



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

PAPEL DE LOS VERTEBRADOS HERBÍVOROS
EN LA DINÁMICA DE LA COMUNIDAD DE
PLÁNTULAS EN BOSQUES SECUNDARIOS DE
LA REGIÓN DE MARQUÉS DE COMILLAS,
CHIAPAS, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

FRANCISCO MORA ARDILA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

MORELIA, MICH.

MARZO, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Agradecimientos

Agradezco a la UNAM por la oportunidad ofrecida para realizar mis estudios de maestría y por todas las facilidades otorgadas durante mi estancia en México. Al Posgrado en Ciencias Biológicas por la alta calidad que caracteriza a sus cursos. A los docentes con quienes tuve la suerte de tomar clase, la mayoría excepcionales. A la Maestría en Restauración Ecológica por todas las facilidades ofrecidas para mi formación académica y para las salidas de campo. Un agradecimiento especial a Georgina García, por ser siempre tan comprensiva y bondadosa, pues gracias a dicha actitud mi formación académica durante la maestría fue lo más variada y completa posible.

Mi estancia en México fue posible gracias al apoyo financiero otorgado por la Fundación Packard a través de la Maestría en Restauración Ecológica. El presente trabajo hace parte del proyecto Manejo de Bosques Tropicales en México: Bases Científicas para la Conservación, Restauración y Aprovechamiento de Ecosistemas financiado por Semarnat (SEMARNAT 2002-C01-0597).

Especiales agradecimientos a los integrantes de mi Comité Tutorial, Drs. Julieta Benítez, Alfonso Valiente y Miguel Martínez, por sus acertadas indicaciones y consejos para la elaboración de la tesis. A Miguel, por recordarme diariamente que la ciencia se puede y debe disfrutar. A Vali, por haber hecho la pregunta precisa en el momento indicado. A Julieta, por la celeridad con la que leyó mis largos textos y su actitud siempre propositiva. A los tres toda mi admiración y respeto por ser científicos excepcionales. Gracias también a los Drs. Ellen Andresen y Víctor Sánchez-Cordero por las observaciones al manuscrito final.

Gracias a los integrantes del laboratorio: a Susana, por las largas discusiones respecto a la estadística y el análisis de los datos, algunas veces iluminatoria, otras no tanto; a Ximena por su disposición a ayudarme en cualquier situación; a Waly, Ale, Juan y Arlette, por los muchos momentos agradables a su lado y por las palabras que intercambiamos, pues con ellas y con su compañía crecí como persona. A Jorge y a Laura, por su permanente disposición a ayudar en cualquier situación.

Este trabajo esta dedicado a mi familia, que a pesar de la distancia ha estado siempre a mi lado y me ha enviado los mejores deseos, y a Yesi, por recorrer este largo camino a mi lado y querer construir su destino junto al mío. Que la vida nos dé la oportunidad de hacer un mundo nuevo, más justo.

ÍNDICE

	Página
Agradecimientos	iii
1. Resumen	1
2. Abstract	2
3. Introducción	4
4. Antecedentes	7
4.1. El papel de la herbivoría en la estructuración de la comunidad vegetal de bosques tropicales maduros	7
4.2. Herbivoría y sucesión secundaria en bosques tropicales	8
4.3. La comunidad de mamíferos herbívoros en diferentes estados sucesionales del bosque tropical; <i>implicaciones para la dinámica de la vegetación</i>	11
4.4. Herbivoría y restauración de bosques tropicales perennifolios	13
5. Hipótesis y Objetivos	14
6. Métodos	15
6.1. Sitio de estudio	15
6.2. Diseño Experimental	15
6.3. Análisis de datos	18
7. Resultados	22
7.1. Supervivencia, Ingresos y densidad de individuos	22
7.2. Extinción, colonización, densidad y riqueza total de especies	29
7.3. Diversidad y Equitatividad	35
7.4. Composición de la comunidad	39
7.5. Grupos funcionales	40
8. Discusión	44
8.1. Efecto de la exclusión de herbívoros sobre la dinámica de la comunidad de plántulas: supervivencia y reclutamiento	44
8.2. Efecto de la exclusión de herbívoros sobre la dinámica de la comunidad de plántulas: densidad, diversidad y composición	50
8.3. Efecto de la exclusión de herbívoros sobre la sucesión: cambios en la composición de la comunidad y en la participación de grupos funcionales	53

8.4. Herbivoría y exclusión de vertebrados: recomendaciones para la restauración del bosque tropical perennifolio	54
9. Conclusiones	56
10. Referencias Bibliográficas	58
11. Apéndices	67

1. Resumen

Miles de hectáreas de bosques tropicales desaparecen anualmente debido a la extensión de la frontera agropecuaria, pero la rápida pérdida de la fertilidad de los suelos hace que al mismo tiempo muchas de estas áreas desmontadas sean abandonadas al cabo de pocos años. Si bien en estas áreas se presenta un proceso de regeneración natural del bosque, éste puede ser muy lento o aún detenerse, razón por la cuál se requiere una intervención activa si lo que se busca es acelerar la recuperación del bosque. Con el fin de realizar de la manera más eficiente dicha intervención, es importante conocer los mecanismos que limitan la regeneración. En el presente trabajo se evaluó la hipótesis según la cual la herbivoría por mamíferos es un mecanismo estructurador de la comunidad vegetal durante el proceso sucesional, con la capacidad de retardar la regeneración natural del bosque tropical perennifolio. Para ello, se utilizaron exclusiones de mamíferos ubicadas en un conjunto de milpas abandonadas en diferente estado de regeneración natural (1 a 22 años de abandono) y en sitios de bosque maduro, en la región de Marques de Comillas, sureste del estado de Chiapas. El objetivo central fue evaluar el efecto de los mamíferos herbívoros sobre las tasas de reclutamiento y mortalidad de plántulas y, en última instancia, sobre la estructura y dinámica de la comunidad regenerativa de especies leñosas. Al cabo de un año, las exclusiones incrementaron en todos los sitios la probabilidad de supervivencia de plántulas nuevas, más no de plántulas preexistentes. Las exclusiones incrementaron también el reclutamiento, aunque sólo en sitios de 8 a 21 años y en el bosque maduro. En ninguno de los sitios las exclusiones modificaron de manera significativa la estructura de la comunidad de plántulas, aunque en aquellos con mayor tiempo de abandono y en el bosque maduro se presentaron tendencias de cambio en la densidad, riqueza y diversidad de especies. Las exclusiones tampoco modificaron significativamente la composición de especies, aunque en sitios de 8-21 años las exclusiones tendieron a incrementar la densidad de individuos de especies sucesionales intermedias y tardías. Los resultados indican que la herbivoría por mamíferos constituye una fuente de mortalidad importante para las plántulas, que puede llegar a modificar la estructura de la comunidad de plántulas y el

establecimiento de especies sucesionales tardías en sitios de bosque maduro y de sucesión avanzada. En estadíos iniciales de la regeneración del bosque tropical perennifolio en campos agrícolas abandonados, otros factores parecen tener mayor relevancia como mecanismos sucesionales y estructuradores de la comunidad regenerativa.

2. Abstract

Thousands of hectares of tropical forest disappear annually as a result of the extension of the farmland boundary, but because of the accelerated loss of soil fertility, many of these cleared areas are abandoned after a few years. Even though these areas undergo a natural forest regeneration process, this process, can be very slow or even become arrested, which implies that active human intervention is needed to accelerate forest recovery. It is important to understand the mechanisms that limit regeneration to make intervention as efficient as possible. I evaluated the hypothesis which states that mammal herbivory constitutes a mechanism which structures the plant community during the successional process, with the capacity of slowing down the natural regeneration of the tropical humid forest. Herbivory exclosures were established in a set of oldfields –“milpas”- with different times since abandonment, and in mature forest, located in the Marques de Comillas region, southeast of Chiapas. The main objective was to evaluate the effect of mammal exclusion on the recruitment and mortality of seedlings and, ultimately, on the structure and dynamics of the woody seedling community. After one year, mammal exclusions increased the survival probability of newly recruited plants, but not of pre-existing plants, in all sites. Exclusions also incremented recruitment, but only in sites with 8 to 21 years after abandonment and in mature forest. There was no significant effect of mammal exclusion on seedling community structure, although in older sites and in mature forest there were different patterns of species density, richness and diversity with respect to the control plots. Exclusions did not modify species composition significantly, although in the 8 to 21 year-old sites the density of individuals of late successional species increased in exclusions. The results indicate that mammal herbivory is an important cause of seedling mortality, which could modify the seedling

community structure and the establishment of late successional species in mature forests and in late succession. In early stages of forest regeneration in oldfields other factors are probably more important successional mechanisms than herbivory.

3. Introducción

Los bosques tropicales perennifolios (*sensu* Rzedowski 1978) de todo el mundo han sufrido durante las últimas décadas un proceso de transformación severo: reducción de su cobertura, fragmentación, modificación de su estructura biótica y de las relaciones ecológicas a corto y largo plazo, entre otras (Mendoza y Dirzo 1999). Dicha transformación es resultado de múltiples actividades humanas, tales como la tala para el establecimiento de actividades agropecuarias o de zonas urbanas, la extracción selectiva de madera, la caza de múltiples especies animales o la minería (Geist & Lambin 2002, Perz *et al.* 2005, Armenteras *et al.* 2006).

La extensión de la frontera agropecuaria constituye la principal causa de pérdida de cobertura de bosque tropical maduro (Houghton *et al.* 2000, Fearnside 2005, Morton *et al.* 2006). Dicha actividad implica comúnmente la tala, la quema, el arado y finalmente el establecimiento permanente de cultivos monoespecíficos de ciclo corto o de extensas praderas ganaderas. Este tipo de manejo conlleva comúnmente a la rápida pérdida de la fertilidad de los suelos, por lo que un porcentaje significativo de las áreas desmontadas son abandonadas al cabo de pocos años.

Posterior al abandono, se presenta en estas áreas un proceso de sucesión ecológica. La rapidez y facilidad con la que se recuperan los atributos estructurales y funcionales de la vegetación presente antes del disturbio dependen de múltiples factores, causantes de los procesos de cambio, tales como la historia de uso, la estructura del paisaje y las interacciones bióticas (Connell & Slatyer 1977, Pickett *et al.* 1987). En particular, se han identificado varios factores que limitan el avance de la sucesión en campos abandonados de zonas tropicales húmedas (Holl 1999, Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000, Meli 2003, Chazdon *et al.* 2007). Inmediatamente después del abandono, la inmigración de propágulos, la depredación de semillas y plántulas, la competencia por pastos o arvenses, el ataque por patógenos, las condiciones que causan estrés fisiológico, la compactación del suelo y los bajos niveles de nutrientes en el mismo, son todos factores que limitan el proceso de regeneración natural (Holl 1999, Wijdeven & Kuzee 2000, Holl *et al.* 2000,

Zimmerman *et al.* 2000, Myster 2004, Hooper *et al.* 2005). Al avanzar la sucesión, la disponibilidad de luz y nutrientes, así como la dispersión de propágulos de especies no pioneras, parecen cobrar importancia como factores claves en el proceso de regeneración del bosque (Thebaud & Strasberg 1997, Wunderle 1997, Guariguata & Ostertag 2001, van Breugel *et al.* 2006).

La herbivoría (*sensu stricto*: el consumo de tejido vegetativo de una planta), ha sido ampliamente propuesta como un mecanismo sucesional de la vegetación (Pickett *et al.* 1987, Davidson 1993, Morin 1999, Ritchie & Olff 1999), El consumo selectivo de plántulas de ciertas especies puede moldear la estructura, composición, dinámica y diversidad de especies de la comunidad regenerativa y por ende la ruta sucesional y la vegetación madura (Martínez-Ramos 1991, Sherman 2002). Este efecto ha sido ampliamente demostrado para ecosistemas de zonas templadas, donde se ha visto que la herbivoría, especialmente por mamíferos, limita la capacidad regenerativa y/o modifica la estructura final de la vegetación (Whelan 1989, Begon *et al.* 1996, Carson & Root 1999, Davidson 1993, Wilby & Brown 2001).

En el caso de las zonas tropicales, algunos estudios proponen que la herbivoría puede afectar la regeneración de la vegetación de bosque tropical perennifolio en campos abandonados (Holl *et al.* 2000, Guariguata & Ostertag 2001, Meli 2003). Sin embargo, la evidencia acumulada hasta el momento al respecto no es concluyente. Se ha documentado que la herbivoría de plántulas por mamíferos reduce la posibilidad de regeneración en los bordes de bosque y en pastizales adyacentes, limitando el avance horizontal de la vegetación (Wahungu *et al.* 1999, 2002), aunque en otros estudios no se encontraron diferencias en los niveles de pérdida de área foliar por herbivoría entre el interior del bosque, el borde y el área abierta adyacente (Myster 2004, Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). Por otra parte, la evidencia acumulada respecto a la regeneración en áreas abiertas (no en bordes de bosque) es mas bien circunstancial (Folgarait *et al.* 1995, Holl & Quiroz-Nietzen 1999).

No parecen existir estudios en los que se ponga a prueba a la herbivoría como mecanismo sucesional en campos abandonados de zonas tropicales húmedas. Aún más, ningún estudio ha evaluado el impacto de la herbivoría *sensu estricto* sobre la estructura de la comunidad vegetal en diferentes estados de la sucesión del bosque tropical perennifolio en campos abandonados. Este

es un aspecto importante de la ecología de los bosques tropicales secundarios si se tiene en cuenta que la densidad de mamíferos como roedores pequeños, los cuales actúan como depredadores de semillas y plántulas, puede ser muy alta en campos recientemente abandonados (Sánchez-Hernández *et al.* 2001, Zarza 2001), por lo que se esperaría un efecto importante de la herbivoría sobre la comunidad vegetal.

El presente estudio pretendió evaluar la hipótesis según la cual la herbivoría por mamíferos es un mecanismo estructurador de la comunidad vegetal durante el proceso sucesional, con la capacidad de modificar la velocidad a la cual se da el proceso de regeneración natural del bosque tropical perennifolio. Este trabajo hace parte de un proyecto de investigación que busca brindar las bases ecológicas para el manejo y la restauración de bosques tropicales secundarios. En particular, los resultados del presente trabajo permitirán plantear opciones de manejo que tengan en cuenta las implicaciones de la herbivoría por mamíferos al establecimiento de especies leñosas en bosques tropicales en diferente estado sucesional.

4. Antecedentes

4.1. *El papel de la herbivoría en la estructuración de la comunidad vegetal de bosques tropicales perennifolios maduros*

La herbivoría es considerada un mecanismo de mantenimiento de la diversidad. Para bosques tropicales perennifolios, los efectos negativos dependientes de la densidad o de la frecuencia constituyen uno de los mecanismos de mantenimiento de la diversidad que han recibido mayor evidencia empírica de apoyo (Wills *et al.* 1997, Terborgh *et al.* 2002, Wright 2002, Harms *et al.* 2000, Wills *et al.* 2006). Los herbívoros pueden favorecer el establecimiento y persistencia de especies raras al actuar de manera dependiente de la densidad (Janzen 1970, Hulme 1996, Terborgh *et al.* 2002, Wright 2002). La herbivoría también puede favorecer la coexistencia de especies vegetales si los herbívoros presentan preferencia por especies competitivamente dominantes, que en su ausencia monopolizarían el uso de recursos limitantes, o si existe la suficiente heterogeneidad espacial en la herbivoría como para que se creen refugios temporales a la misma (Pacala & Crawley 1992, Hulme 1996, Chesson 2000). Estos mecanismos actúan a diferentes escalas y funcionan de manera estabilizadora, reduciendo la competencia interespecífica más que la intraespecífica (Chesson 2000).

