C. A., BALCOM, S. R., GILLESPIE, T. R., SKORUPA, J. P. & STRUHSAKER, T. T. 2000. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology* 14:207–217.
- CLARK, C. J., POULSEN, J. R. & PARKER, V. T. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33:606–620.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. Pp. 298–313 in den Boer, P. J. & Gradwell, G. (eds.). *Dynamics of populations*. Pudoc, Wageningen.
- CRUZ-RODRÍGUEZ, J. A. & LÓPEZ-MATA, L. 2004. Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico. *Plant Ecology* 172:227–235.
- DIRZO, R., MENDOZA, E., & ORTÍZ, P. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355–362.
- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. Chicago University Press, Chicago. 396 pp.
- FEER, F. & FORGET, P.-M. 2002. Spatio-temporal variations in post-dispersal seed fate. *Biotropica* 34:555–566.
- FORGET, P.-M. & JANSEN, P. A. 2007. Hunting increases dispersal limitation in the tree *Carapa procera*, a nontimber forest product. *Conservation Biology* 21:106–113.
- FREDERICKSEN, N. J. & FREDERICKSEN, T. S. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* 11:27–38.

- GHAZOUL, J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80:413–443.
- GONZÁLEZ-ZAMORA, A., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., CHAVES, O. M., SÁNCHEZ-LÓPEZ, S., STONER, K. E. & RIBA-HERNÁNDEZ, P. 2009. Diet of spider monkeys (*A. Geoffroyi*) in Mesoamerica: current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology* 71:8–20.
- GUTIÉRREZ-GRANADOS, G. 2009. *Efectos directos e indirectos de la tala selectiva sobre la diversidad vegetal y la interacción planta-mamífero en la selva maya de Quintana Roo*. Ph.D. Dissertation, Instituto de Ecología, UNAM, México. 178 pp.
- HEYDON, M. J. & BULLOH, P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 34:484–496.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–228.
- HURTT, G. C. & PACALA, S. W. 1995. The consequences of recruitment limitation: Reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176:1–12.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501–528.
- JOHNS, A. D. 1986. Effects of selective logging on the behavioral ecology of west Malaysian primates. *Ecology* 67:684–694.
- JOHNS, A. D. 1992. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20:31–37.
- JOHNS, J. S., BARRETO, P. & UHL, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89:59–77.
- JORGENSEN, J. P. 1993. *Gardens, wildlife densities, and subsistence hunting by Maya Indians in Quintana Roo, Mexico*. Ph.D. Dissertation, University of Florida. 337 pp.
- JORGENSEN, J. P. 1998. The impact of hunting on wildlife in the Maya forest of Mexico. Pp. 179–194 in Primack, R. B., Bray, D., Galletti, H. A. & Ponciano, I. (eds.). *Timber, tourist, and temples*. Island Press, Washington, DC.
- KÖHLER, P. & HUTH, A. 2007. Impacts of recruitment limitation and canopy disturbance on tropical tree species richness. *Ecological Modelling* 203:511–517.
- LINK, A. & DI FIORE, A. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of Neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22:235–246.
- MULLER-LANDAU, H. C. 2007. Predicting the long-term effects of hunting on plant species composition and diversity in tropical forests. *Biotropica* 39:372–384.
- NUÑEZ-ITURRI, G. & HOWE, H. F. 2007. Bushmeat and the fate of trees with seeds dispersed by large primates in a lowland rain forest in western Amazonia. *Biotropica* 39:348–354.
- PACHECO, L. F. & SIMONETTI, J. A. 2000. Genetic structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. *Conservation Biology* 14:1766–1775.
- PENNINGTON, T. D. & SARUKHÁN, J. 1998. *Árboles tropicales de México*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México. 521 pp.
- PERES, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490–1505.
- PERES, C. A. & PALACIOS, E. 2007. Basin-wide effects of game harvest and vertebrate populations densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39:304–315.
- PÉREZ-SALICRUP, D. R. 2004. Forest types and their implications. Pp. 63–80 in Turner, B. L., Geoghegan, J. & Foster, D. R. (eds.). *Integrated land-change science and tropical deforestation in the southern Yucatán: final frontiers*. Oxford University Press, Oxford.
- PRESLEY, S. J., WILLIG, M. R., SALDANHA, L. N., WUNDERLE, J. M. & CASTRO-ARELLANO, I. 2009. Reduced-impact logging has little effect on temporal activity of frugivorous bats (Chiroptera) in Lowland Amazonia. *Biotropica* 41:369–378.
- REDFORD, K. H. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42:412–422.
- RUSSO, S. E. & AUGSPURGER, C. K. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clump recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7:1058–1067.
- RUSSO, S. E., CAMPBELL, C. J., DEW, L., STEVENSON, P. R. & SUAREZ, S. A. 2005. A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *A. Geoffroyi* spp. *International Journal of Primatology* 26:1017–1037.
- STEVENSON, P. R. & ALDANA, A. M. 2008. Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco Basin, Colombia. *International Journal of Primatology* 29:365–377.
- WEHNCKE, E., VALDEZ, C. N. & DOMÍNGUEZ, C. A. 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology* 20:535–543.
- WRIGHT, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73–86.

Capítulo VII

**Remoción de semillas, herbivoría y
reclutamiento de plántulas
de *Brosimum alicastrum* (Moraceae)
en sitios con manejo forestal contrastante
de la selva Maya, Quintana Roo, México**
Boletín de la Sociedad Botánica de México
(aceptado)

Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la selva Maya, Quintana Roo, México

Seed removal, herbivory and seedling recruitment of *Brosimum alicastrum* (Moraceae) in sites with contrasting management at the Selva Maya, Quintana Roo, Mexico

Gabriel Gutiérrez-Granados^{1,3} y Rodolfo Dirzo²

¹Laboratorio de Interacción Planta-Animal, Instituto de Ecología, UNAM. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, México.

² Department of Biology, Stanford University, 371 Serra Mall, Stanford, CA 94305, USA.

³Autor para la correspondencia correo-e: ggranados@ecologia.unam.mx

Cornisa: Manejo forestal: efectos en el establecimiento de *Brosimum*

Resumen

En este trabajo se evaluó el impacto de la extracción forestal sobre la remoción de semillas, herbivoría y establecimiento de *Brosimum alicastrum*. Para esto, se utilizaron una serie de exclusiones experimentales colocadas en sitios con manejo y sin manejo forestal. Los resultados muestran que la remoción de semillas y el establecimiento de *B. alicastrum* fue mayor en las zonas de extracción forestal. La herbivoría fue más intensa en las zonas de reserva y estuvo asociada a una mayor abundancia de *B. Alicastrum*, lo que sugiere la existencia de efectos denso-dependientes en las zonas de reserva; en las zonas de extracción forestal no existió esta asociación, lo que puede estar explicando el establecimiento diferencial entre condiciones de manejo. Los resultados indican que la extracción forestal puede alterar procesos densodependientes y causar la sobre representación de algunas especies afectando potencialmente, a largo plazo, la diversidad de las selvas.

Palabras clave: Extracción maderera; ramón; regeneración; selvas; supervivencia; sotobosque.

Abstract

The impact of timber extraction on plant-animal interactions was evaluated with *Brosimum alicastrum*, looking particularly at seed removal, recruitment and seedling herbivory. A series of experimental exclusures was established in logged and unlogged areas. Results showed that seed removal and recruitment was higher in logged areas. Nonetheless, foliar damage was more intense in unlogged areas and it showed a denso-dependency pattern, whereas in logged areas density effects were not significant. Therefore, the establishment of plants seems to differ depending on management conditions. Our results suggest that timber extraction affects plant establishment via alteration of denso-dependent mechanisms which, over the long-term, would cause an over-representation of some species, thus affecting diversity of tropical rain forests.

Key words: *Brosimum alicastrum*; regeneration; surviving; timber extraction; tropical rainforests; understory.