Estudios de exclusión de herbívoros han demostrado el papel que éstos desempeñan en la estructuración de la comunidad de plántulas de bosques tropicales a escala local. En general, la exclusión conlleva a incrementos en la densidad de plántulas, riqueza y diversidad de especies (Terborgh & Wright 1994, Asquith *et al.* 1997, Green *et al.* 1997, Ickes *et al.* 2001, Sherman 2002), aunque estos efectos pueden variar localmente (Martínez-Ramos 1991). Entre los mecanismos causantes de estas modificaciones se encuentran la depredación de semillas y la herbivoría de plántulas, el daño mecánico de las plántulas o mediante la modificación de las condiciones para su germinación y establecimiento. Dichos mecanismos actúan de manera dependiente de la densidad (Martínez-Ramos 1991) o a través de la selección de las especies más palatables por parte de los herbívoros (Ickes *et al.* 2002), afectando procesos a nivel poblacional, tales como las tasas de emergencia, crecimiento

y supervivencia de las plántulas (DeSteven & Putz 1984, Sork 1987, Dirzo & Miranda 1991, Asquith *et al.* 1997). A pesar de la evidencia anterior, los efectos de los herbívoros sobre la comunidad de árboles adultos no están esclarecidos aún (Green *et al.* 1997, Ickes *et al.* 2001),

El efecto de la herbivoría sobre la comunidad de plántulas se ha analizado también comparando áreas con diferentes comunidades de mamíferos. Dichos estudios han propuesto la existencia de un control descendente a través de la cadena trófica, de tal forma que las poblaciones de herbívoros tienen la capacidad de regular la estructura de la comunidad de plántulas (Dirzo & Miranda 1991, Roldán & Simonetti 2001, Terborgh *et al.* 2001, Wright *et al.* 2001, Wright 2003, Terborgh *et al.* 2006). La defaunación de los bosques tropicales conllevaría a un incremento en la densidad y probabilidad de supervivencia de plántulas y, a largo plazo, a la reducción de la riqueza y diversidad debido a un proceso de exclusión competitiva (Dirzo & Miranda 1991, ver también Martínez-Ramos 1991). Sin embargo, los estudios comparativos de diferentes bosques no ofrecen evidencias claras en favor de dicha hipótesis (ver Wright *et al.* 1994 y Roldán & Simonetti 2001). Es posible que la defaunación no sólo incluya a los grandes predadores sino también a sus principales presas o que dichas modificaciones impliquen cambios en la abundancia de otros otros enemigos naturales (insectos, parásitos y patógenos, ver por ejemplo Terborg *et al.* 2006). Si bien es claro que una modificación profunda de la comunidad de mamíferos tiene efectos sobre la comunidad regenerativa (Dirzo & Miranda 1991, Wright *et al.* 1994, Terborg *et al.* 2006), la magnitud y dirección de tal efecto parecen depender de las condiciones particulares de cada sitio y la biota involucrada en el proceso (Martínez-Ramos 1991, Asquith *et al.* 1997, Roldán & Simonetti 2001).

4.2. *Herbivoría y sucesión secundaria en bosques tropicales*

El cúmulo de conocimiento anterior respecto al efecto de la herbivoría *sensu stricto* sobre la estructura de la comunidad vegetal en bosques tropicales perennifolios, proviene de estudios en bosques maduros o poco perturbados por actividades humanas. Existe poca información acerca del papel que desempeña esta interacción en la estructuración de la vegetación luego de

perturbaciones como la tala y quema para la apertura de zonas de cultivo y el establecimiento de potreros (Crawley 1983, Guariguata & Ostertag 2001, Meli 2003).

Múltiples factores afectan el desarrollo de la vegetación durante la sucesión (Connell & Slatyer 1977, Pickett *et al.* 1987). La sucesión secundaria en zonas tropicales húmedas sometidas a perturbaciones por actividades agropecuarias se encuentra influenciada, de manera general, por la estocasticidad, la biología de las especies, las interacciones entre las mismas y por la relación entre factores bióticos y abióticos (Guariguata & Ostertag 2001, Chazdon 2003). En la fase inicial de recuperación, durante la cual el proceso más importante parece ser la colonización, son especialmente relevantes la depredación de semillas y plántulas, la competencia por pastos o arvenses, el ataque por patógenos, las condiciones microambientales drásticas, la compactación del suelo y los bajos niveles de nutrientes en el mismo (Holl 1999, Holl *et al.* 2000, Wijdeven & Kuzee 2000, Zimmerman *et al.* 2000, Meli 2003, Myster 2004, Hooper *et al.* 2005). Al avanzar la sucesión, cobran mayor importancia los mecanismos dependientes de la densidad, especialmente la competencia por luz, así como la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la dispersión de propágulos de especies no pioneras, (Walker & Chapin 1987, Thebaud & Strasberg 1997, Wunderle 1997, Guariguata & Ostertag 2001, van Breugel *et al.* 2006, Chazdon *et al.* 2007).

Respecto a la herbivoría, se ha propuesto que ésta puede constituir un factor limitante para la regeneración natural de los bosques tropicales, al disminuir la tasa de crecimiento y probabilidad de supervivencia de las plántulas (Vasconcelos & Cherrett 1997, Zimmerman *et al.* 2000, Guariguata & Ostertag 2001, Wahungu *et al.* 2002, Meli 2003), y al afectar de manera diferencial el establecimiento de ciertas especies (Vasconcelos & Cherrett 1997, Zimmerman *et al.* 2000, Wahungu *et al.* 2002). Sin embargo, la información disponible es mas bien circunstancial. La herbivoría de plántulas por mamíferos puede reducir drásticamente la sobrevivencia de plántulas en potreros abandonados (Holl & Quiroz-Nietzen 1999), aunque la tasa de pérdida foliar puede ser similar respecto al bosque maduro (Howlett & Davidson 2001). Ningún estudio ha evaluado explícitamente el efecto de la herbivoría sobre los atributos estructurales de la comunidad vegetal (composición, abundancia,

diversidad) en diferentes estados de la sucesión de bosques tropicales luego de disturbios por actividades agropecuarias.

El papel de la herbivoría en la sucesión ha sido estudiado en otros ecosistemas, tales como bosques y praderas de zonas templadas y sabanas africanas, para los que se ha encontrado que la herbivoría puede definir la velocidad de la sucesión o la diversidad de la comunidad vegetal (Begon *et al.* 1996, Carson & Root 1999, Davidson 1993, Wilby & Brown 2001). En algunos estudios se han propuesto modelos sobre el efecto de la herbivoría en la velocidad sucesional (Davidson 1993, Ritchie & Olf 1999), los cuales se basan en el efecto de la disponibilidad de recursos sobre la palatabilidad de las especies vegetales.

Davidson (1993) propone que los patrones de disponibilidad de nitrógeno y carbono en sistemas sucesionales templados afectan los sistemas defensivos de las plantas, de tal forma que en estados sucesionales tempranos los herbívoros consumen especies sucesionales intermedias (arbustos y plántulas de árboles) y evitan las de estados sucesionales tempranos por su alto contenido de defensas basadas en nitrógeno, retardando así la sucesión. Por el contrario en estados sucesionales avanzados, los herbívoros prefieren las especies sucesionales tempranas e intermedias, debido a que aquellas propias de estados sucesionales tardíos poseen amplios mecanismos de defensa basados en el carbono, acelerando la sucesión.

Ritchie & Olf (1999) amplían el modelo anterior y plantean que el tamaño de los herbívoros interactúa con el tipo de recurso limitante, que determina la palatabilidad del recurso dominante, para definir el efecto de la diversidad de herbívoros en la comunidad vegetal. Proponen un modelo conceptual basado en el tipo de recurso limitante (agua, nutrientes, luz) y las restricciones que éstos imponen al rango de variación en el tamaño de los herbívoros para plantear hipótesis acerca del efecto de la diversidad de herbívoros sobre la vegetación. El resultado para la vegetación dependerá de su historia de herbivoría y del escenario de recursos limitantes. En el caso de sitios con suelos pobres en nutrientes pero con buen nivel de humedad, como podría ser el de buena parte de los bosques tropicales perennifolios, el modelo propone la existencia de un mosaico de plantas de baja calidad forrajera pero abundantes y plantas de alta calidad pero escasas. En condiciones de alta

diponibilidad de agua, se esperaría que la comunidad de herbívoros incluya animales grandes, dado que la humedad permitiría una productividad lo suficientemente alta para soportar sus altos requerimientos metabólicos. Los grandes herbívoros consumirían los recursos de baja calidad, más abundantes, mientras que los pequeños consumirían los recursos de alta calidad, raros. El efecto neto sería entonces de carácter compensatorio, con un efecto muy pequeño o negativo sobre la composición y diversidad de la comunidad vegetal. Bajo estas condiciones, los herbívoros acelerarían la sucesión temprana, en favor de las especies tardías (competidoras superiores), poco palatables, al consumir las colonizadoras tempranas altamente nutritivas. Sin embargo, con el desarrollo de la vegetación los herbívoros de gran tamaño jugarían un papel importante al consumir estas especies abundantes y de baja calidad, de tal forma que la herbivoría no afectaría la velocidad sucesional.

4.3. La comunidad de mamíferos herbívoros en diferentes estados sucesionales del bosque tropical perennifolio; implicaciones para la dinámica de la vegetación

Las áreas de bosque tropical perennifolio que han sido abiertas al uso agropecuario y que hoy en día se encuentran dentro de una compleja matriz de áreas transformadas, se caracterizan por una modificación profunda de la estructura de la comunidad de herbívoros vertebrados (Sánchez-Hernández *et al.* 2001, Zarza 2001). Dicha modificación implica principalmente: 1) la reducción en la riqueza de especies de mamíferos, con la pérdida de especies de gran tamaño debido a la falta de hábitat y/o a la caza y 2) el incremento, a veces desmedido, de la densidad de especies de tamaño pequeño, especialmente roedores. Estos efectos son menos severos en la medida en que exista una extensa matriz de bosque maduro aledaña (Medellín & Equihua 1998) y tienden a revertirse al incrementarse el tiempo transcurrido desde la perturbación (Dunn 2004).

Algunos estudios realizados en los bosques tropicales perennifolios del sureste mexicano muestran que en áreas disturbadas por actividades agropecuarias, la densidad de algunas especies de mamíferos pequeños, como *Oryzomys couesi*, *O. melanotis*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Sigmodon*

hispidus, se incrementa considerablemente respecto a los bosques conservados (Sánchez-Hernández *et al.* 2001, Zarza 2001). Algunos de estos roedores logran densidades hasta de 100 ind/Ha (Gilbeto Jamangapé *com. pers.*) Por el contrario, *Didelphis marsupialis*, *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus* prefieren hábitats poco perturbados. En el Apéndice 1 se presenta el listado de especies de mamíferos herbívoros y de removedores de semillas reportados para la región de la Selva Lacandona, junto con información sobre su preferencia de habitat.

Con el incremento en la densidad de mamíferos pequeños en estados sucesionales tempranos, se esperaría un incremento en la tasa de depredación de semillas y plántulas. Algunos autores han reportado un incremento en las tasas de remoción de semillas luego de la perturbación del bosque (Hammond 1995, Peña-Claros & De Boo 2002, Corzo 2007), aunque no existe consenso al respecto (ver Notman & Gorchov 2001, DeMattia *et al.* 2004, Andresen *et al.* 2005). La depredación de semillas plántulas por mamíferos sería especialmente relevante para especies con semillas grandes (generalmente especies sucesionales tardías), que serían preferidas sobre aquellas con semilla pequeña (generalmente especies sucesionales tempranas), al constituir un recurso de mayor calidad.

Al avanzar la sucesión, la reducción en la densidad de mamíferos pequeños asociada al aumento de la complejidad de la cobertura vegetal conlleva a una reducción en la presión por depredación. Adicionalmente, la recuperación de la diversidad y composición de la comunidad de mamíferos, debido al ingreso de mamíferos cada vez de mayor tamaño, implicaría una distribución más uniforme de la presión por herbivoría sobre los diferentes grupos funcionales de plantas (efectos compensatorios *sensu* Ritchie & Olff 1999, Terborgh *et al.* 2006). La reaparición de folívoros, que consumen preferencialmente las especies de rápido crecimiento, caracterizadas por poseer un alto contenido nutricional y por su poco eficaz sistema defensivo (Coley *et al.* 1985, Coley & Barone 1996), podría llevar a la reducción en la tasa de regeneración de especies sucesionales tempranas.

4.4. *Herbivoría y restauración de bosques tropicales perennifolios*

Miles de hectáreas de bosques tropicales desaparecen anualmente debido a la extensión de la frontera agropecuaria, pero la rápida pérdida de la fertilidad de los suelos hace que al mismo tiempo muchas de estas áreas desmontadas sean abandonadas al cabo de pocos años. Como resultado de dicha dinámica, cerca de la mitad de los bosques tropicales son bosques secundarios en diferentes estados de regeneración (FAO 2005). Si bien en éstas áreas se presenta un proceso de regeneración natural del bosque, éste puede ser muy lento o aún detenerse, por lo cuál se requiere una intervención activa si se desea acelerar su recuperación.

Es necesario refinar el conocimiento sobre los procesos ecológicos relacionados con la sucesión secundaria con el fin de considerarlos en el manejo de áreas en recuperación (Holl *et al.* 2000, Guariguata & Ostertag 2001). La restauración ecológica, como una forma de manejo, requiere estudios integrales que evalúen al mismo tiempo la mayor parte de factores ecológicos posibles que pudiesen actuar como limitantes a dicho proceso (Holl *et al.* 2000). Específicamente, la identificación de las barreras bióticas y abióticas para el establecimiento de plántulas permitiría sugerir metodologías de restauración efectivas (Vasconcelos & Cherrett 1997, Zimmerman *et al.* 2000).

La herbivoría de plántulas ha sido propuesta como limitante para la reforestación de potreros abandonados (Folgarait *et al.* 1995, Holl & Quiros-Nietzen 1999). En este sentido es importante saber si la herbivoría constituye un mecanismo estructurador de la comunidad sucesional, como ha sido demostrado para los bosques maduros, y en especial si dicho efecto estructurador se manifiesta en atributos de la sucesión tales como la tasa de recuperación de la estructura vegetal, la ruta sucesional o el reemplazo de especies.

5. Hipótesis y Objetivos

Basados en los antecedentes mostrados previamente, se esperaría que la exclusión de mamíferos herbívoros: 1) incremente la densidad de individuos y especies y la diversidad de la comunidad de plántulas al disminuir una de sus fuentes de mortalidad, la herbivoría, 2) Produzca un incremento relativamente mayor en estadíos iniciales de la sucesión, al proteger a las plántulas de las altas densidades de mamíferos pequeños presentes en estos sitios, y se reduzca al avanzar la edad sucesional como resultado de la aparición de efectos compensatorios y de la acción de la competencia interespecífica, pudiendo llegar a ser negativo en el bosque maduro en el caso de la riqueza de especies y la diversidad, 3) favorezca el establecimiento de especies sucesionales tardías en estados iniciales de la sucesión, mientras que no tenga ningún efecto sobre el reemplazamiento de grupos funcionales de especies en sucesiones avanzadas.

Con el fin de probar estas predicciones, el presente estudio pretendió evaluar: 1) el efecto de la exclusión de vertebrados sobre el cambio en la estructura de la comunidad de plántulas en relación a la edad sucesional de la vegetación y, 2) establecer si la herbivoría afecta de manera diferencial la regeneración de grupos funcionales de especies definidos con base en su comportamiento a lo largo del proceso de sucesión ecológica.

6. Métodos

6.1. Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en la región de Marqués de Comillas, en predios del ejido Loma Bonita (Ocosingo, Chiapas; 16°05'N, 91°00'O), así como dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules. La temperatura promedio anual es de 24.7°C. La precipitación anual promedio es de 3000 mm distribuidos de manera unimodal, con un período seco entre febrero y abril (< 100 mm/mes) y un período de lluvias entre mayo y enero, con valores máximos entre agosto y septiembre (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002, Rodríguez 2005). El estudio se realizó en sitios ubicados en la unidad geomorfológica más común en la región, que consiste de pequeñas colinas y valles con suelos arenosos y calcáreos con pH<5.5 (Celedón 2006). La vegetación previa a las perturbaciones consistía principalmente de bosque tropical perennifolio (sensu Rzedowski 1978). Hoy en día la región de Marqués de Comillas es un mosaico de parcelas agrícolas pequeñas, potreros, bosques secundarios (<10 años de edad sucesional en su mayoría) y relictos de bosque maduro (Chazdon *et al.* 2007). Descripciones más extensas de las características del sitio se encuentran en Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos (2002) y Siebe *et al.* (1996).

6.2. Diseño experimental

Se estudió un conjunto de siete sitios correspondientes a milpas en desuso con edades de abandono entre 1 y 21 años, y en las cuales se ha desarrollado un proceso de regeneración natural de la vegetación. Además, se incluyeron dos sitios adicionales en bosque maduro sin previo uso agrícola conocido ubicados dentro de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (Tabla 1). En todos los sitios se han venido desarrollando, desde el año 2001, diferentes estudios sobre la dinámica de la vegetación secundaria (Dieleman 2003, Markesteijn 2003, van Bruegel *et al.* 2006, Chazdon *et al.* 2007, Corzo 2007). En cada sitio se encuentra delimitada una parcela permanente de 10 x 50 m, dentro de la cual se encuentran demarcados 20 cuadrantes de 1 x 2 m, ubicados de

manera aleatoria. Cinco de estos cuadrantes se escogieron al azar y al lado de cada uno, a una distancia no mayor de 2 m, se delimitaron dos cuadrantes adicionales de 1 x 2 m.

Para determinar el efecto de la ausencia/presencia de herbívoros sobre la comunidad de plántulas, los cinco cuadrantes previamente marcados funcionaron como controles (C) y los recién delimitados fueron rodeados con malla de gallinero de alambre de 6 cm² de apertura y 1.2 m de altura, con el fin de excluir a los vertebrados. Se establecieron dos tipos de exclusión. El primero fue denominado Malla Sencilla (MS) y consistió en una malla con 6 perforaciones de 10 x 10 cm en su parte inferior a manera de puertas, distribuidas de manera uniforme, para permitir la entrada de mamíferos pequeños. El segundo tipo consistió en exclusiones sin perforaciones y con una banda adicional de malla en los 15 cm inferiores (dejando aperturas de 2 cm²), con el fin de asegurar la exclusión de todos los mamíferos, incluyendo los roedores más pequeños (Ver Anexo 1 para una asignación cualitativa de tamaños). Esta exclusión se denominó Malla Doble (MD). En ambos casos, la porción inferior de la malla se fijó al suelo usando ganchos de alambre que fueron enterrados. En cada sitio se establecieron cinco tríos de cuadrantes, para un total de 15 cuadrantes por sitio. En cada uno de los cuadrantes se marcaron al inicio del experimento (febrero de 2005) todos los individuos de árboles, arbustos y lianas entre 10 y 150 cm de altura y se midió su altura (hasta el meristemo apical de la rama más alta). A intervalos de tres meses durante un año se registraron las mismas variables anteriores, los individuos muertos y se marcaron y midieron las plántulas reclutadas. Las plantas se identificaron en campo y con la ayuda de fotografías. En adelante, todos los individuos incluidos en el trabajo serán denominados plántulas.

Tabla 1. Características de los sitios de estudio en Márques de Comillas, Chiapas. Los sitios fueron agrupados en cuatro categorías sucesionales con base en su edad, similitud en la estructura de la vegetación y en la dinámica de la comunidad de plántulas (ver texto para mayor detalle).

Sitio	Categoría sucesional	Características del sitio
Héctor 0	1	Un año de abandono. Estrato herbáceo-arbustivo dominante, alta cobertura de helecho petatilla (<i>Pteridium aquilinum</i>) y de pastos. Colinda con potreros y parcelas abandonadas hace más de 5 años. El bosque maduro se encuentra a 200 m de distancia, separado por un río. El manejo previo del sitio involucró quemas periódicas.
Rafa 0	1	Un año de abandono. Dosel de 4-6 m de altura, alta densidad de individuos de <i>Trema micrantha</i> , <i>Trichospermum mexicanum</i> y <i>Ochroma pyramidale</i> . Sitios de 1 y 5 años de abandono contiguos. Relicto de bosque maduro a 25 m de distancia.
Rafa 1	5	5 años de abandono. Dosel de 8-10 m de altura, alta densidad de individuos de <i>O. pyramidale</i> y <i>T. mexicanum</i> . Sitios de 1 año de abandono contiguos. Relicto de bosque maduro a 25m.
Adolfo	5	5 años de abandono. Dosel de 10-12 m de altura. Alta diversidad de especies, siendo las más abundantes: <i>Bursera simaruba</i> , <i>Inga pavoniana</i> y <i>Spondias mombin</i> . El bosque maduro se localiza a 200m.
Héctor 1	5	5.5 años de abandono. Dosel de 8-10 m de altura, alta densidad de individuos de <i>T. Mexicanum</i> , <i>Hirtella sp.</i> , <i>Psidium friedrichsthalianum</i> y <i>Vochysia guatemalensis</i> . Colinda con potreros y parcelas de 1 o más años. El bosque maduro se encuentra a 200 m de distancia, separado por un río.
Fermín 4	8.5 - 21	8.5 años de abandono. Dosel de 10-12 m de altura. Alta diversidad de especies, siendo las más abundantes: <i>Croton schiedeanus</i> , <i>Inga pavoniana</i> y <i>Spondias mombin</i> y <i>Psychotria deflexa</i> . El bosque maduro se localiza a 300m.
Héctor 17	8.5 - 21	21 años de abandono. Dosel de 15 m de altura. Alta diversidad de especies, siendo las más abundantes: <i>Acacia hayesii</i> , <i>Zanthoxylum sp.</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Brosimum sp.</i> , <i>Piratineria guianensis</i> e <i>Inga pavoniana</i> . El bosque maduro se localiza a 25m.
Lomo Miguel	BM	Bosque maduro. Dosel de 25-30 m de altura. Algunas de las especies comunes en el sitio son: <i>Acacia usumacintensis</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> , <i>Inga punctata</i> , y <i>Trophis racemosa</i> . Rodeado por matriz de bosque maduro.
Petatilla	BM	Bosque maduro. Dosel de 20-25m de altura. Algunas de las especies comunes en el sitio son: <i>Brosimum costaricanum</i> , <i>Cymbopetalum mayanum</i> , <i>Piratineria guianensis</i> . Rodeado por matriz de bosque maduro.

6.3. Análisis de datos

Se utilizaron cinco variables para caracterizar la estructura de la comunidad de plántulas: densidad de individuos, densidad de especies, riqueza total de especies, diversidad de especies y equitatividad. La densidad de especies fue calculada como el número de especies observadas por unidad de área (Gotelli & Colwell 2001). La riqueza de especies se estimó realizando análisis de rarefacción. Para cada sitio se construyeron curvas de acumulación de especies por tratamiento y con base en éstas se estimó el número de especies, utilizando como número de individuos estándar el número de individuos acumulados en el tipo de exclusión que acumuló menos individuos (como lo proponen Gotelli & Colwell 2001). El índice de Shannon fue utilizado para calcular la diversidad de especies, así como la equitatividad de la comunidad (Magurran 1988). El cálculo se realizó utilizando el programa Estimates 7.5 (Colwell 2005).

Para analizar la dinámica de la comunidad bajo las diferentes condiciones de exclusión de herbívoros, se calculó el cambio relativo en el tiempo (CR) de cada una de las variables de estructura de la comunidad bajo cada tratamiento, según la siguiente fórmula:

$$CR = \frac{Y_{t=x}}{Y_0}$$

donde Y_0 es el valor de la variable de interés al inicio del experimento y $Y_{t=x}$ su valor para los censos posteriores ($x= 3, 6, 9$ o 12 meses). El cambio relativo es entonces una variable adimensional que evalúa la proporción de cambio acumulada en el tiempo para la variable de interés. Si el valor de la variable aumentó respecto al censo inicial entonces $CR > 1$, y por el contrario al reducirse su valor $CR < 1$. Esta relativización respecto al valor inicial fue necesaria debido a que los valores iniciales para las variables podían diferir entre tratamientos y entre sitios.

Se utilizaron análisis de medidas repetidas para establecer si existían diferencias en los valores de CR entre los tratamientos, así como en el comportamiento de las variables a lo largo del año de estudio, utilizando el programa estadístico SYSTAT 11.0 (SYSTAT Software Inc. 2004). Los valores

de CR fueron transformados utilizando el logaritmo natural. El diseño utilizado fue uno en el que el tipo de exclusión se anidó dentro de la edad sucesional, para lo cual se establecieron cuatro categorías de edad: 1, 5, 8.5-21 y BM (Tabla 1). En todos los análisis, los sitios constituyeron las réplicas. Para cada combinación de sitio, tipo de exclusión y censo se calculó un único valor de cada una de las variables de estructura, al incluir todos los individuos censados en los cinco cuadrantes. Los sitios de 8.5 y 21 años de edad fueron agrupados en la misma clase de edad debido a que no se disponía de réplicas de la misma edad en ninguno de los dos casos y a que, de acuerdo a análisis preliminares, el comportamiento de las variables de la comunidad en estos dos sitios fue similar (más que entre los sitios de 5 años y el de 8.5 años). Por ejemplo, mientras que en los sitios de 5 años no existieron nunca diferencias aparentes entre las exclusiones y los controles para la densidad de individuos, en los sitios de 8.5 y 21 años las exclusiones siempre tendieron a incrementar la densidad (ver más adelante). Los análisis se realizaron para toda la comunidad y de manera independiente para cada una de las formas de vida. Adicionalmente, se analizaron la densidad y diversidad de especies para los ingresos únicamente, caso en el cual se utilizaron directamente los valores de dichas variables (no se calculó CR).

Con el fin de determinar si la herbivoría afecta de manera diferencial la regeneración de grupos funcionales de especies definidos con base en su comportamiento a lo largo de la sucesión, las especies fueron clasificadas como pioneras (P), sucesionales intermedias (SI) o sucesionales tardías (ST), con base en características como el tamaño de sus semillas, su capacidad para germinar en condiciones de luz o sombra y el tiempo relativo que tardan para llegar a la madurez. Esta clasificación se basó en el conocimiento ecológico que se tiene para muchas de las especies registradas por parte de expertos que han trabajado con el sistema por más de veinte años. Las especies pioneras sólo se establecen en sitios abiertos y tienen semillas pequeñas, dispersión amplia, elevada fecundidad, crecimiento rápido y ciclos de vida cortos (< 50 años, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995). En el sitio de estudio representantes de este grupo son *Cecropia peltata*, *Trichospermum mexicanum*, *Ochroma pyramidale* y *Trema micrantha* (van Breugel *et al.* 2006). Las especies de sucesión intermedia tienen requerimiento elevados de luz para

desarrollarse y crecen de manera abundante en vegetación secundaria aunque pueden persistir por algún tiempo creciendo bajo el dosel, algunas de ellas estableciéndose aún en la sombra. Su ciclo de vida supera los cincuenta años y algunas especies de árboles pueden alcanzar el dosel superior; *Alchornea latifolia*, *Bursera simaruba*, *Ceiba pentandra*, *Inga punctata*, *Spondias radlkoferi*, *Stemadenia donnell-smithii*, son representativas de este grupo. Las especies sucesionales tardías poseen elevada tolerancia a la sombra, semillas grandes, amplia variación en alturas máximas de maduración, crecen lentamente y tienen ciclos de vida largos, usualmente mayores a 100 años (Denslow 1987, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995). Especies representativas de este grupo son: *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Calophyllum brasiliense*, *Nectandra reticulata* y *Vochysia guatemalensis*.

Para el análisis de los grupos funcionales se determinó el efecto de las exclusiones sobre el cambio relativo en la densidad de individuos y la densidad de especies en cada grupo, utilizando análisis de medidas repetidas. Los análisis fueron realizados de manera independiente para cada categoría de edad sucesional debido a la escasez de datos para algunos grupos en algunos estadios sucesionales.

Como variables explicativas de los cambios observados en la estructura de la comunidad, se calculó el número de individuos nuevos que ingresaron a lo largo del año, la probabilidad de supervivencia, el número de especies nuevas que ingresaron y la tasa de extinción de especies presentes al inicio del estudio. El comportamiento de dichas variables se analizó con modelos lineales generalizados, utilizando el programa estadístico GLIM 3.77 (Royal Statistical Society, Nottingham, UK). El diseño utilizado fue uno similar al de un análisis de medidas repetidas, pero con un único término de error. Para el número de individuos y de especies nuevas se consideró un error Poisson, mientras que para la supervivencia de individuos y extinción de especies se empleó un error binomial. Cuando los datos presentaron sobredispersión (devianza residual/grados de libertad residuales > 1), se procedió a corregirlo con un factor escalamiento como lo indica Crawley (1993). La significancia de los efectos producidos por cada factor fue probada usando la distribución de χ^2 cuando $n > 30$ y la distribución F cuando $n < 30$, como lo sugiere Crawley (1993).

Adicionalmente, para definir el efecto de la exclusión sobre los cambios en la composición de la comunidad de plántulas se calculó el índice de similitud de Chao-Sørensen (Chao *et al.* 2005) entre el inicio del experimento y cada uno de los censos siguientes. Este índice se seleccionó sobre otros dado que provee un valor de similitud corregido al estimar la presencia de especies raras que no fueron detectadas en el muestreo. Para analizar el patrón de cambio a través del tiempo se utilizó un análisis de medidas repetidas, para el cual se transformó la variable usando el arcoseno de su raíz cuadrada.

En todos los análisis estadísticos realizados se utilizó el método de Bonferroni para corregir el nivel de alpha en las comparaciones múltiples *a posteriori*.