Las selvas tropicales presentan una explosión de interacciones bióticas, entre las que sobresalen las interacciones antagónicas entre plantas y animales. De éstas, aquellas establecidas entre plantas y mamíferos terrestres, como son el herbivorismo y la depredación de semillas, son reconocidas como clave en el mantenimiento de la alta diversidad arbórea de las selvas (Janzen, 1971; Howe, 1990; DeMattia *et al.*, 2004). Estas interacciones son sensibles a los cambios provocados por las actividades humanas, como la cacería, lo que podría alterar el reclutamiento de plantas y, potencialmente, la estructura y composición florística de las selvas (Wright *et al.*, 2000; Wright y Duber, 2001, Wright, 2003; Stoner *et al.*, 2007). Sin embargo, los efectos de otras actividades humanas sobre estos procesos ecológicos y que no necesariamente implican la extracción de la fauna, como son la extracción de productos maderables y no maderables de origen vegetal, han sido poco evaluados.

Una actividad económica común en los trópicos es la extracción forestal (Alavalapati y Zarin, 2004). En un sistema de extracción convencional (extracción periódica y selectiva de algunas especies) se daña alrededor del 30 – 70 % de la cobertura forestal (Johns *et al.*, 1996). Esto provoca cambios en la estructura y composición de la vegetación y en el microclima (Webb, 1997; Hall *et al.*, 2003; Makana y Tomas, 2005). Esta serie de cambios influye directamente en la comunidad de mamíferos pequeños (< 170 g), provocando principalmente un aumento en las densidades de especies de roedores terrestres y en algunos casos una invasión de especies oportunistas de roedores (Malcolm y Ray, 2000; Ochoa, 2000). Por otro lado, se ha documentado que existe en general una disminución en las densidades de mamíferos medianos y grandes, como respuesta a la extracción de su fuente principal de alimento (*v. gr.*, Heydon y Bulloh 1997) y en general por la cacería que se ve incentivada por el aumento de caminos que facilitan el acceso a zonas remotas de la

selva (Peres 2001). Dado que se ha documentado que la cacería afecta negativamente a los mamíferos medianos y grandes (Wright, 2003; Mendoza y Dirzo, 2007; Stoner *et al.*, 2007) y que la extracción forestal afecta positivamente a los roedores (Malcolm y Ray, 2000; Ochoa, 2000), se puede esperar que exista un cambio en los procesos en los que intervienen como es la remoción de semillas. Esto es, semillas de tamaño pequeño (< 1 cm), serán mas consumidas dado la sobre abundancia de roedores pequeños, mientras que las semillas de tamaño grande (> 1 cm) serán poco consumidas como respuesta a la disminución en la abundancia de mamíferos medianos y grandes (DeMatia *et al.*, 2004; Mendoza y Dirzo, 2007). Dado que se ha propuesto que los roedores pequeños son principalmente depredadores de semillas (Mendoza y Dirzo, 2007), el efecto esperado sería que se afectara de manera negativa el reclutamiento de las plantas con las que interactúan (DeMatia *et al.*, 2004).

Una vez que la semilla ha llegado a un sitio donde pueda germinar y ha escapado de la depredación, ésta se establecerá si las condiciones del sitio son las adecuadas (Muller-Landau *et al.*, 2001). Ya establecidos los juveniles, una de las presiones a las que se enfrentan es la herbivoría (Marquis 1984, Dirzo 1984), la cual se considera actúa bajo efectos denso-dependientes (Schmitz 2008), por lo que se esperaría que la intensidad de la herbivoría sobre la especie en cuestión fuera alta en sitios donde su abundancia es mayor (Janzen, 1972, Carson y Root, 2000; Schmitz, 2008). Las consecuencias de las actividades humanas sobre la herbivoría en general han sido poco evaluadas (Benitez-Malvido *et al.*, 1999). Sin embargo, en zonas de extracción forestal se ha documentado un aumento en la abundancia de herbívoros invertebrados, en respuesta a una mayor disponibilidad de alimento debido a que los claros provocados disparan la regeneración (Fredericksen y Fredericksen, 2002). Con esta información como antecedente es posible predecir que la herbivoría realizada por insectos va a ser en

general mayor en las zonas de extracción forestal en comparación con zonas donde no se realice esta actividad. Así, es posible predecir que en aquellos sitios donde la remoción de semillas es alta (extracción forestal), la herbivoría sobre los individuos establecidos va a ser menor que en aquellos sitios donde el establecimiento se da en altas densidades.

La remoción de semillas y la herbivoría son procesos clave en la transición semilla – plántula (Janzen, 1972; Jordano *et al.*, 2007; Schmitz, 2008). Sin embargo, la respuesta de estos procesos a la extracción forestal no ha sido completamente analizada. Debido a esto, en este trabajo evaluamos los efectos de la extracción forestal sobre 1) la remoción de semillas, 2) la herbivoría en función de su desempeño denso-dependiente y 3) el reclutamiento de *Brosimum alicastrum*.

Materiales y Métodos

El trabajo fue realizado en el municipio de Carrillo Puerto (88°00' - 88°20' W y 19°00' - 20°00' N), Quintana Roo, en la región conocida como Zona Maya (Fig. 1). En esta zona el clima es húmedo con una precipitación promedio de 1200 mm, concentrados principalmente en el verano (Junio – Octubre). La vegetación dominante es la selva mediana sub-perenifolia con parches de selva baja caducifolia (Olmsted y Durán, 1990).

En este sitio existe un programa de extracción forestal el cual ha sido llamado “ecológicamente amigable” (Bray *et al.*, 2003). El sistema de extracción de madera se realiza a través de rodales con cortas programadas por un periodo de 25 años. Es decir, cada uno de los rodales tendrá 25 años de descanso entre corta y corta. El programa considera una serie de tres extracciones por sitio, lo que lleva a un manejo total de la selva de 75 años (turno). En algunos ejidos se han seleccionado áreas de reserva, en donde no se ha realizado extracción forestal en al menos los últimos 30 años.

Aprovechando esta condición, se seleccionaron para el estudio dos ejidos con ambos tipos de manejo: Señor y Naranjal Poniente. En cada uno de los ejidos se establecieron dos áreas de muestreo, separadas entre si por al menos un kilómetro, por cada condición de manejo; extracción forestal (rodal trabajado en 1996) y reservas. La composición florística y estructura de la selva son similares en ambos sitios y entre tipos de manejo (Gutiérrez-Granados, datos no publicados), por lo que se considera que en general los efectos encontrados se deben a las actividades de manejo y no a otros factores inherentes a los sitios.

Para realizar el presente estudio se decidió utilizar a *Brosimum alicastrum* Swartz (Moraceae) debido a que es una especie común en las dos condiciones de manejo estudiadas, y en general en la Zona Maya (Olmsted y Durán, 1990), y cuya semillas es altamente consumida por mamíferos (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997). Para cuantificar la remoción de semillas de *B. alicastrum* por cada una de las dos condiciones de manejo se colocaron 12 unidades experimentales de 1.5 x 1 m (72 encierros en total) en tres tratamientos. El primer tratamiento consistió en rodear la parcela con malla para gallinero (1 cm de luz y 90 cm de altura), dejando en la base de la malla seis aperturas de 10 x 10 cm. Este tratamiento sirvió para evaluar el efecto de los roedores pequeños aislando a los mamíferos medianos y grandes (MMG). El segundo tratamiento fue un *testigo abierto* el cual permitió el acceso tanto a mamíferos pequeños como grandes (TA). El tercer tratamiento fue un *testigo cerrado* (TC) el cual permitió tener un testigo contra el cual contrastar la remoción bajo el supuesto de una total exclusión de mamíferos terrestres. Se colocaron 20 semillas por tipo de encierro (1440 semillas en total). Las semillas fueron colectadas directamente debajo de la copa de 5 árboles localizados en una de las zonas de estudio (Señor). Para determinar la viabilidad de las semillas éstas fueron puestas a flotar en agua. Con este método se descartaron todas

aquellas semillas que flotarían, ya que se considera que al no desarrollar por completo el embrión la densidad específica de estas es menor que aquellas que son viables, y por lo tanto flotan.