7. Resultados

7.1. Supervivencia, ingresos y densidad

La exclusión de mamíferos no tuvo ningún efecto sobre la supervivencia de las plántulas para toda la comunidad (Tabla 2). Sin embargo, al realizar un análisis discriminando las plántulas por su fecha de ingreso a la comunidad se encontró que la supervivencia si depende de este factor (Tabla 3). Las exclusiones aumentaron la probabilidad de supervivencia de la plántulas reclutadas luego del establecimiento de las exclusiones, mientras que no tuvieron ningún efecto sobre la supervivencia de plántulas preexistentes (Figura 1). Este efecto se presentó en todas las edades sucesionales, aunque la supervivencia acumulada difirió entre sitios de diferente edad (Tabla 3). Los sitios de edad 1 mostraron tasas de supervivencia acumulada muy bajas y la diferencia entre el control y las exclusiones fue la más estrecha de entre todas las clases de edad. No se encontraron diferencias significativas entre las exclusiones MS y MD. Cabe notar también que las curvas de supervivencia para los ingresos bajo exclusión son casi idénticas (paralelas) a las de las plántulas preexistentes (Figura 1). El bajo número de ingresos imposibilitó realizar análisis independientes para cada una de las formas de vida.

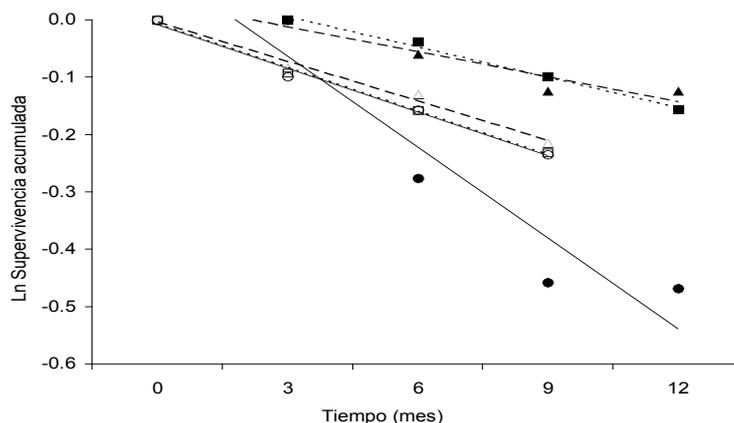


Figura 1. Curvas de supervivencia para plántulas registradas al inicio del estudio (símbolos blancos) y para las que ingresaron entre febrero y abril (símbolos negros). Los valores corresponden al promedio para todos los sitios de estudio. Las exclusiones son: Control (círculos), Malla Sencilla (triángulos) y Malla Doble (cuadrados). El valor de supervivencia inicial para cada grupo se coloca sólo como referencia.

Tabla 2. Análisis de Devianza aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión, Período del año) sobre la probabilidad de supervivencia trimestral de la comunidad de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de χ^2 con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 65.4% de la devianza total.

Factor	Devianza	GL	R ²	P
Edad	108.38	3	0.488	<0.001
Exclusión(Edad)	2.22	8	0.010	0.974
Período	11.84	3	0.053	0.008
Período*Edad	25.21	9	0.113	0.003
Período*Exclusión(Edad)	6.70	24	0.030	1.000
Error	67.82	60		
Total	222.17	107		

Tabla 3. Análisis de Devianza aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión, Tiempo transcurrido) sobre la tasa de supervivencia acumulada de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) presentes al inicio del experimento (a) e ingresos en el período feb-mayo (b). Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de χ^2 con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica 70.4 y 61.1% de la devianza total en a) y b) respectivamente.

a)

Factor	Devianza	GL	R ²	P
Edad	108.00	3	0.512	<0.001
Exclusión(Edad)	5.61	8	0.027	0.691
Tiempo	40.43	2	0.192	<0.001
Tiempo*Edad	8.22	6	0.039	0.222
Tiempo*Exclusión(Edad)	1.52	16	0.007	1.000
Error	47.35	45		
Total	211.14	77		

b)

Factor	Devianza	GL	R ²	P
Edad	20.82	3	0.152	<0.001
Exclusión(Edad)	53.14	8	0.388	<0.001
Tiempo	9.71	2	0.071	0.008
Tiempo*Edad	4.16	6	0.030	0.655
Tiempo*Exclusión(Edad)	2.12	16	0.015	1.000
Error	46.94	36		
Total	136.89	71		

La probabilidad de supervivencia trimestral de las plántulas para toda la comunidad (árboles, arbustos y lianas) dependió de la edad sucesional de la vegetación (Tabla 2). Los sitios de un año tuvieron probabilidades de supervivencia inferiores, seguidos por los sitios de bosque maduro; las mayores tasas de supervivencia se presentaron en los sitios de 5 a 21 años de edad (Figura 2). La supervivencia cambió también a lo largo del año y dicha variación dependió de la edad sucesional (Tabla 2). Los sitios de un año presentaron valores de supervivencia significativamente inferiores entre agosto y octubre, período que comprende la época de mayor precipitación. Para los otros sitios, las diferencias entre períodos no fueron significativas (Figura 2).

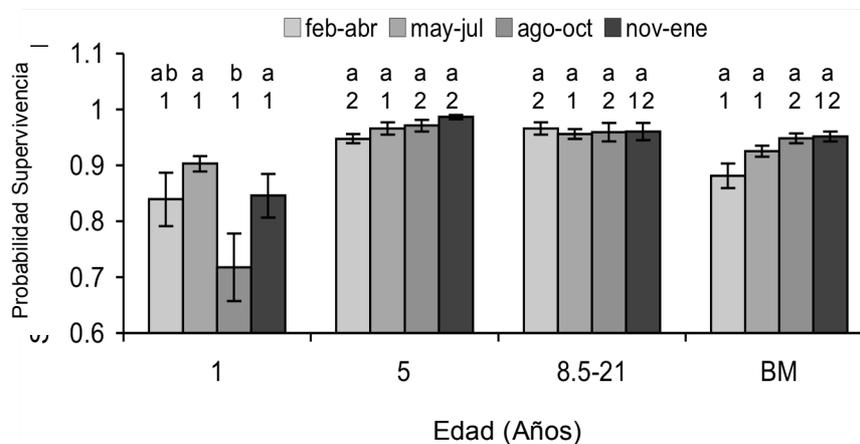


Figura 2. Probabilidad de supervivencia trimestral de las plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m), como función de la edad sucesional y el período del año. Letras diferentes sobre las columnas indican diferencias significativas entre períodos dentro de cada edad sucesional. Números diferentes indican diferencias significativas entre edades sucesionales para el mismo período del año. Las columnas representan el valor promedio (\pm error estándar).

Todas las formas de vida mostraron el mismo patrón de comportamiento en la probabilidad de supervivencia respecto a la edad sucesional y al período del año, excepto en los sitios de edad 1. La mortalidad de los árboles en los sitios de edad 1 fue significativamente inferior entre noviembre y mayo (0.48-0.61 en promedio), mientras que para arbustos y lianas fue superior a 0.85 en todos los períodos. A diferencia de las otras formas de vida, la supervivencia de las lianas no varió a lo largo del año ni depende de la edad sucesional, aunque se presentó un efecto significativo de las exclusiones ($\chi^2=20.68$, g.l.=11, $P=0.037$).

El tratamiento de exclusión generó efectos significativos sobre el reclutamiento para toda la comunidad (árboles, arbustos y lianas), aunque dicho efecto dependió de la edad sucesional (Tabla 4). Las exclusiones incrementaron significativamente el número de ingresos en los sitios de BM respecto al control, con un número de ingresos máximo bajo la exclusión MD y valores intermedios en MS. En los sitios de 8.5-21 años sólo la exclusión MD incrementó significativamente el reclutamiento. Las exclusiones no tuvieron efecto en los sitios de 1 y 5 años de edad (Figura 3). Análisis independientes por formas de vida muestran que los árboles y las lianas presentan el mismo comportamiento que la comunidad total, aunque no se presentan diferencias significativas entre tratamientos para ninguna de las edades, mientras que los arbustos, además de tener un número de ingresos muy inferior, son afectados por la exclusión sólo en sitios con 8.5-21 años de edad sucesional.

Tabla 4. Análisis de Devianza aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el número de plántulas reclutadas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de χ^2 con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 71.9% de la devianza total.

Factor	Devianza	GL	R ²	P
Edad	49.20	3	0.157	<0.001
Exclusión(Edad)	30.55	8	0.097	<0.001
Período	128.30	3	0.409	<0.001
Período*Edad	20.91	9	0.066	0.013
Período*Exclusión(Edad)	15.36	24	0.043	0.910
Error	69.10	60		
Total	313.45	107		

La edad sucesional también tuvo un efecto significativo sobre el número de ingresos (Tabla 4). Los sitios de bosque maduro tuvieron en promedio una mayor tasa de reclutamiento, mientras que los sitios de 1 año de sucesión tuvieron los valores más bajos; los sitios con edad sucesional de 5 a 21 años tuvieron valores intermedios (Figura 3 y 4). El número de ingresos cambió también a lo largo del año y dicho cambio dependió de la edad sucesional (Tabla 4). En general, el

número de ingresos fue máximo durante el período de mayo-julio, coincidiendo con el inicio del período principal de lluvia, y un mínimo durante el siguiente trimestre (Figura 4); sólo en los sitios de edad 1 el máximo de ingresos se presentó durante el período febrero-abril. Los análisis de devianza para cada forma de vida arrojaron resultados similares a los obtenidos para la comunidad total, excepto por la interacción Período-Edad, que en ninguno de los casos resultó significativa.

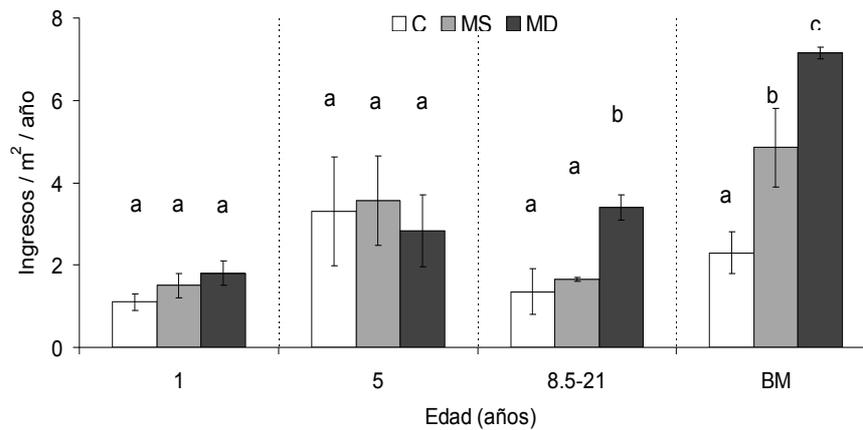


Figura 3. Reclutamiento de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) para diferentes estados de regeneración del bosque y tipos de exclusión de vertebrados. Las columnas representan el valor promedio para el total de la comunidad (± 1 error estándar). Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada edad sucesional. Las exclusiones son: Control (C), Malla Sencilla (MS) y Malla Doble (MD).

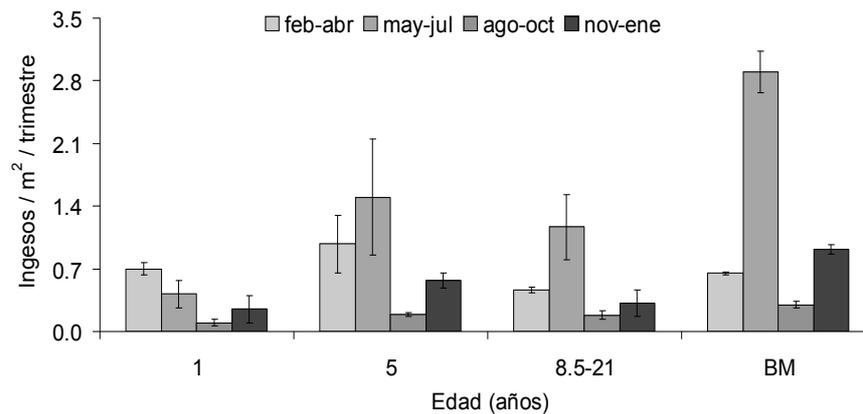


Figura 4. Reclutamiento de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) para diferentes períodos del año y estados de sucesión del bosque. Las columnas representan el valor promedio (± 1 error estándar).

La densidad de individuos no fue afectada de manera significativa por las exclusiones (Tabla 5), a pesar de las diferencias significativas observadas en la supervivencia y natalidad entre las exclusiones y el control. Sin embargo, los resultados muestran una clara tendencia de incremento en la densidad de individuos en los cuadrantes con exclusión en los sitios de 8.5-21 años y en BM (Figura 5c y d), en los que el número de ingresos fue significativamente mayor bajo la exclusión; en ambos casos, las exclusiones tipo MD presentan un CR mayor que las MS. Al parecer, la gran variación en el cambio relativo encontrada para el período final de muestreo evita que la comparación estadística entre los tratamientos genere resultados significativos. Resultados similares se obtuvieron al realizar el análisis para cada una de las formas de vida, aunque en el caso de los árboles, la exclusión modifica de manera significativa el cambio de la densidad a través del tiempo ($F=2.90$, g.l.=24, $P=0.001$).

La densidad de individuos se modificó a lo largo del estudio, pues los valores de CR divergieron del valor original de 1 (Figura 5). Dicha divergencia dependió de la edad sucesional (Tabla 5), encontrándose diferencias principalmente entre los sitios de 1 año de edad, en los cuales la densidad se redujo respecto a su valor inicial ($CR < 1$), y el resto de sitios, en los que se presentó un incremento relativo ($CR > 1$) similar en magnitud para todos (Figura 5). Adicionalmente, el índice de cambio relativo de la densidad varió a través del tiempo y dicha variación de nuevo dependió de la edad sucesional (Tabla 5). Los sitios de edad 1 presentaron una reducción continua de la densidad, contrario a los sitios con 5 años de abandono, en los cuales aumentó progresivamente. En los sitios de 8.5-21 años y BM la densidad se incrementó del tercer al sexto mes, para luego permanecer relativamente constante. Los análisis por formas de vida arrojaron resultados similares al de la comunidad en general, con excepción del efecto de la edad para las lianas, el cual no fue significativo ($F=0.32$, g.l.=3, $P=0.81$), en este caso todos los sitios presentaron una tendencia al incremento de la densidad. Para los arbustos, los efectos de la edad y el tiempo son débiles pero aún significativos ($F=3.84$, g.l.=3, $P=0.03$ y $F=2.69$, g.l.=3, $P=0.06$,

respectivamente); los sitios de 1 año y de bosque maduro no presentaron cambios en la densidad a lo largo del año.