De las 20 semillas colocadas inicialmente, todas aquellas semillas que no fueron removidas o depredadas *in situ* fueron seguidas hasta su germinación y posteriormente marcadas como plántulas. Aproximadamente un mes después se cuantificó la herbivoría en las plántulas supervivientes y un año después los individuos supervivientes fueron re-localizados y con estos se estimó el reclutamiento de *B. alicastrum* hasta esta categoría de edad. Para estimar la herbivoría se cuantificó el daño en todas las hojas presentes en los individuos reclutados (1154 hojas en total). Para el análisis se utilizó un índice de herbivoría puntual (IH) basado en seis categorías de daño en la lámina foliar (Dirzo y Domínguez, 1995): 0 = intacta; 1 = < 6 %; 2 = 6 – 12; 3 = 12 - 25 %; 4 = 25 – 50 % y 5 = > 50 %. Así el IH se define como:

$IH = \sum(n_i / i) / N$, donde:

n_i = número de hojas en la categoría i

c_i = categoría de daño

N = número total de hojas

Análisis estadísticos

Con el fin de conocer si existieron diferencias en la remoción de semillas de *B. alicastrum* a través del tiempo, se utilizó el modelo de supervivencia *log-rank*, el cual es un método no paramétrico que permite hacer comparaciones entre diferentes curvas de supervivencia (Clark *et al.*, 2003). De esta manera se contrastó la supervivencia en cada condición de manejo y la respuesta a los tratamientos experimentales. En el caso de las comparaciones entre sitios de manejo y exclusiones experimentales los datos no

cumplieron con los supuestos estadísticos para utilizar estadística paramétrica (normalidad y homocedasticidad), por lo tanto se utilizaron modelos lineales generalizados, donde la variable de respuesta fue el número de individuos reclutados y los factores fueron: tipo de manejo (extracción forestal; reserva) y tratamiento experimental (MMG; TA; TC). En el caso del contraste entre tipo de manejo y la intensidad de la herbivoría, los análisis fueron hechos agrupando todos los individuos reclutados por cada tipo de manejo, ya que el número de individuos reclutados fue bajo. Se realizó un análisis de covarianza, con el fin de determinar si la relación entre la abundancia de individuos y la herbivoría estaba en función de la condición de manejo. Posteriormente, para evaluar la existencia de densidad-dependencia en la incidencia de herbivoría se utilizó un análisis de regresión entre la herbivoría y el número total de individuos reclutados en cada parcela experimental, por condición de manejo. Todos los análisis fueron considerados estadísticamente significativos con una $P < 0.05$. Los análisis fueron llevados a cabo con STATISTICA 7.0 (Stat Soft Inc., 2004).

Resultados

Remoción de semillas

Del total de semillas colocadas por tipo de manejo (720) un 34 % no fueron removidas en las zonas de extracción forestal y un 56 % en las zonas de reserva. La remoción de semillas fue más rápida en los sitios de extracción forestal (log-rank $\chi^2 = 915.5$, g.l. 2, $P < 0.0001$; Fig. 2). En cuanto a los tratamientos de exclusión, las diferencias fueron estadísticamente significativas en los tratamientos con acceso de vertebrados ($P < 0.0001$). En el testigo abierto (TA) se registró la menor permanencia de semillas en ambas condiciones de manejo: en las zonas de extracción forestal fue en promedio de 0.9 ± 1.3 y en las de reserva de 5.5 ± 3.3 %. En el caso del tratamiento donde se excluyen los mamíferos medianos y grandes (MMG) la permanencia de semillas fue en promedio de

10.6 ± 2.4 en la zona de extracción forestal y de 12.25 ± 3.2 en las de reserva. El testigo cerrado (TC) no presentó daños evidentes por roedores, pero un 12 % de las semillas colocadas fueron depredadas *in situ* por insectos, no existieron diferencias estadísticas entre condiciones de manejo ($P > 0.05$; Fig. 3).

Reclutamiento

Un total de 50 plántulas en las zonas de extracción forestal y 58 plántulas en las de reserva emergieron de las semillas que permanecieron sin remover, y no existieron diferencias significativas entre ambas condiciones de manejo ($P > 0.05$). Sin embargo, sí existieron diferencias en el establecimiento de plántulas entre tratamientos de exclusión. El mayor número de reclutamientos (38) se dio en el tratamiento que protegía a las semillas del consumo por vertebrados ($F = 34.4$, g.l. 2,66, $P < 0.0001$; Fig. 3). La interacción entre condición de manejo y tratamientos de exclusión fue significativa ($F = 5.1$, g.l. 2,66, $P < 0.001$), lo que sugiere que las diferencias entre tratamientos depende de la condición de manejo.

Un año después del establecimiento de las plántulas de *B. alicastrum*, en los individuos ya reclutados, se presentaron diferencias significativas en el número de individuos sobrevivientes. Un total de 50 individuos sobrevivieron en las zonas de extracción forestal, mientras que 13 individuos lo hicieron en las zonas de reserva ($F = 35.2$, g.l. 2,66, $P < 0.0001$). La supervivencia de las plántulas fue mayor en aquellas plántulas protegidas de los vertebrados ($F = 29.2$, g.l. 2,66, $P < 0.001$; Fig. 4), y la interacción entre estos dos factores fue significativa ($F = 7.6$, g.l. 2,66, $P < 0.001$), lo que confirma el patrón encontrado en el primer censo.

Herbivoría

El porcentaje de herbivoría en las zonas de extracción forestal fue del 4.6 % y en las zonas de reserva del 6.2 %. Existió un mayor número de hojas sin daño aparente en las zonas de extracción forestal (175) que en las zonas de reserva (74), pero en general en ambas condiciones el daño foliar se concentró en las tres primeras categorías de daño (< 25 % de daño). El resultado del análisis de covarianza mostró que existe una relación positiva y significativa donde un 42 % de la variación en el daño foliar está explicado por la abundancia de individuos de *B. alicastrum* ($F = 7.03$, g.l. 2,19, $P < 0.05$). Esta variación está significativamente relacionada con el tipo de manejo ($F = 13.08$, g.l. 1,19, $P < 0.05$). Al analizar de manera separada por categoría de manejo la relación densodependiente entre la abundancia de los individuos reclutados y la herbivoría, se documentó que en las zonas de reserva existe una relación positiva y significativa entre las dos variables ($r^2 = 0.79$, $n = 12$, $P < 0.001$) y con una pendiente > 1 , lo que sugiere la existencia de denso-dependencia. Por el contrario, en las zonas de extracción forestal la relación no fue significativa ($r^2 = 0.23$, $n = 12$, $P > 0.05$) y la pendiente fue < 1 , lo que indica ausencia de denso-dependencia (Fig. 5). Entre ambas pendientes existieron diferencias significativas ($F = 13.3$ g.l. 1,20, $P < 0.001$).

Discusión

Nuestros resultados muestran que a pesar de que existió una mayor remoción de semillas de *Brosimum alicastrum* en las zonas de extracción forestal, fue en estos sitios donde se dio un mayor reclutamiento de esta especie y que estos resultados están asociados a un cambio en los efectos denso-dependientes que puede presentar la herbivoría. Estos datos sugieren que a pesar de que la depredación de semillas relativamente pequeñas (< 1 cm) es mayor, factores posteriores a este filtro también son modificados por las actividades forestales, promoviendo un mayor establecimiento de

B. alicastrum en la zona de extracción forestal, tal y como sucede con otras especies como es *Manilkara zapota* (G. Gutiérrez-Granados y R. Dirzo, datos no publicados).

En el caso de la remoción de semillas, experimentos en los mismos sitios, pero con otras especies de semillas (Gutiérrez-Granados, datos no publicados) sugieren una tendencia a que las semillas con tamaño < 1 cm sean altamente consumidas en las zonas de extracción forestal, mientras que las semillas mayores presentan una alta permanencia en estos sitios. Estos cambios están asociados a un aumento en las abundancias de los roedores pequeños y una disminución en la abundancia de los mamíferos medios y grandes (Gutiérrez-Granados, datos no publicados). Estos cambios en el escape de las semillas y juveniles de sus depredadores puede afectar directamente la regeneración de la selva, como se ha reportado en otras zonas de los neotrópicos (DeMatia *et al.*, 2006; Forget y Milleron, 1991; Stoner *et al.*, 2007).

Si bien la variación en la remoción de semillas puede deberse a diversos factores inherentes a cada una de las especies, como pueden ser la calidad nutricional de las semillas y la presencia de defensas en éstas, abundancia o tipo de hábitat a donde son dispersadas para posteriormente ser removidas (Briones-Salas *et al.*, 2006), algunos factores de origen humano también tienen influencia en la dinámica de la remoción de semillas. Actividades directas como la cacería, o indirectas como la fragmentación del hábitat, tienen influencia en las interacciones que establecen los mamíferos y las plantas (Wright, 2003). Sin embargo, la respuesta puede variar. Por ejemplo, Lambert y sus colaboradores (2005) registraron, en Brasil, que en algunas zonas con extracción de caoba, la remoción de semillas de caoba y cacahuates frescos no presentaba diferencias con zonas donde no se presenta este manejo. Asimismo, Guariguata y sus colaboradores (2000) documentaron que en zonas con alta fragmentación y extracción de madera, las semillas de *Carapa nicaraguensis* y *Lecythis ampla*, que son principalmente removidas

por roedores grandes (> 1 kg), permanecieron intactas. Estos datos sugieren que la remoción de semillas es un proceso altamente variable y que va a depender de la especie a remover (tamaño e historia natural), del removedor, del sistema natural donde se realice el proceso y del grado de perturbación que éste presente. Asimismo, la pérdida de semillas puede verse incrementada debido a la depredación realizada por insectos, la cual en las selvas tropicales es alta (Howe, 1990; Notman y Gorchov, 2001)

En cuanto al establecimiento de las plántulas, Terborgh y Wright (1994) documentaron una mayor supervivencia de juveniles en zonas libres del acceso de mamíferos herbívoros, tal y como sucede con las plántulas de *B. alicastrum* en la Zona Maya. En las zonas de extracción forestal generalmente existe una disminución en la abundancia de mamíferos herbívoros (Heydon y Bulloh, 1997), fenómeno que también ha sido documentado para otros bosques tropicales y en la Zona Maya (Meijaar *et al.*, 2008; Gutiérrez-Granados, datos sin publicar), lo que puede explicar, en parte, la mayor supervivencia de juveniles. Sin embargo, no explica la mortalidad en los tratamientos sin acceso de mamíferos en las zonas de reserva. Las plántulas supervivientes sufren la influencia de factores denso-dependientes, como son: el ataque por enemigos naturales, encuentro con mutualistas y la intensidad de la competencia (Uriarte *et al.*, 2004). Cuando estos factores tienen influencia sobre los juveniles de las plantas pueden jugar un papel importante en la coexistencia de especies y mantenimiento de la diversidad vegetal (Chesson 2000), por lo que cualquier actividad que afecte directamente la remoción de semillas y la herbivoría en las selvas tropicales, como muestran los resultados obtenidos en las zonas de extracción forestal, favorecerá el establecimiento de ciertas especies lo que a largo plazo puede verse reflejado en una pérdida en la diversidad de las selvas (DeMattia *et al.* 2006; Stoner *et al.*, 2007b).

La herbivoría es una de las presiones de selección que más influyen en la dinámica de las plántulas de una selva tropical. Sin embargo, ha sido poco estudiada la respuesta que ésta tiene a las actividades humanas (Benitez-Malvido *et al.*, 1999). En las zonas de extracción forestal la abundancia de insectos herbívoros aumenta (Fredericksen y Fredericksen, 2002), y se ha especulado que las plantas pueden ser más palatables (Mooney y Gulmon, 1982), lo que permitiría pensar que la herbivoría aumentaría. Sin embargo, en la Zona Maya se documentó que existe un menor daño foliar en las zonas de extracción forestal, en comparación con las de reserva, y sin ninguna relación aparente con la abundancia de plántulas de *B. alicastrum*, mientras que en las zonas de reserva el análisis de regresión indica que si se mantiene una denso-dependencia del proceso. Esto sugiere que la extracción forestal puede liberar a las plántulas de *B. alicastrum* de la denso-dependencia y favorecer con esto un aumento en la densidad general de esta especie, tal y como se ha demostrado con modelos para la palma *Euterpe edulis* (Freckleton *et al.*, 2003). Si bien los datos sugieren que la extracción forestal puede alterar los mecanismos denso-dependientes, esto requiere de análisis futuros para determinar la intensidad de este efecto.

Implicaciones para la conservación

Terborgh y Wright (1994), documentaron de manera experimental que las especies de semillas que fueron protegidas de la depredación por vertebrados presentaron una mayor supervivencia. En las áreas de extracción forestal de la Zona Maya la abundancia de los mamíferos medianos y grandes se encuentra disminuida (Gutierrez-Granados; datos no publicados). Bajo este escenario y con los datos generados en este trabajo, se puede esperar que la ausencia de los mamíferos terrestres de esta talla y las actividades que ellos realizan (ramoneo y pisoteo) afecte de manera diferencial el reclutamiento de

algunas especies (DeMattia *et al.* 2006). Sí aunado a esto los individuos reclutados en altas densidades son liberados de los procesos denso-dependientes, es razonable suponer que existirá un aumento en la representación de algunas especies (como es el caso de *B. Alicastrum*), lo que a largo plazo puede desencadenar un cambio en la diversidad vegetal y estructura de las selvas bajo manejo forestal.

Agradecimientos

Este trabajo se llevo a cabo gracias al apoyo económico otorgado por la CONABIO a través del proyecto BJ005. Deseamos agradecer el apoyo en el trabajo de campo a Oscar Hernández. GGG agradece al CONACYT y a la DGEP-UNAM las becas otorgadas durante sus estudios doctorales, asimismo agradece el apoyo logístico al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Literatura citada

- Alavalapati, J. R. R. y Zarin, D. J. 2004. Neotropical working forests. For what and for whom. In: Zarin D.J., Alavalapati J.R.R., Putz F. y Schmink M. Eds. *Working forest in the Neotropics. Conservation through sustainable management?* Columbia University Press, New York, 279-289.
- Benitez-Malvido J., García-Guzman G. y Kossmann-Ferraz I.D. 1999. Leaf fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* **91**:143-150.
- Bray D.B., Merino-Pérez L. Negreros-Castillo P., Segura-Warnholtz G., Torres-Rojo J.M. y Vester H.F.M. 2003. Mexico's community-managed forests as a global model for sustainable landscapes. *Conservation Biology* **17**:672-677.
- Briones-Salas M., Sánchez-Cordero V. y Sánchez-Rojas G. 2006. Multi-species fruit and seed removal in a tropical deciduous forest in Mexico. *Canadian Journal of Botany* **84**:433-442.
- Carlson W.P. y Root R.B. 2000. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* **70**:73-99.
- Clark T.G., Bradburn M.J., Love S.B. y Altman D.J. 2003. Survival analysis part 1: Basic concepts and first analyses. *British Journal of Cancer* **89**:232-238.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Systematics and diversity* **31**:343-366.
- DeMattia E.A., Rathcke B.J., Curran L.M., Aguilar R. y Vargas O. 2006. Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* **38**:196-202.