Tabla 5. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo de la densidad de individuos (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Entre factores

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	4.04	3	1.35	17.62	0.000
Exclusión(Edad)	0.734	8	0.09	1.20	0.361
Error	1.04	15	0.07		

Entre períodos

Tiempo	SC	GL	C.M.	F	P
Tiempo	0.25	3	0.08	13.48	0.000
Tiempo*Edad	1.27	9	0.14	22.66	0.000
Tiempo*Exclu(Edad)	0.12	24	0.00	0.82	0.689
Error	0.64	45	0.01		

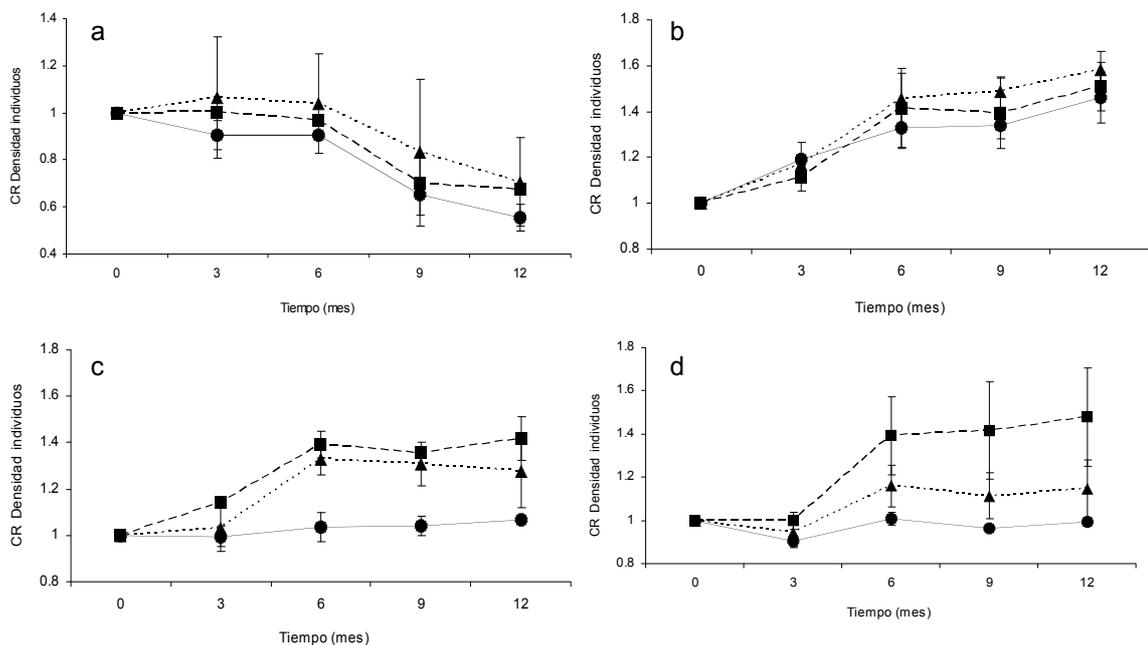


Figura 5. Efecto de la exclusión de vertebrados sobre el cambio relativo de la densidad de individuos a lo largo del año en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Las exclusiones son: Control (círculos), Malla Sencilla (triángulos) y Malla Doble (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar). El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos. Nótese que la escala del eje de CR en la figura a es diferente al del resto de las figuras.

7.2. Extinción, colonización, densidad y riqueza de especies

La probabilidad de extinción local no presentó diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 6, Figura 6a). Las tasas de extinción dentro de cada forma de vida tampoco dependieron de la edad ni de las exclusiones, excepto para los arbustos, en los que el efecto de la edad fue marginalmente significativo ($\chi^2=7.67$, $gl=3$, $P=0.053$); en este caso, los sitios de 8.5-21 años presentaron tasas de extinción de cero.

Tabla 6. Análisis de Devianza aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados) sobre la probabilidad de extinción de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de F con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica 0% de la devianza total.

Factor	Devianza	GL	R ²	P
Edad	2.59	3	0.106	0.913
Exclusión(Edad)	3.18	8	0.131	0.319
Error	18.06	15		
Total	24.32	26		

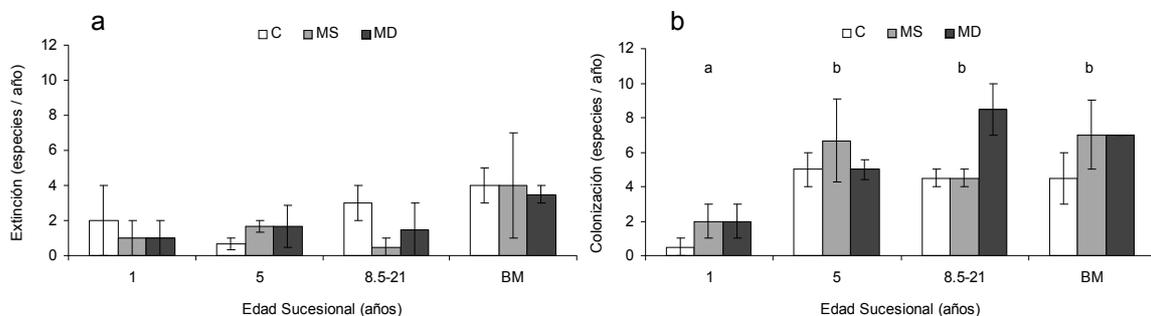


Figura 6. Tasas anuales de extinción y colonización de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) para diferentes estados de regeneración del bosque y tratamientos de exclusión de vertebrados. a) Tasa de extinción, b) Tasa de colonización anual, Las columnas representan el valor promedio (± 1 error estándar). Letras diferentes indican diferencias significativas entre edades sucesionales. Las exclusiones son: Control (C), Malla Sencilla (MS) y Malla Doble (MD).

La tasa de colonización por parte de especies nuevas tampoco se vio afectada por las exclusiones, aunque sí varió con la edad sucesional (Tabla 7). Los sitios de edad 1 presentaron tasas de colonización inferiores al resto (Figura 6b). El análisis por formas de vida difirió ligeramente de este patrón general. Para los árboles,

no sólo los sitios de edad 1 sino también los de edad 5 presentan tasas de colonización inferiores. Para los arbustos no se encontraron diferencias entre las edades sucesionales, mientras que para las lianas los sitios de 5 años tienen tasas de colonización superiores a las del bosque maduro.

El número de especies colonizadoras fue superior al número de especies extintas para todas las edades sucesionales excepto en los sitios de 1 año (Figura 6a y b), lo que conllevó a un incremento en la densidad de especies observadas durante el período de estudio, como se verá a continuación.

Tabla 7. Análisis de Devianza aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados) sobre la tasa de colonización de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de χ^2 con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 50.5% de la devianza total.

Factor	Devianza	GL	R ²	P
Edad	23.05	3	0.505	<0.001
Exclusión(Edad)	8.26	8	0.181	0.409
Error	14.34	15		
Total	45.65	26		

La densidad de especies no fue afectada de manera significativa por las exclusiones (Tabla 8), como era de esperarse a partir de la ausencia de efectos de los tratamientos sobre la probabilidad de extinción y las tasas de colonización. Sin embargo, el incremento relativo en la densidad de especies en los sitios de 8.5-21 años y de BM fue mayor en las exclusiones que en el control (Figura 7c y d). Como en el caso de la densidad de individuos, tal vez la alta variación de los datos evitó la detección de efectos significativos. El análisis por formas de vida arrojó resultados similares, aunque en el caso de los árboles el cambio a través del tiempo dependió del tratamiento ($F=2.48$, g.l.=24, $P=0.007$).

La densidad de especies cambió durante el año de estudio y dicho cambio dependió marginalmente de la edad sucesional (Tabla 8). En sitios de más de un año de regeneración y en el BM la densidad de especies tendió a incrementarse a lo largo del período de estudio, aunque en los sitios de BM el incremento es menos notorio. En los sitios de 1 año no se presentan

modificaciones significativas (Figura 7). Adicionalmente, el CR en el número de especies varío a través del tiempo y dependió de la edad sucesional (Tabla 8). Para los sitios de 5 años en adelante se presentó un incremento en la densidad de especies hasta el sexto mes, sin una modificación posterior, mientras que para los sitios de edad 1 el patrón fue menos claro. El análisis por formas de vida arrojó resultados claramente diferentes. Para ninguna de las formas de vida se encontró un efecto de la edad sucesional sobre el CR en la densidad de especies y para los arbustos ni siquiera el efecto del tiempo es significativo.

Tabla 8. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo en la densidad de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Entre factores					
Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	0.36	3	0.12	2.80	0.076
Exclusión(Edad)	0.712	8	0.09	2.06	0.110
Error	1.00	15	0.07		
Entre períodos					
Tiempo	0.09	3	0.03	6.29	0.001
Tiempo*Edad	0.13	9	0.02	3.03	0.007
Tiempo*Exclu(Edad)	0.16	24	0.01	1.38	0.170
Error	0.2	45	0.00		

Entre los reclutas, de manera similar a lo observado en el cambio relativo de la densidad de especies para la comunidad total, el análisis estadístico no detectó diferencias significativas entre las exclusiones y el control (Tabla 9), aunque de nuevo en los sitios de 8.5-21 años y BM las exclusiones tuvieron un mayor número de especies (Figura 8). La densidad de especies varió con la edad sucesional (Tabla 9); los sitios de edad 1 tuvieron un número de especies menor que sitios de 5 años en adelante (Figura 8), lo que indica que en los sitios recién abandonados existen limitantes para la colonización. El número de especies representadas en los reclutas cambió a lo largo del período de estudio y dicha variación estuvo influenciada por la edad sucesional (Tabla 9). En los sitios de

edad 1 la densidad de especies se mantuvo relativamente constante en el tiempo, mientras que en el resto de sitios se presentó una tendencia al aumento progresivo en el número de especies (Figura 8).

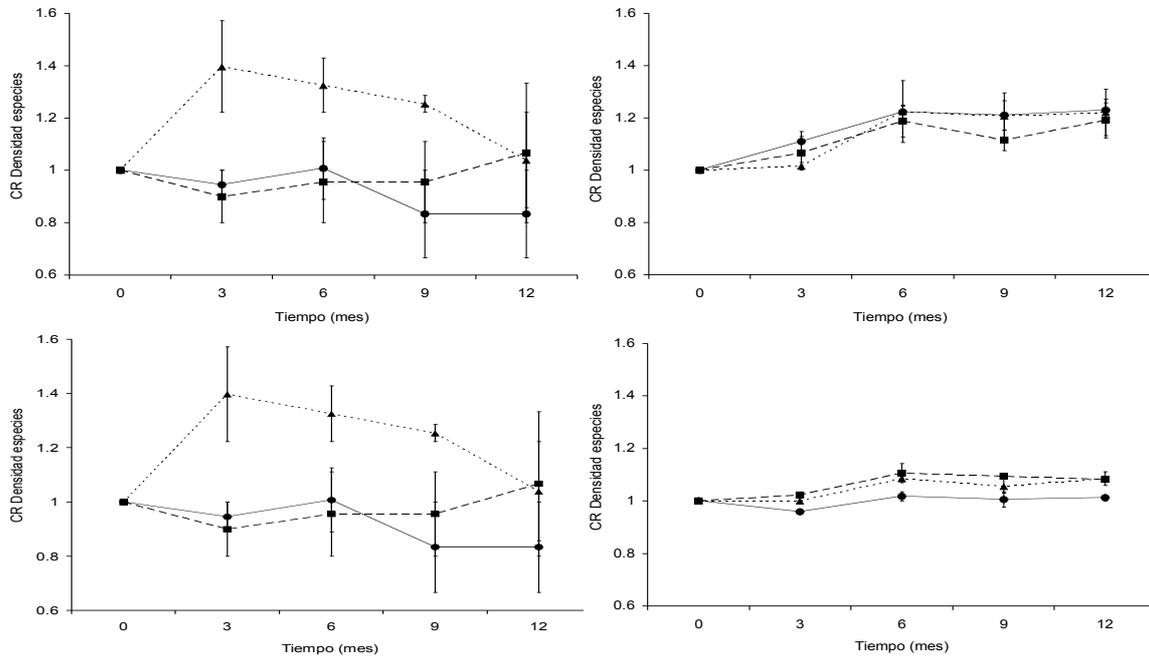


Figura 7. Efecto de la exclusión de vertebrados sobre el cambio relativo de la densidad de especies a lo largo del año en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Las exclusiones son: Control (círculos), Malla Sencilla (triángulos) y Malla Doble (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar). El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

Tabla 9. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre la densidad de especies de las plántulas reclutadas durante el año de estudio. La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Entre factores

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	9.07	3	3.02	5.42	0.010
Exclusión(Edad)	7.185	8	0.90	1.61	0.204
Error	8.38	15	0.56		

Entre períodos

Tiempo	9.31	3	3.10	47.37	<0.001
Tiempo*Edad	3.51	9	0.39	5.95	<0.001
Tiempo*Exclu(Edad)	1.25	24	0.05	0.80	0.722
Error	2.95	45	0.06		

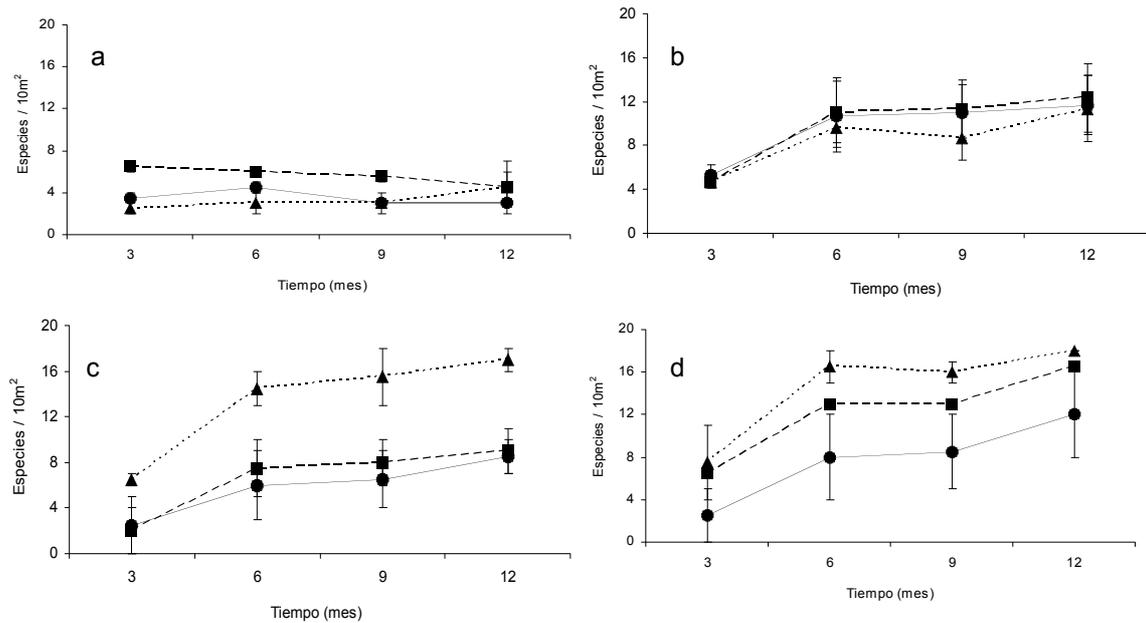


Figura 8. Efecto de la exclusión de vertebrados sobre la densidad de especies observadas para las plántulas reclutadas durante el año de estudio en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Las exclusiones son: Control (círculos), Malla Sencilla (triángulos) y Malla Doble (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar).

La riqueza de especies se mantuvo relativamente constante a lo largo del año (Figura 9). Las exclusiones no afectaron el CR de la riqueza, aunque se observa que en los sitios de bosque maduro las exclusiones tienden a reducirla, especialmente bajo el tratamiento de MD. La edad tuvo un efecto significativo sobre el cambio relativo de la riqueza de especies a través del tiempo, puesto que en los sitios de 1 año de abandono se presentó una tendencia al incremento (Tabla 10).