- DeMattia E.A., Curran L.M. y Rathcke J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* **85**:2161-2170.
- Dirzo R. 1984. Herbivory, a phytocentric overview. In: Dirzo, R. y Sarukhan, J. Eds. *Perspectives in plant population biology*, Sinauer ed. Sunderland, 141-65.
- Dirzo R. y Dominguez C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Bullock S.H., Medina E. y Mooney H.A. Eds. *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge, 304-325.
- Forget P-M. y Milleron T. 1991. Evidence of secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* **87**:596-599.
- Freckleton R.P., Silva-Matos D.M., Bovi M.L.A. y Watkinson A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* **40**:846-858.
- Fredericksen N.J. y Fredericksen T.S. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* **11**:27-38.
- Guariguata M.R., Adame J.J.R. y Finegan B. 2000. Seed removal and fate in two selective logged lowland forest with contrasting protection levels. *Conservation Biology* **14**:1046-1054.
- Hall J., Harris D.J., Medjibe V. y Asthon P.M. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* **183**:249-264.
- Heydon M.J. y Bulloh P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* **34**:484-496.
- Howe H. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography. In Bawa K.S. y Handley M. Eds. *Reproductive Ecology of tropical forest plants*. UNESCO and Parthenon Publishing Group, Paris, 191-218.
- Janzen D. 1970. Herbivores and the number of species in tropical forest. *American Naturalist* **104**:501-528.
- Johns J.S., Barreto P. y Uhl C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* **89**:59-77.
- Jordano P., García C., Godoy J.A. y García-Castaño J.L. 1997. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 3278-3282.
- Lambert T.D., Malcolm J.R. y Zimmerman B.L. 2005. Effects of mahogany (*Swietenia macrophylla*) logging on small mammal communities, habitat structure, and seed predation in the southeastern Amazon Basin. *Forest Ecology and Management* **206**:38-98.
- Makana J-R. y Thomas S.C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica* **37**:227-237.
- Malcolm J.R. y Ray J.C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* **14**:1623-1638.
- Marquis R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* **226**:537-539.

- Meijaard E., Sheil D., Marshall A.J., y Nasi R. 2008. Phylogenetic age is positively correlated with sensitivity to timber harvest in bornean mammals. *Biotropica* **40**:76-85.
- Mooney H.A. y Gulmon S.L. 1982. Constrains on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* **32**:198-206.
- Muller-Landau H.C., Wright S.J., Calderon O., Hubbell S.P. y Foster R.B. 2001. Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: Levey D.J., Silva W.R. y Galetti M. Eds. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford, 34-54.
- Notman E. y Gorchov D.L. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* **33**:621-636.
- Ochoa G.J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana venezolana. *Biotropica* **32**:146-164.
- Olmsted I. y Durán R. 1990. Vegetación de Sian Ka'an. En Navarro D.L. y Robinson J.G. Eds. *Diversidad Biológica en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México, 1-13.
- Peres C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* **15**:1490-1505.
- Rodríguez-Velázquez J. 1997. *Brosimum alicastrum* (ojoche). En Gonzalez-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. C. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Instituto de Ecología y CONABIO. México, 97-100.
- Sánchez-Cordero V. y Martínez-Gallardo R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **14**:139-151.
- Schmitz O.J. 2008. Herbivory from individuals to ecosystem. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* **39**:133-152.
- Stat Soft Inc. 2004. STATISTICA (Data analysis software system) versión 7. www.statsoft.com
- Stoner K.E., Riba-Hernández P., Vulnec, K. y Lambert J.E. 2007. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* **39**:316-327.
- Stoner K.E., Vulnec, K., Wright S.J. y Peres C.A. 2007b. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: A synthesis and future directions. *Biotropica* **39**:385-392.
- Terborgh J.W. y Wright S.J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* **75**:1829-1833.
- Tilman D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, and community assembly. *Proceedings of the National Academic of Science* **101**:10854-10861.
- Uriarte M., Condit R., Canham C.D. y Hubbell, P.S. 2004. A spatially explicit model of sampling growth in a tropical forest: Does the identity of neighbors matter? *Journal of Ecology* **92**:348-360.

- Wright S.J. y Duber H.C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica*. **33**:583-595.
- Wright S.J., Zeballos H., Domínguez I., Gallardo M., Moreno M.C. y Ibañez R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology* **14**:227-239.
- Wright S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:73-86.

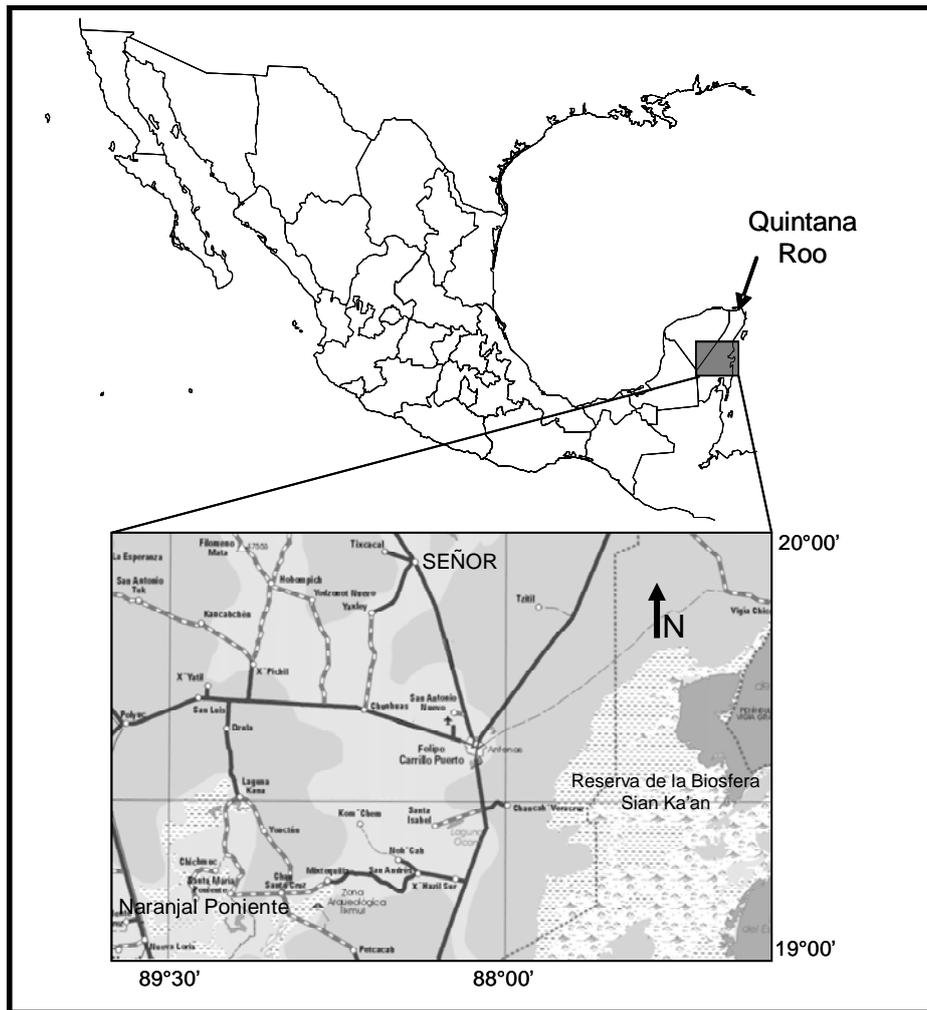


Figura 1. Ubicación de los dos ejidos forestales donde se realizó el estudio dentro de la Zona Maya de Quintana Roo, México.

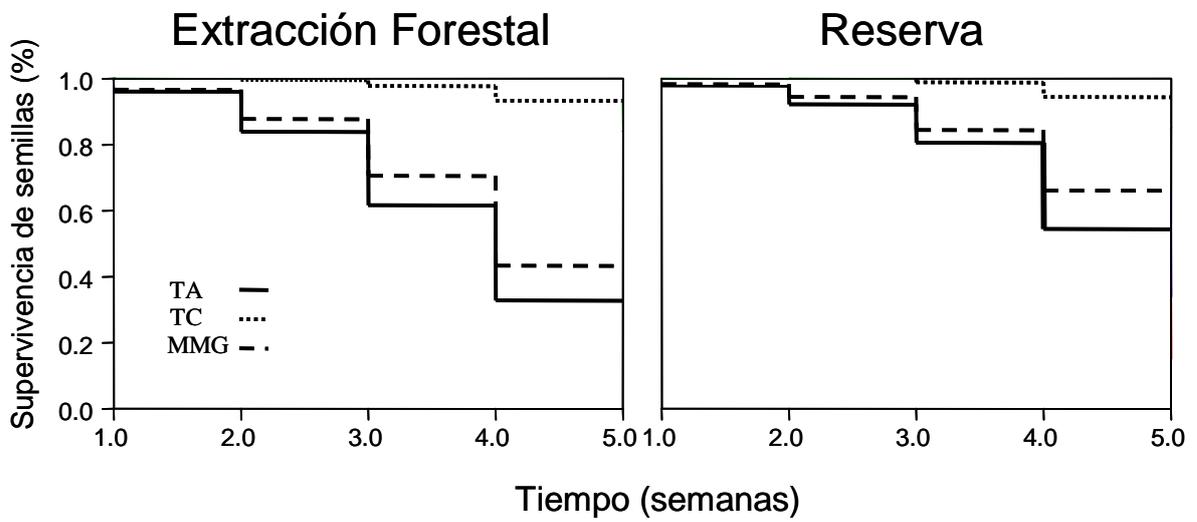


Figura 2. Supervivencia de semillas de *Brosimum alicastrum* en las dos condiciones de manejo y exclusiones experimentales. TA = Testigo abierto; TC = Testigo cerrado; MMG = Exclusión de mamíferos medianos y grandes.

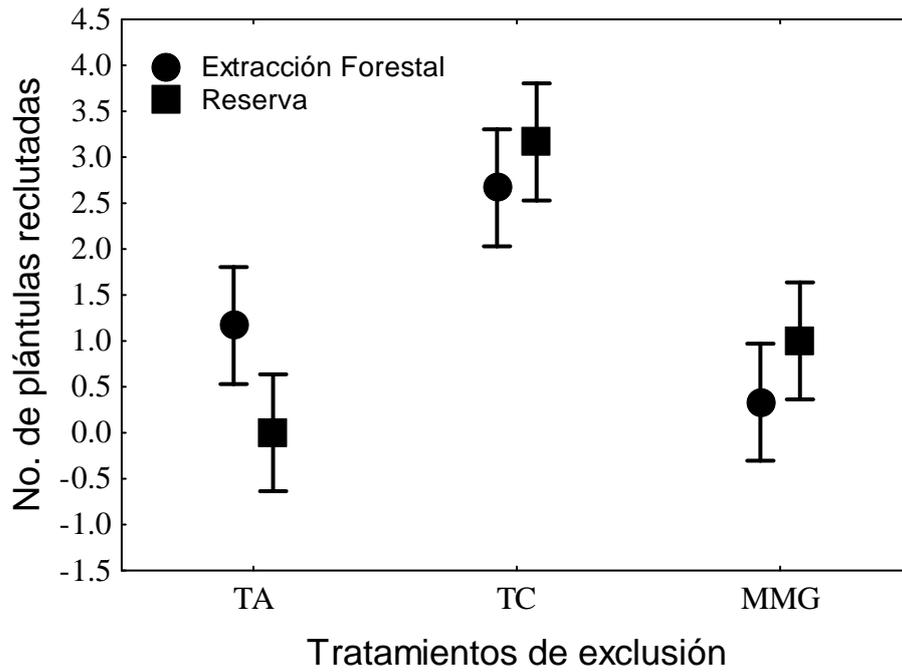


Figura 3. Número promedio de plántulas reclutadas (\pm D.E.) de *Brosimum alicastrum* en las dos condiciones de manejo y exclusiones experimentales. TA = Testigo abierto; TC = Testigo cerrado; MMG = Exclusión de mamíferos medianos y grandes.

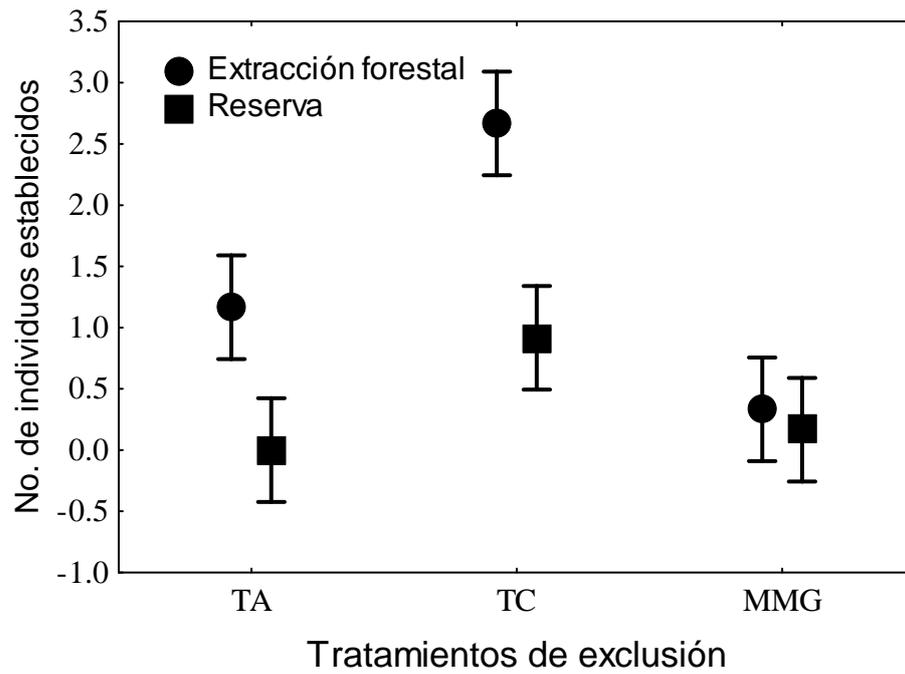


Figura 4. Número de Individuos establecidos (\pm D.E.) de *Brosimum alicastrum* en las dos condiciones de manejo y exclusiones experimentales. TA = Testigo abierto; TC = Testigo cerrado; MMG = Exclusión de mamíferos medianos y grandes.

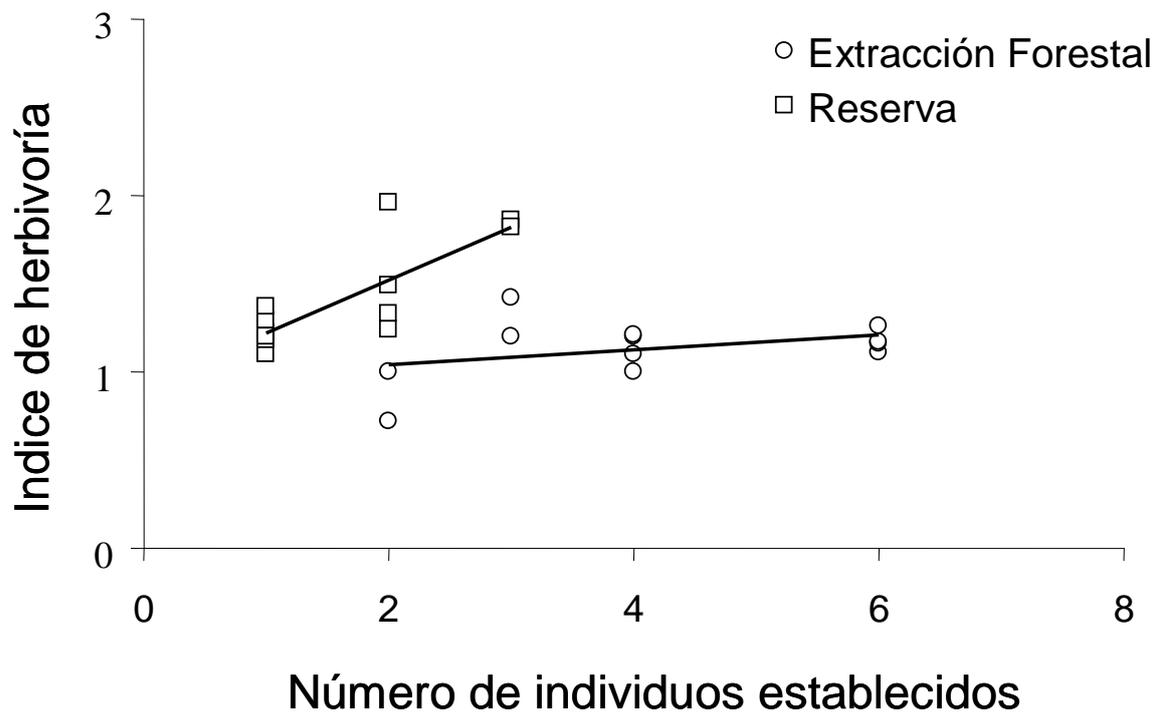


Figura 5. Relación entre el número de individuos establecidos de *Brosimum alicastrum* y el índice de herbivoría en las dos condiciones de manejo analizadas.