Tabla 10. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo en la riqueza de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Entre factores

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	0.70	3	0.24	3.16	0.056
Exclusión(Edad)	0.55	8	0.07	0.93	0.520
Error	1.12	15	0.74		

Entre períodos

Tiempo	SC	GL	C.M.	F	P
Tiempo	0.01	3	0.00	0.41	0.749
Tiempo*Edad	0.16	9	0.02	2.43	0.024
Tiempo*Exclu(Edad)	0.14	24	0.01	0.82	0.696
Error	0.322	45	0.01		

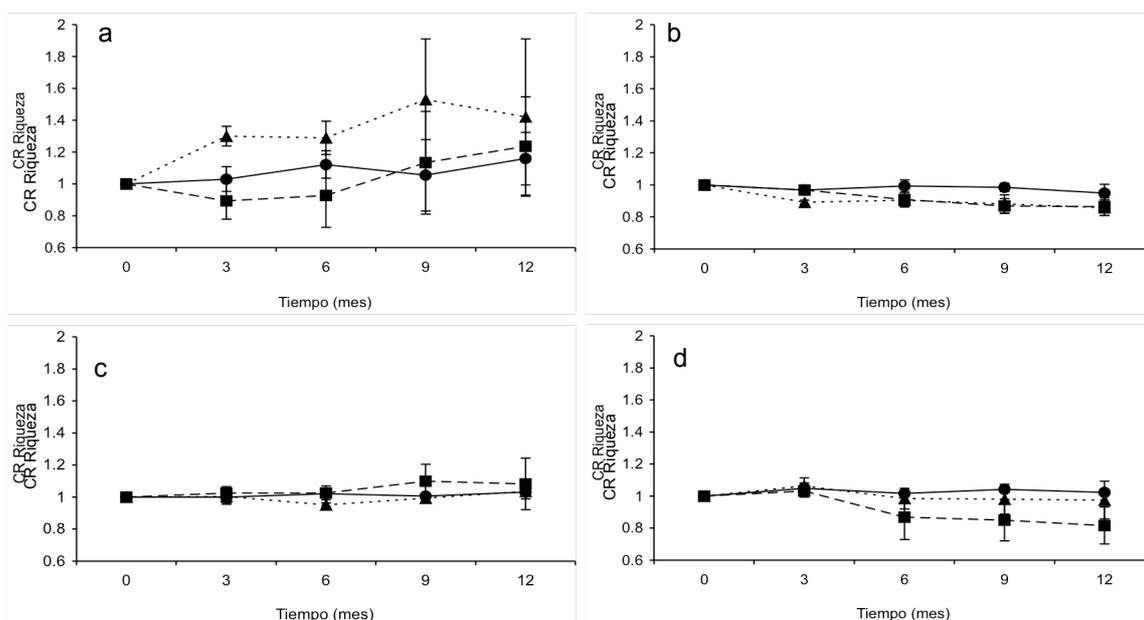


Figura 9. Efecto de la exclusión de vertebrados sobre el cambio relativo en la riqueza de especies de la comunidad de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Los tratamientos son: C (círculos), MS (triángulos) y MD (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar). El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

7.3. Diversidad y equitatividad

Al igual que la riqueza total, el CR de la diversidad de la comunidad no se vio afectado de manera significativa por ninguna de las variables explicativas (Tabla 11). La diversidad de la comunidad de plántulas no se vió afectada por la exclusión de herbívoros, aunque en los sitios de edad 1 y 8.5-21 el CR en la diversidad se incrementó en ambos tipos de exclusión, mientras que en el BM la exclusión MD presentó valores inferiores a MS y C (Figura 10). Sin embargo, estos cambios en la diversidad a lo largo del período de estudio no fueron estadísticamente significativos, pues los valores de CR no difieren de 1 (Figura 10). El análisis por formas de vida muestra que las variables explicativas sí poseen un efecto significativo en algunos casos. El cambio relativo en la diversidad de los árboles sí varió a través del tiempo ($F= 29.48$, g.l.=3, $P<0.001$) y dicha variación dependió de la edad sucesional ($F= 2.52$, g.l.=6, $P=0.04$); en este caso, la diversidad tendió a aumentar entre el tercer y sexto mes y principalmente en los sitios de 8.5-21 años y BM. Para las lianas, la interacción tiempo-edad también fue significativa ($F= 0.28$, g.l.=6, $P=0.04$), debido a que en los sitios de 5 y 8.5-21 años la diversidad tendió a aumentar, mientras que en el BM disminuyó con el paso del tiempo.

Tabla 11. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo en el índice de diversidad de Shannon. La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Entre factores

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	0.06	3	0.02	0.20	0.896
Exclusión(Edad)	0.45	8	0.06	0.61	0.758
Error	1.383	15	0.09		
Entre períodos					
Tiempo	0.01	3	0.00	0.65	0.589
Tiempo*Edad	0.03	9	0.00	0.64	0.757
Tiempo*Exclu(Edad)	0.16	24	0.01	1.49	0.122
Error	0.20	45	0.00		

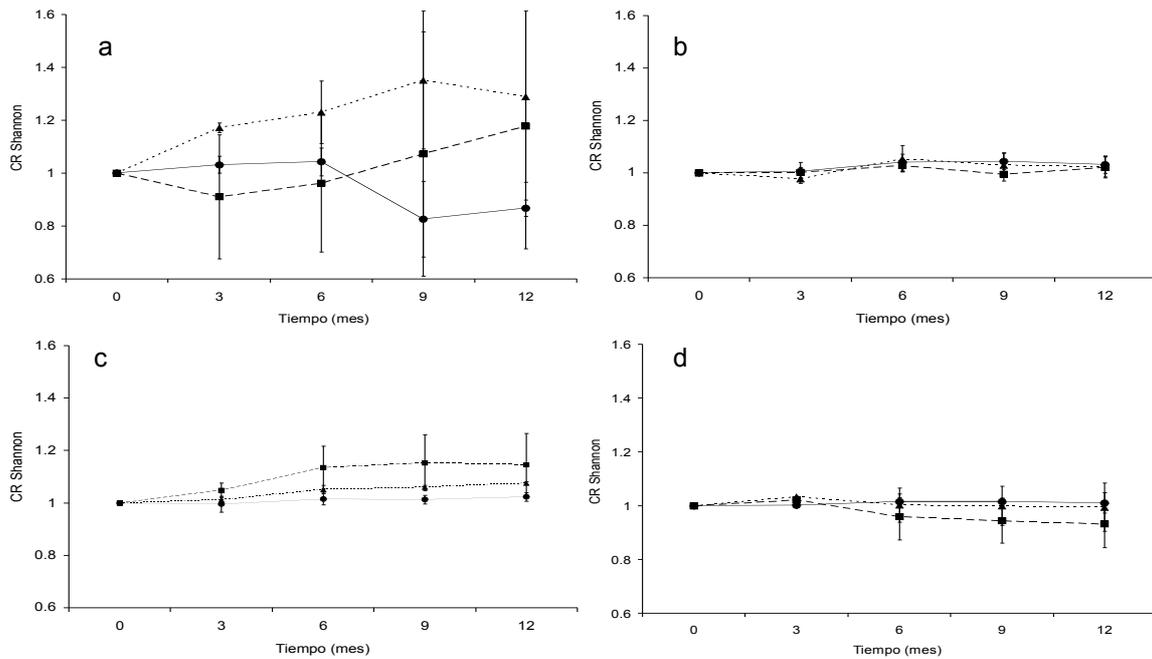


Figura 10. Efecto de la exclusión de vertebrados sobre el cambio relativo en el índice de diversidad de Shannon de la comunidad de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Los tratamientos son: C (círculos), MS (triángulos) y MD (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar). El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

La diversidad de especies de los reclutas se evaluó únicamente para el último censo, pues para los anteriores el número de individuos y especies era demasiado bajo como para obtener resultados confiables. No se presentó un efecto significativo de las exclusiones sobre la diversidad de los reclutas, a pesar de las diferencias causadas por la exclusión sobre la tasa de reclutamiento. Por el contrario, la diversidad se vio afectada de manera significativa por la edad sucesional (Tabla 12); los sitios de edad 1 presentaron una diversidad de especies significativamente inferior al resto de sitios (Figura 11), de manera concomitante con el menor número de individuos y de especies que caracteriza a los reclutas en estos sitios.

Tabla 12. Análisis de Varianza aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados) sobre el índice de diversidad de Shannon para las plántulas reclutadas durante el año de estudio.

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	4.88	3	1.63	6.25	0.006
Exclusión(Edad)	0.66	8	0.08	0.32	0.947
Error	3.91	15	0.26		

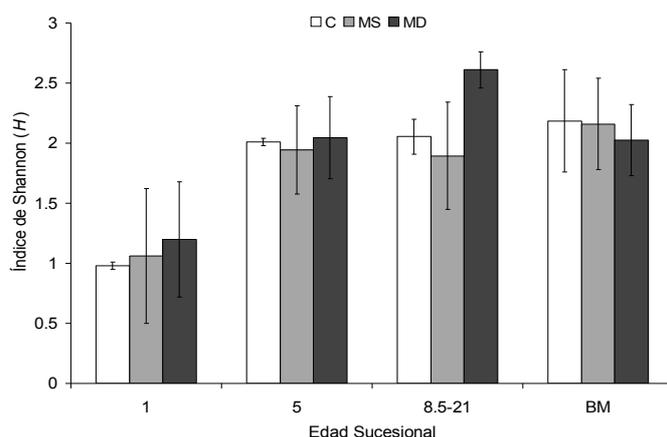


Figura 11. Diversidad de especies (índice de Shannon) para las plántulas reclutadas durante el año de estudio en diferentes estados de regeneración del bosque y bajo diferentes tratamientos de exclusión de herbívoros. Las barras representan el valor promedio (± 1 error estándar). Las exclusiones son: Control (C), Malla Sencilla (MS) y Malla Doble (MD).

La equitatividad no varió a lo largo del estudio. Al igual que la diversidad de especies, si bien en algunos casos hubo ligeros cambios durante el año, el CR de la equitatividad no difirió de 1 en ninguna época del año (Figura 12). El cambio relativo tampoco dependió de ninguna de las variables explicativas (Tabla 13). Aunque en los sitios de edad 1 las exclusiones tendieron a incrementar la equitatividad y en los sitios de BM a disminuirla (Figura 12), en ninguno de los dos casos existieron diferencias significativas respecto al control. En el caso los arbustos la equitatividad si cambia en el tiempo y dicho cambio depende de la edad sucesional ($F=9.98$, $g.l.=3$, $P<0.001$ y $F=9.98$, $g.l.=3$, $P<0.001$, respectivamente); la equitatividad aumenta a través del tiempo, especialmente en los sitios de BM. Para las lianas dicho cambio depende de la edad sucesional ($F=2.64$, $g.l.=6$, $P<0.032$), puesto que en los sitios de 8.5-21 años la equitatividad aumenta, mientras que en el BM se reduce.

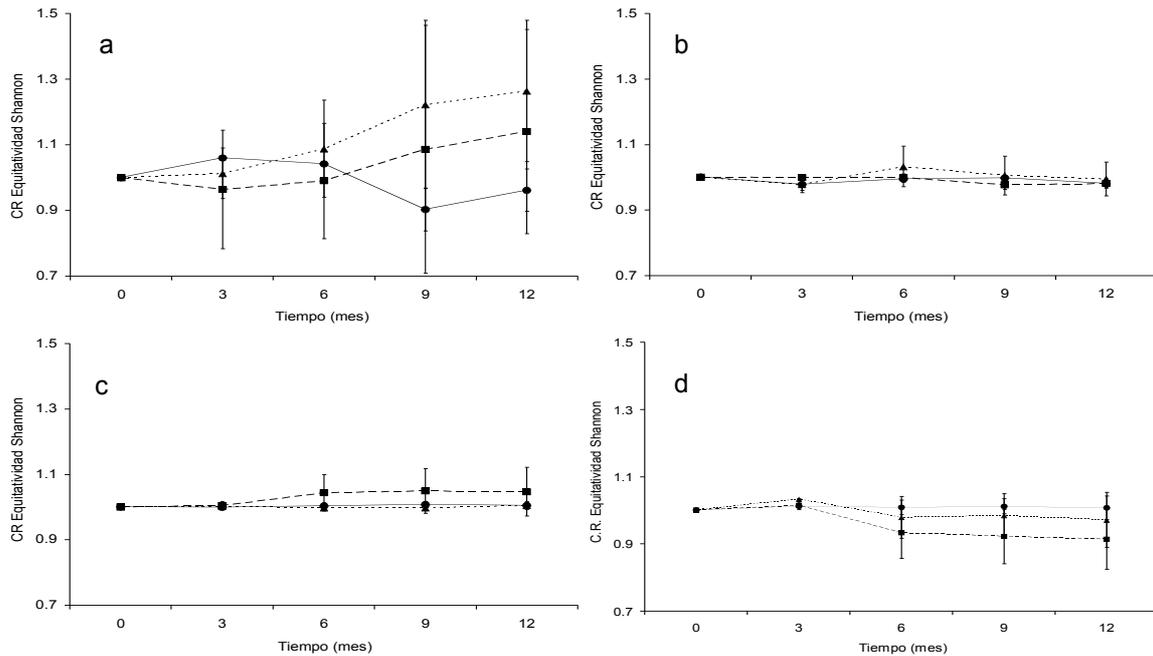


Figura 12. Efecto de la exclusión de vertebrados sobre el cambio relativo de la equitatividad de la comunidad de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Los tratamientos son: C (círculos), MS (triángulos) y MD (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar). El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

Tabla 13. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo en la equitatividad de Shannon. La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Entre factores

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	0.05	3	0.02	0.30	0.822
Exclusión(Edad)	0.11	8	0.01	0.25	0.973
Error	0.819	15	0.06		

Entre períodos

Tiempo	0.00	3	0.00	0.22	0.885
Tiempo*Edad	0.04	9	0.00	1.52	0.169
Tiempo*Exclu(Edad)	0.10	24	0.00	1.46	0.135
Error	0.13	45	0.00		

7.4. Composición de la comunidad

La similitud en la composición de la comunidad de plántulas respecto al censo inicial presentó una tendencia significativa a la disminución a través del tiempo (Tabla 14), lo que implica que la composición de la comunidad está cambiando en todos los sitios (Figura 13). Dicho cambio no dependió de la edad sucesional (Tabla 14). La exclusión tampoco tuvo efectos significativos sobre el índice de similitud de Chao-Sørensen, aunque en los sitios de 1 y 8.5-21 años la reducción en la similitud fue mayor bajo los tratamientos de exclusión. Los resultados fueron exactamente iguales para cada una de las formas de vida.