Discusión General

Dentro del contexto del manejo adaptativo de los ecosistemas, es necesario tener una visión integral del sistema a manejar, e incluir la investigación sobre las posibles consecuencias que diversos planes de manejo pueden tener sobre la biodiversidad y sobre algunos procesos ecológicos, como un prerrequisito del manejo. En este sentido, en mi trabajo realicé una evaluación de los impactos de la extracción forestal (EF) que se realiza en la Zona Maya sobre la vegetación, los mamíferos terrestres y algunas interacciones entre estos dos componentes (Fig. 1).

Mis resultados indican que, a escala regional, existe un impacto negativo sobre la vegetación arbórea. Este impacto es observable en la riqueza de especies, estructura y composición florística en las categorías de tamaño que representan a los brinzales y a los árboles grandes (semilleros; capítulo 2). Esto tiene importantes implicaciones para el manejo, ya que estas dos categorías de tamaño representan potencial de regeneración a corto y largo plazo. Cuando el análisis lo enfoqué en la vegetación del sotobosque (regeneración), los resultados sugieren que la EF tiene un fuerte impacto sobre la composición de especies, lo que a largo plazo podría repercutir por un lado en la estructura y función de la selva, y por el otro en la producción de especies con valor comercial (*v. gr.* caoba). Estos cambios están asociados tanto a factores bióticos (fauna) como abióticos (microambientes). Como ya discutí en el capítulo 1, existen diferentes estrategias para aminorar los impactos provocados por las actividades de extracción forestal. Experimentalmente se ha demostrado que el aplicar el manejo de algunos elementos críticos (*v. gr.* lianas) puede disminuir significativamente el impacto sobre la vegetación remanente (Webb 1997). Sin embargo, dada la complejidad de los efectos de la EF sobre la regeneración es recomendable que junto con los planes de extracción de madera se desarrollen programas enfocados al manejo de la regeneración.

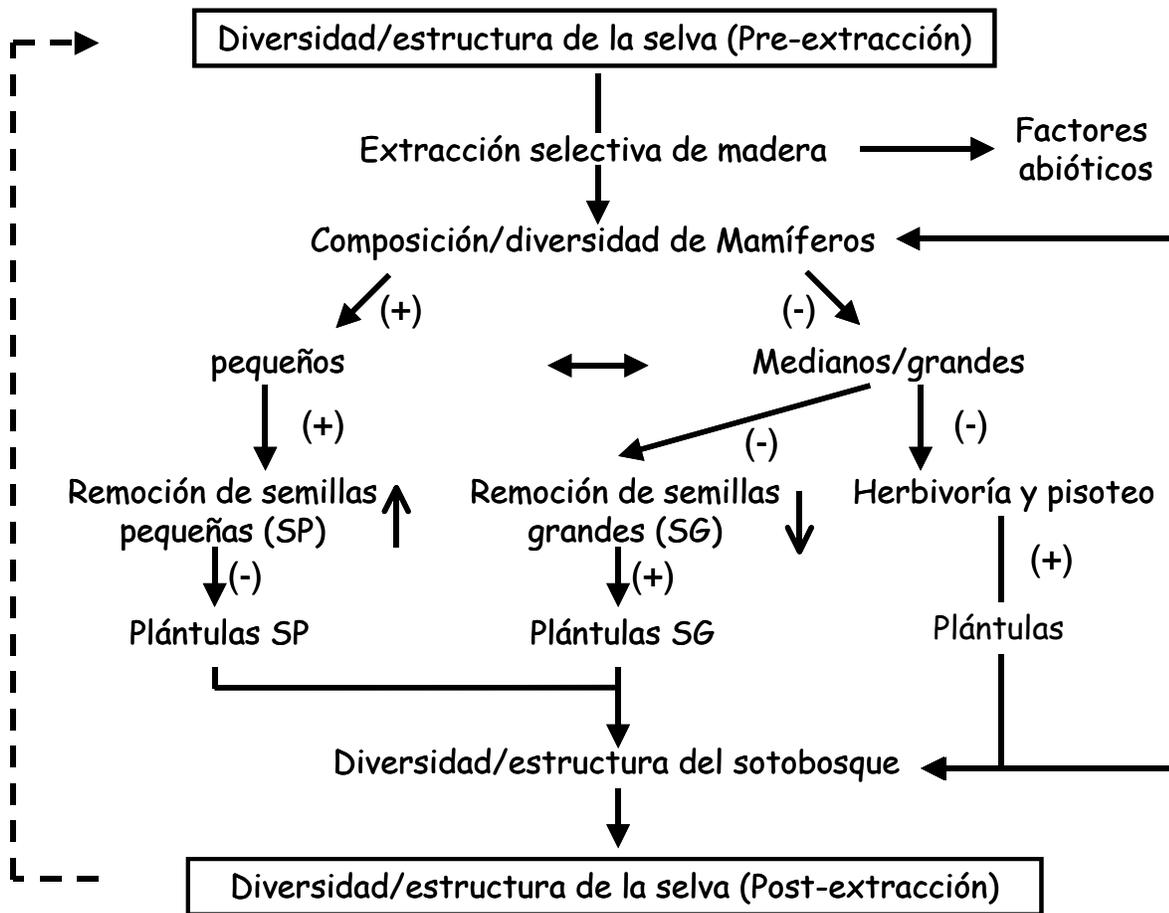


Figura 1. Modelo conceptual de los posibles impactos de la extracción selectiva de madera sobre la composición de la mastofauna y sus consecuencias indirectas sobre los procesos ecológicos en que éstos participan. En este modelo se hipotetiza que se afecta directamente, y a corto plazo, la composición florística del sotobosque y a largo plazo, e indirectamente, la diversidad y estructura de la selva. La línea punteada muestra el destino del sistema bajo un escenario de extracción de madera de bajo impacto, donde los efectos sobre la fauna y los procesos ecológicos son indistinguibles antes y después del evento de extracción (la hipótesis nula). Los factores abióticos afectan de manera diferencial tanto a la vegetación como a la fauna; debido a esto los signos de la interacción pueden ser positivos o negativos dependiendo de los organismos de que se trate.

Un resultado que es importante destacar, en cuanto a la regeneración, es el hecho de que las especies con semillas grandes (> 1.5 cm) están sobre representadas en los sitios donde se realiza extracción forestal, pero con un menor número de especies en comparación con las

zonas de reserva (Capítulo 3, Fig. 4). Tendencias similares han sido documentadas en las selvas del atlántico Brasileño, donde se proyecta que alrededor de un 30 % de las especies con semillas > 1.5 cm se extinguirán por la ausencia de dispersores, principalmente aves (da Silva y Tabarelli 2000), y concuerda con el modelo inicialmente planteado, el cual sugiere que éste patrón se presentaría si existen efectos de la extracción forestal sobre los mamíferos no voladores.