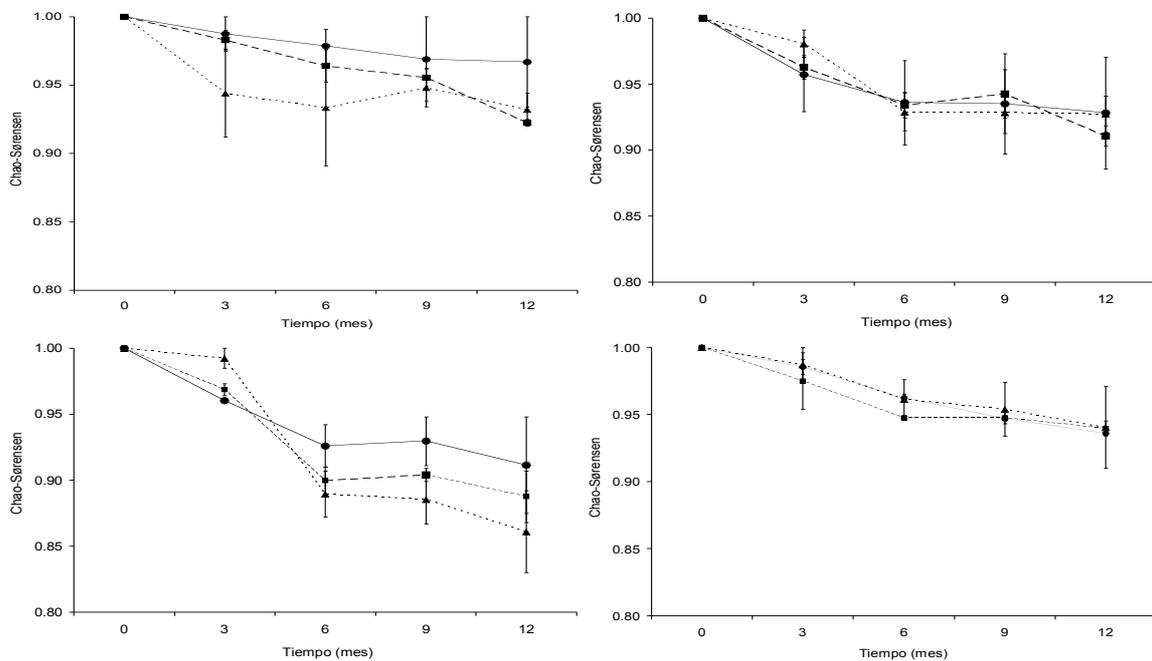


Figura 13. Efecto de la exclusión sobre el Índice de similitud de Chao-Sørensen para la comunidad de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Los tratamientos son: C (círculos), MS (triángulos) y MD (cuadrados). Los puntos representan el valor promedio (± 1 error estándar). El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

Tabla 14. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el índice de similitud de Sørensen. La variable dependiente fue transformada usando el arcoseno de su raíz cuadrada.

Entre factores

Factor	SC	GL	C.M.	F	P
Edad	0.12	3	0.04	2.16	0.135
Exclusión(Edad)	0.07	8	0.01	0.51	0.834
Error	0.27	15	0.02		

Entre períodos

Tiempo	0.25	3	0.08	37.84	<0.001
Tiempo*Edad	0.03	9	0.00	1.70	0.117
Tiempo*Exclu(Edad)	0.07	24	0.00	1.24	0.264
Error	0.10	45	0.00		

7.5. Grupos funcionales

El cambio relativo de la densidad de individuos no dependió del grupo funcional, excepto en los sitios de BM, donde el comportamiento de dicha variable a través del tiempo si varió con el grupo funcional (Tabla 15). En el BM, bajo todos los tipos de exclusión la densidad de individuos aumentó con el tiempo en los tres grupos funcionales. El aumento fue mayor para las especies sucesionales tardías, sobre todo bajo el tratamiento de MD (Figura 14), lo que implica que este tipo de exclusión favorece a las especies ST y en menor medida a las SI. En los sitios de 8-21 años de edad, la densidad de individuos de SI aumentó más rápido que aquella de ST bajo el tratamiento de MS (Figura 14). Sin embargo, el análisis estadístico no detectó diferencias significativas entre estos grupos debido a la fuerte variación entre sitios (Tabla 15). En los sitios de 5 años las exclusiones no parecen estar beneficiando a ningún grupo funcional (Figura 14).

Tabla 15. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Grupo funcional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo en la densidad de individuos. Por brevedad, se muestran sólo los resultados para el efecto del Grupo funcional y del Período del año para las diferentes edades sucesionales. La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.
Grupo Funcional (Exclusión)

Edad Sucesional	SC	GL	C.M.	F	P
5	4.65	6	0.78	1.16	0.389
8.5-21	0.50	3	0.17	0.44	0.730
BM	0.55	3	0.18	2.46	0.161
Tiempo*Grupo Funcional(Exclusión)					
5	0.32	18	0.02	1.13	0.366
8.5-21	0.15	9	0.02	0.40	0.922
BM	0.19	9	0.02	2.88	0.027

a

b



c

d

Figura 14. Efecto de la exclusión sobre el cambio relativo en la densidad de individuos de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) de diferentes grupos funcionales en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Las exclusiones son: Control (línea continua), Malla Sencilla (línea punteada delgada) y Malla Doble (línea punteada gruesa). Los grupos funcionales son: Sucesionales Tardías (triángulos), Sucesionales Intermedias (cuadros) y Pioneras (círculos). Los puntos representan el valor promedio. Para mayor claridad, no se presentan barras de error. Debido a la escasez de datos, en a) y c) no se muestra el cambio relativo para algunos grupos funcionales. El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

El cambio relativo de la densidad de especies tampoco se vio afectado de manera significativa por el grupo funcional (Tabla 16). En los sitios de 8.5-21 años las especies ST parecieran haber sido favorecidas en el tratamiento de MD (Figura 15), pero la alta variación entre sitios fue mayor que el efecto de la exclusión y no se encontraron diferencias significativas; en las otras clases de edad no se presentó tendencia alguna.

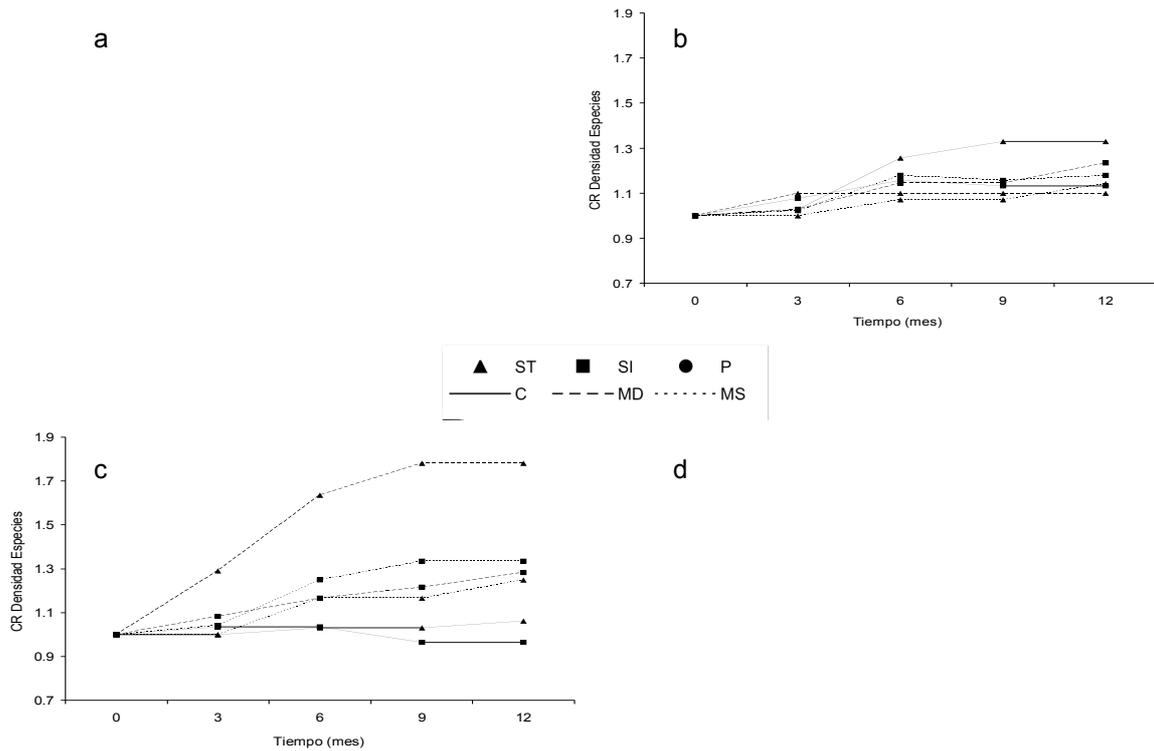


Figura 15. Efecto de la exclusión sobre el cambio relativo en la densidad de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m) de diferentes grupos funcionales en sitios con edad sucesional de: a) 1 año, b) 5 años, c) 8.5-21 años, d) BM. Las exclusiones son: Control (línea continua), Malla Sencilla (línea punteada delgada) y Malla Doble (línea punteada gruesa). Los grupos funcionales son: Sucesionales Tardías (triángulos), Sucesionales Intermedias (cuadros) y Pioneras (círculos). Los puntos representan el valor promedio. Para mayor claridad, no se presentan barras de error. Debido a la escasez de datos, en b, c y d no se muestra el cambio relativo para las especies pioneras. El valor para el censo de partida (mes 0) se coloca sólo como referencia y no fue incluido en los análisis estadísticos.

Tabla 16. Análisis de Medidas Repetidas aplicado para evaluar el efecto de las variables independientes (Edad sucesional, Grupo funcional, Exclusión de vertebrados, Período del año) sobre el cambio relativo en la densidad de especies de plántulas (arbustos, árboles y lianas con altura ≤ 1.5 m). Por brevedad, se muestran sólo los resultados para el efecto del Grupo funcional y del tiempo para las diferentes edades sucesionales. La variable dependiente fue transformada usando logaritmo natural.

Grupo Funcional (Exclusión)

Edad Sucesional	SC	GL	C.M.	F	P
5	0.025	3	0.008	0.058	0.098
8.5-21	0.388	3	0.129	1.085	0.424
BM	0.103	3	0.034	1.155	0.401
Tiempo*Grupo Funcional(Exclusión)					
5	0.046	9	0.005	0.776	0.640
8.5-21	0.038	9	0.004	0.491	0.862
BM	0.023	9	0.003	1.053	0.440

8. Discusión

Los resultados del presente trabajo muestran que si bien la exclusión de mamíferos tiene efectos sobre algunos parámetros relacionados con la dinámica de la comunidad de plántulas, tales como la probabilidad de supervivencia de las plántulas reclutadas y el número de individuos reclutados, dichos efectos no son lo suficientemente fuertes como para generar cambios estadísticamente significativos en la estructura de la comunidad en todos los sitios evaluados al cabo del primer año de aislamiento. Cuando presente, el efecto de la exclusión es dependiente del tiempo de abandono del sitio, manifestándose principalmente en los sitios de bosque maduro y, en menor grado, en sitios con más de ocho años de abandono.

8.1. Efecto de la exclusión de herbívoros sobre la dinámica de la comunidad de plántulas: supervivencia y reclutamiento

La exclusión de vertebrados modificó la probabilidad de supervivencia de los individuos recién ingresados en todas las edades sucesionales, lo que implica que los mamíferos constituyen una fuente de mortalidad significativa en todos los ambientes evaluados. Numerosos estudios han demostrado que las exclusiones de herbívoros incrementan la probabilidad de supervivencia de las plántulas en bosques tropicales perennifolios maduros (Sork 1987, Howe 1990, Osunkoya *et al.* 1992, Molofsky & Fisher 1993, Wahungu *et al.* 2002, Lindquist & Carroll 2004, aunque ver Terborgh & Wright 1994), pero la evidencia de efectos similares en ambientes sucesionales luego de perturbaciones por actividades agrícolas es más escasa (Vasconcelos & Cherrett 1997). Zonas perturbadas tales como potreros o campos recién abandonados se caracterizan por presentar densidades relativamente altas de algunos mamíferos pequeños, especialmente ratones y conejos (Sánchez-Hernández *et al.* 2001, Zarza 2001), los cuales pueden ser importantes agentes de mortalidad de plántulas (Holl & Quiroz-Nietzen 1999).

Por el contrario, las exclusiones no tuvieron ningún efecto sobre la probabilidad de supervivencia de plántulas preexistentes, las cuales han de tener en su mayoría por lo menos seis meses de reclutadas, lo que implica que la susceptibilidad de las plántulas a la herbivoría depende de su edad. El mismo comportamiento ha sido observado en otros estudios de exclusión de vertebrados (Martínez-Ramos 1991, Lindquist & Carroll 2004). El efecto diferencial de las exclusiones de herbívoros sobre la supervivencia de diferentes cohortes de plántulas es atribuible a la palatabilidad y/o contenido nutricional de las mismas. En bosques tropicales perennifolios, la mayoría de las plántulas recién emergidas se caracterizan por poseer tejidos de reserva en los cotiledones o como remanentes de la semilla (Hanley 1998, Ibarra-Manríquez *et al.* 2001) y posiblemente una baja proporción de tejidos estructurales, haciéndolas más apetecibles y por ende más susceptibles al ataque por herbívoros (Martínez-Ramos 1991, Notman & Gorchov 2001, Lindquist & Carroll 2004). Adicionalmente, la probabilidad de supervivencia de plántulas nuevas bajo la exclusión presenta un comportamiento muy similar al de las plántulas preexistentes, lo que implica que los herbívoros constituyen posiblemente la fuente de mortalidad más importante durante los primeros meses de vida de las plántulas y que, una vez superada esta etapa, son otros los factores biológicos y ambientales relevantes para su permanencia en la comunidad (Lindquist & Carroll 2004).

Las exclusiones incrementaron la tasa de reclutamiento, aunque sólo en sitios de bosque maduro o de 8-21 años de edad sucesional. Algunos estudios en bosques maduros de zonas tropicales húmedas han demostrado que las exclusiones incrementan la tasa de reclutamiento de plántulas, tanto en claros como bajo un dosel cerrado (Martínez-Ramos 1991, Terborgh & Wright 1994, Green *et al.* 1997, Ickes *et al.* 2001, Sherman 2002). Varios pueden ser los mecanismos implicados en el incremento de la tasa de reclutamiento: reducción de la predación de semillas, reducción de la herbivoría de plántulas, reducción de la probabilidad de daño mecánico causado por los herbívoros o modificación de las condiciones ambientales para la germinación o el reclutamiento (Terborgh & Wright 1994, Green *et al.* 1997, Ickes *et al.* 2001, Sherman 2002). La reducción

en la tasa de mortalidad de plántulas nuevas bajo los tratamientos de exclusión observada en el presente estudio aporta evidencia experimental en favor de la reducción en los niveles de herbivoría y/o daño mecánico. Adicionalmente, Corzo (2007) demostró en los mismos sitios de estudio que la exclusión de depredadores de semillas reduce su remoción, incrementando la probabilidad de germinación *in situ*, por lo que las exclusiones pudieron haber incrementado las tasas de reclutamiento al disminuir también la presión sobre las semillas.

Adicionalmente, se presentó un efecto diferencial del tipo de exclusión respecto a la edad sucesional. En el bosque maduro, al excluir por completo a la comunidad de herbívoros (MD) el incremento en el número de reclutas fue mayor que al excluir sólo a los mamíferos grandes (MS), de tal forma que en estos ambientes mamíferos de diferentes tamaños modifican las tasas de reclutamiento. Por el contrario, en ambientes sucesionales de 8.5-21 años, sólo las exclusiones completas incrementaron el reclutamiento, lo que implica que en estos ambientes los mamíferos pequeños (principalmente roedores) son los que modifican la dinámica de la comunidad de plántulas. Notman & Gorchov (2001) y DeMattia *et al.* (2004) demostraron que la depredación de semillas por mamíferos pequeños es alta e igualmente importante en bosques maduros que en bosques secundarios. Por el contrario, puesto que ambientes sucesionales o relictos de bosque dentro de una matriz de paisaje transformada por actividades humanas generalmente poseen una comunidad de mamíferos que carece de las especies de mayor tamaño (Dirzo & Miranda 1991, Turner 1996, Sánchez-Hernández *et al.* 2001), es posible entonces que la ausencia de herbívoros grandes en sitios de 8.5-21 explique la ausencia de efectos del aislamiento con MS en el reclutamiento en estos sitios.