Asociado a esto, documenté que existe un efecto negativo de la EF sobre los mamíferos terrestres medianos y grandes (MMG). Sin embargo, no sólo son las actividades de extracción forestal *per se* las que tienen influencia sobre este grupo de mamíferos. Otras actividades humanas asociadas, por ejemplo la cacería de subsistencia (Peres 2000), juegan un papel importante en la depauperación de la fauna local. Con este trabajo, documento la existencia de múltiples factores, todos asociados a la presencia humana, que afectan la riqueza y abundancia relativa de los mamíferos medianos y grandes. De mayor interés es el hecho de que el efecto directo sobre la fauna debido a la cacería, se ve exacerbado por el impacto asociado a la extracción, en particular la apertura de caminos, que al facilitar el acceso de los cazadores a sitios remotos o en general inaccesibles, sinérgicamente facilitan la defaunación.

Lamentablemente con el diseño experimental de mi trabajo no puedo separar claramente el efecto de ambas actividades (extracción forestal vs. cacería) sobre los MMG, pero sí se establece un camino aún no explorado de investigación sobre los impactos directos de la EF sobre cada especie de MMG de la zona. Este tópico ha sido realmente poco explorado (G. Gutiérrez-Granados, datos no publicados)

En este caso, el control de la cacería es una solución parcial. Este control se podría realizar promoviendo el desarrollo de criaderos de “carne de monte”. Por ejemplo el pecarí

(*Pecari tajacu*) y el serete (*Agouti paca*) son especies que se cazan de manera constante (Capítulo 6; Cuadro 1), y de las cuales en algunos ejidos se ha intentado establecer criaderos. Otra alternativa a la cacería es concienciar a los habitantes de la zona acerca del valor ecológico de los vertebrados en general, de manera que por un lado sean cazados sólo aquellos individuos adultos y que no se encuentren en estado reproductivo y por el otro utilizar a este grupo, bajo un esquema eficientemente diseñado, como un atractivo más en programas de ecoturismo.

En el caso de los pequeños roedores los efectos de la EF fueron positivos. Consistentemente, en los tres ejidos que evalué existió una mayor abundancia de roedores en las zonas con extracción forestal. Malcolm y Ray (2000), documentaron un patrón similar en los roedores terrestres en zonas de extracción forestal en África Central. Este patrón estuvo correlacionado positivamente con la complejidad estructural del sotobosque. Es decir, al haber una densidad mayor de plantas en el sotobosque la abundancia de los roedores aumento. Sin embargo, puede existir una explicación alternativa, en la cual la abundancia relativa de los roedores aumenta debido a una liberación de la depredación como consecuencia de la disminución en la abundancia de los potenciales depredadores, patrón que parece evidenciarse en las zonas de extracción forestal que analicé (Capítulo 4, Fig. 5).

Cualquiera que sea la causa (ambas están manifiestas en los ejidos de estudio), el hecho de un aumento en la abundancia de roedores y una disminución en la de los mamíferos medianos y grandes tiene importantes implicaciones en la dinámica de la selva. Por ejemplo, los efectos de este comportamiento de la fauna fueron evidentes cuando realicé los experimentos de remoción de semillas y daño físico sobre las plántulas artificiales y en los censos de herbivoría. En los experimentos de remoción de semillas, las semillas de tamaño

pequeño (< 1 cm) tuvieron una menor supervivencia en las zonas de EF, lo que está asociado a una mayor abundancia de roedores pequeños, mientras que las semillas grandes son comparativamente más removidas en las zonas de reserva sitios donde registre mamíferos herbívoros de talla mediana/grande que pueden consumir este tipo de semillas.

Dirzo y colaboradores (2007), proponen un patrón de depredación diferencial de las semillas, con respecto a su tamaño, en las selvas tropicales. Es posible que este patrón de consumo puede ser similarmente alterado si los vertebrados que consumen/dispersan estas semillas presentan un cambio en su estructura (Wright 2003, Dirzo et al. 2007). Con mis experimentos confirmo que este fenómeno se manifiesta en las zonas con extracción de madera, lo que a mediano plazo afecta la composición del sotobosque, tal como reporto en el capítulo 3, y a largo plazo puede alterar la composición de la selva.

En cuanto al daño físico en plántulas artificiales, existió una mayor “mortalidad” en las zonas de reserva. En este caso también existe la participación de elementos no animales en el daño físico; sin embargo, los datos sugieren un papel importante de la fauna. Los datos de herbivoría muestran una mayor frecuencia de aparición de consumo por vertebrados en las zonas de reserva. No obstante, debido a la baja frecuencia de aparición de este daño, sugiero ser cauteloso en la interpretación de estos datos. Aun así, ambos datos son consistentes con la presencia de mamíferos medianos y grandes y con las predicciones sugeridas en el modelo conceptual (Fig. 1).

En el caso de los mamíferos arborícolas (primates), documenté que la EF tiene el potencial de afectarlos directamente y sin intervención de la cacería (Capítulo 6, Cuadro 1). En esta parte de mi trabajo documenté que estos efectos causan de manera indirecta una disminución en la diversidad de plantas que se reclutan debajo de árboles de *Manilkara zapota*,

especie que utilicé como sistema para evaluar dicho efecto. Sin embargo, si este patrón trasciende a otras especies arbóreas, la estructura y composición futura de la selva puede estar comprometida por la ausencia de este grupo de mamíferos (Chapman y Onderdonk 1998, Wehncke *et al.* 2004), y en particular de *Ateles geoffroyi*, mamífero que juega un papel trascendental en la dispersión a largas distancias en las selvas tropicales (Andersen 1999).

La dinámica de una selva es compleja y fácilmente perturbable por las actividades humanas. Mis datos sugieren ambas cosas. Un ejemplo de esto, lo documenté de manera particular con *Brosimum alicastrum*. Esta especie presentó una baja mortalidad de plántulas en las zonas de extracción forestal, lo que estuvo asociado a una disminución en la herbivoría vía la relajación de factores densodependientes. Sin embargo, hacen falta experimentos más detallados para documentar la intensidad del efecto sobre estos procesos ecológicos. Las selvas manejadas bajo esquemas de extracción forestal diseñados con bases ecológicas pueden, potencialmente, mantener una importante representatividad de la biodiversidad, más aun si la alternativa es el establecimiento de zonas de cultivo o ganaderas como en otras zonas tropicales del país.

Un aspecto que merece ser comentado en este estudio, es el hecho de que mi evaluación representa una situación puntual en el tiempo. Es decir, los resultados se basan en los cambios asociados a la extracción forestal, tal como se observan ocho años después de haber ocurrido la extracción. Es crucial desarrollar un estudio comparativo que de seguimiento a los cambios a través del tiempo. Dicho estudio permitirá definir si los cambios observados en este estudio solo son transitorios o si tiene el potencial de dejar alguna huella ecológica a mayor plazo. Este tipo de análisis temporales es crucial, sobre todo de cara al hecho de que cada vez es más evidente que la conservación de la biodiversidad y los procesos ecológicos deberán darse en el

contexto de la presencia humana, además de lo que se pueda mantener en los sitios que operan como reservas o áreas naturales protegidas. Si bien mis datos hacen evidente que los sitios de reserva dejados por los ejidatarios no operan óptimamente, existe un gran potencial de que tales sitios, si son mantenidos con más cuidado, pueden operar como un inóculo biológico para la recuperación y mantenimiento de la biodiversidad en una matriz de sitios conservados y con extracción forestal cada vez más sostenible.

Literatura citada

- Andersen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31:145-158.
- Chapman, C. A. y Onderdonk, D. A. 1998. Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45:127-141.
- da Silva, J. M. C. y Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- Dirzo, R., Mendoza, E. y Ortiz, P. 2007. Effects of differential mammalian defaunation on seed predation patterns in a Mexican rain forest. *Biotropica*.
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Mostacedo, C. B. y Fredericksen, T. S. 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management* 124:263-273.
- Pariona, W. y Fredericksen, T. S. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management* 181:313-322.
- Park, A., Justiniano, M. J. y Fredericksen, T. S. 2005. Natural regeneration and environmental relationships of tree species in logging gaps in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* 217:147-157.
- Wehncke E., Valdez C. N. y Domínguez, C. A. 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness *Journal of Tropical Ecology* 20:535-543.