Sin embargo, la variación en la estructura de la comunidad de mamíferos no explica por qué en los sitios de 1 y 5 años de edad no se observaron efectos de la exclusión sobre el reclutamiento. Puesto que las zonas abandonadas luego de uso agrícola o pecuario se caracterizan por la alta densidad de mamíferos pequeños (Sánchez-Hernández *et al.* 2001, Zarza 2001) y que dichas densidades se traducen comúnmente en altas tasas de depredación de semillas y plántulas

(Hammond 1995, Asquith *et al.* 1997, Corzo 2006, pero ver López 2003, citado en Terborgh *et al.* 2006, y Notman & Gorchov 2001), se esperaba que las exclusiones de MD hubieran generado incrementos en el reclutamiento mayores que los observados en el bosque maduro y en los sitios de sucesión tardía. Más aún, si el efecto de la exclusión sobre la supervivencia de las plántulas nuevas se presentó en todas las edades sucesionales, ¿por qué existieron diferencias significativas en el número de ingresos sólo para los sitios de edad sucesional mayor a 8 años?

Tres explicaciones posibles existen para este comportamiento, las cuales no son mutuamente excluyentes. El análisis de las plántulas ingresadas demuestra que, por lo menos en los sitios de 1 año, el reclutamiento de individuos y especies es significativamente inferior al resto de sitios. Si bien las exclusiones tienen un efecto significativo sobre la probabilidad de supervivencia de las plántulas que se reclutan, es posible entonces que el número efectivo de reclutas sea muy bajo debido a limitaciones en el reclutamiento diferentes a la herbivoría, entre las que se encuentra la disponibilidad de propágulos. En pastizales y zonas de cultivo recién abandonados la lluvia de semillas suele ser limitada, aún a muy pocos metros del borde del bosque (Nepstad *et al.* 1996, Wunderle 1997, Zimmerman *et al.* 2000, Holl *et al.* 2000, Wijdeven & Kuzee 2000, Ingle 2003). Este patrón es especialmente pronunciado para especies de semilla grande dispersadas por animales (Wunderle 1997, Wijdeven & Kuzee 2000, Ingle 2003), las cuales pueden estar ausentes de la lluvia de semillas aún en el borde de un bosque maduro (Melo *et al.* 2006). De hecho, el análisis preliminar de la lluvia de semillas para sitios recién abandonados dentro de nuestra zona de estudio muestra que ésta se encuentra dominada por especies herbáceas y leñosas de semilla pequeña (Markestajjn 2002). Entonces, si bien existe una alta densidad de mamíferos pequeños en sitios con poco tiempo de abandono, es posible que su exclusión no haya incrementado el reclutamiento porque la abundancia de semillas y plántulas que depredan preferencialmente (especies de semilla grande, ver Corzo 2007) es naturalmente baja, lo que reduce la posibilidad de encontrar efectos de la exclusión. En este contexto, lo que demuestran los experimentos de remoción de semillas en potreros y zonas de cultivo abandonadas (Hammond

1995, Holl & Lullow 1997, Corzo 2007), es que ante el incremento artificial de la disponibilidad de semillas en el suelo, los depredadores de semillas y plántulas pueden ser agentes que limitan de manera significativa el establecimiento; sin embargo, si la disponibilidad de propágulos es naturalmente baja, el efecto de los depredadores pasa a ser un limitante secundario (Holl *et al.* 2000).

La presencia de condiciones ambientales adversas para la germinación y el establecimiento, también pueden constituir limitantes para el reclutamiento previas a la acción de los herbívoros. Especialmente en los sitios recién abandonados (1 año), la ausencia de un dosel cerrado genera temperaturas en suelo y aire altas y niveles de luz incidente igualmente altos (Holl 1999), causándoles posiblemente un fuerte estrés hídrico o afectando el proceso fotosintético (Nepstad *et al.* 1996), lo que se vería reflejado en las altas tasas de mortalidad que se presentaron en estos sitios y por ende en la baja densidad de plántulas obtenida. Por otra parte, la presencia de especies con alta capacidad competitiva puede también reducir el reclutamiento de especies leñosas (Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000). En los sitios recién abandonados se presenta una alta cobertura de pastos y/o helecho “petatilla” (*Pteridium aquilinum*), que pueden reducir la germinación y el reclutamiento de especies pioneras debido a la alta competencia sobre y bajo el suelo (Benítez-Malvido *et al.* 2001) y a la copiosa producción de hojarasca (Suazo 1998, Slocum *et al.* 2006). Es posible entonces que estos factores sean los principales limitantes para el establecimiento de plántulas de especies leñosas en sitios recién abandonados, de tal forma que la herbivoría por mamíferos constituya una limitante secundaria cuyos efectos son poco importantes en presencia de dichos factores.

La segunda explicación posible es que otros depredadores diferentes a los mamíferos, principalmente hormigas, tengan efectos significativos sobre el establecimiento de las plántulas en vegetación secundaria. En la zona de estudio, los nidos de hormigas arrieras (*Atta* sp.) parecen ser mucho más abundantes en acahuals que en el bosque maduro (F. Mora *obs. pers.*). Generalmente, la perturbación del bosque por tala selectiva y actividades agropecuarias conlleva a la reducción de la riqueza de especies de hormigas y al incremento abrupto de la

densidad de ciertas especies (Vasconcelos & Cherret 1995, Vasconcelos 1999, Vasconcelos *et al.* 2000, Rao *et al.* 2001, Watt *et al.* 2002, Dunn 2004). Adicionalmente, algunos estudios demuestran que en sitios recientemente perturbados las hormigas pueden ser agentes relevantes en la remoción de semillas (Corzo 2007, Garcia-Orth & Martínez-Ramos *En Prensa*) y en la herbivoría de plántulas (Vasconcelos & Cherrett 1997). DeMattia *et al.* (2004) demostraron que las hormigas pueden reemplazar a los ratones (u otros mamíferos pequeños) en su papel de depredadores de semillas de algunas especies (pero ver Notman & Gorchov 2001). Es posible entonces que las exclusiones evitaran el efecto negativo que posee la herbivoría por mamíferos sobre el reclutamiento, pero que las hormigas hubieran podido reemplazar en su papel de depredadores de semillas a los mamíferos, especialmente en los sitios con poco tiempo de abandono en los que aparentemente sus densidades son superiores, lo que condujo a que no se observaran diferencias en el reclutamiento entre las exclusiones de MD y los tratamientos control.

La tercera posibilidad es que los ratones hayan logrado tener acceso a todos los cuadros, aún a las protegidos con malla doble. Si bien en las exclusiones MD la segunda capa de malla fue colocada sobre la primera de tal forma que la dimensión final del orificio fuera inferior (2 cm^2 vs. 6 cm^2), esta capa cubría solamente la porción inferior de la exclusión (15 cm). Varios mamíferos pequeños como los ratones y ardillas son conocidos por su habilidad para trepar, de tal forma que la exclusión MD pudo no haber sido completamente efectiva para evitar su ingreso en las parcelas. Si los roedores se encuentran en densidades superiores en los sitios recién abandonados (Sánchez-Hernández *et al.* 2001, Zarza 2001), es posible que tales densidades los obliguen a realizar una búsqueda más exhaustiva de recursos alimenticios (semillas y/o plántulas), hasta el punto de verse obligados a superar barreras tales como las exclusiones, mientras que en sitios de sucesión avanzada y bosque maduro, las menores densidades de mamíferos pequeños y mayor disponibilidad de recursos hacen que la búsqueda de alimento sea menos exhaustiva y por ende que los cuadrantes bajo exclusión sufran menos forrajeo, lo que explicaría por qué en este tipo de ambientes si se

encontraron efectos de la exclusión con MD. Pruebas adicionales de remoción de semillas de girasol en los sitios de estudio muestran que la tasa de remoción en los sitios recién abandonados es muy alta e igual en cuadrantes con (MD) y sin exclusión de vertebrados pequeños (C y MS). Al parecer, parte de dicha remoción es causada por roedores.

8.2. Efecto de la exclusión de herbívoros sobre la dinámica de la comunidad de plántulas: densidad y diversidad

Los cambios en la probabilidad de supervivencia y en la tasa de reclutamiento asociados a las exclusiones de mamíferos, cuando existentes, no se reflejaron en cambios estadísticamente significativos de las variables que describen la estructura de la comunidad de plántulas (densidad de individuos y especies, riqueza, diversidad y equitatividad) al cabo de un año de estudio. Si bien los mamíferos herbívoros pueden modificar algunas variables asociadas a la dinámica de la comunidad, es posible entonces que no sean agentes importantes en la determinación de su estructura, o que su efecto se presente en escalas de espacio y tiempo mayores a las evaluadas en el presente estudio. La observación detallada de los patrones de cambio a través del tiempo de las variables de estructura de la comunidad permite discernir algunas tendencias interesantes, que sugieren que un solo año de estudio es insuficiente para evaluar el efecto de la exclusión de los herbívoros y/o que nuestro diseño experimental carece del poder estadístico suficiente para discernir el efecto de las exclusiones. Dichas tendencias serán brevemente analizadas a continuación.

Las exclusiones tendieron a incrementar la densidad de individuos y especies en sitios de BM y de 8.5-21 años de edad sucesional, de manera concomitante con el incremento en el reclutamiento observado para estos sitios. Bajo la exclusión MD se presentó una tendencia a la reducción en la riqueza de especies, diversidad y equitatividad en los sitios de bosque maduro y por el contrario una tendencia al incremento en los sitios de 8.5-21 años. En general, a pesar de que en todos los casos la tendencia se sostiene en el tiempo, la alta

variación presente en los datos parece reducir drásticamente la capacidad de detectar diferencias significativas entre los tratamientos, dado el bajo número de réplicas por edad sucesional. Dicha variación es causada posiblemente por diferencias intrínsecas entre los sitios de la misma edad sucesional, tales como la estructura de la comunidad vegetal (ver Tabla 1), la estructura del paisaje circundante (que determina tanto la disponibilidad de propágulos como la estructura de la comunidad de herbívoros), las características físicas del sitio (suelo, topografía) y la historia de uso del sitio y de su entorno.

El incremento en la densidad de individuos bajo los tratamientos de exclusión es atribuible al incremento observado en el reclutamiento, puesto que los tratamientos no modificaron la probabilidad de supervivencia de individuos preexistentes. De igual forma, el aumento en la densidad de especies parece estar relacionado con el incremento en el reclutamiento. Es ampliamente conocido que el número de especies presente en una colección de individuos tiende a incrementarse como resultado de la adición de nuevos individuos (Gotelli & Colwell 2001, Hubbell 2001, Ickes *et al.* 2001), principalmente por la inclusión de especies raras, cuya probabilidad de aparecer en muestras pequeñas es baja (Magurran 1988, Gotelli & Colwell 2001, Hubbell 2001). Basados en este principio, el incremento en la densidad de especies en las exclusiones es el resultado del incremento en el número de individuos, debido a que especies comúnmente raras en la comunidad regenerativa lograron establecerse y por ende pudieron ser detectadas con el paso del tiempo.

A pesar de la tendencia al incremento de la densidad de especies en los sitios de bosque maduro, bajo los encierros de MD existió una tendencia a la reducción de la riqueza de especies. Esto quiere decir que de existir realmente un efecto de los herbívoros sobre dichas variables de la estructura de la comunidad, dicha acción sería causada principalmente por mamíferos pequeños, a través de la depredación de plántulas (como ya se demostró) o muy posiblemente también a través de la depredación de semillas (DeMattia *et al.* 2004). Los mamíferos estarían actuando entonces como un agente responsable del mantenimiento de la diversidad de la comunidad de plántulas a escala local. Varios autores han

propuesto que la herbivoría constituye un mecanismo que mantiene la diversidad (Janzen 1970, Martínez-Ramos 1991, Pacala & Crawley 1992, Hulme 1996, Chesson 2000). El resultado del análisis de diversidad apunta en la misma dirección, pues bajo la exclusión de MD se presenta una tendencia a la reducción del índice de diversidad y de equitatividad de Shannon en bosques maduros. Además, la exclusión total tiende a favorecer a especies sucesionales tardías, cuya densidad se incrementa más que la de especies pioneras o sucesionales intermedias, lo que conlleva a que su dominancia en la comunidad se haga más notoria. Este resultado es compatible con una acción dependiente de la frecuencia o de la densidad por parte de los herbívoros. Varios estudios apoyan la hipótesis según la cual mecanismos dependientes de la densidad o de la frecuencia actúan especialmente durante las etapas de semilla y plántula y son importantes para el mantenimiento de la diversidad en bosques tropicales perennifolios a escala local (Wills *et al.* 1997, Harms *et al.* 2000, Wills *et al.* 2006).

En los sitios de 8.5-21 años la tendencia al incremento en la densidad de individuos y de especies bajo las exclusiones se relaciona tanto con una tendencia al incremento en diversidad y equitatividad como con una aparente estabilidad de la riqueza de especies, contrario a la reducción observada en los mismos parámetros para el BM. En estos ambientes, los herbívoros parecen estar actuando de una manera tal que reducen la densidad de especies raras, lo que en condiciones naturales conlleva a la reducción de la equitatividad. Si bien las tasas de depredación de semillas pueden ser similares en el bosque maduro y en ambientes sucesionales relativamente avanzados (DeMattia *et al.* 2004), el incremento en la densidad de algunas especies de mamíferos herbívoros pequeños en ambientes secundarios (Zarza 2001) podría ocasionar una alta presión de herbivoría sobre las especies más palatables. Como resultado de una alta selectividad por parte de los herbívoros, se podría esperar una reducción en la diversidad. En efecto, los herbívoros presentan una alta selectividad respecto a su dieta alimenticia (Wahungu *et al.* 1999, Sherman *et al.* 2002, DeMattia *et al.* 2004) y este comportamiento, asociado a altas densidades poblacionales, puede

conllevar a una reducción drástica en la diversidad de la comunidad vegetal (Ickes *et al.* 2002, Lindquist & Carroll 2004).

Finalmente, para los campos de 1 y 5 años de abandono no existió ningún tipo de cambio aparente en relación con las exclusiones, como era de esperarse a partir de la ausencia de efectos sobre el reclutamiento. Como se explicó anteriormente, es posible que en ambientes sucesionales tempranos otras fuerzas gobiernen la regeneración de la comunidad vegetal, tales como la disponibilidad de propágulos, las condiciones ambientales o la depredación de semillas por parte de otros predadores como las hormigas u otros invertebrados.

8.3. Efecto de la exclusión de herbívoros sobre la sucesión: cambios en la composición de la comunidad y en la participación de grupos funcionales

Los resultados anteriores permiten aseverar que, por lo menos para sitios recién abandonados luego del establecimiento de potreros o campos de cultivo, los mamíferos herbívoros no constituyen un agente importante en la modelación de la ruta sucesional en la zona de Chapul, Chiapas. Los tratamientos de exclusión no causaron cambios estadísticamente significativos en la composición de la comunidad de plántulas en ninguna de las edades sucesionales, ni sobre la representación relativa de grupos funcionales de especies en la comunidad de plántulas. Por ello, la herbivoría por mamíferos no parece afectar la velocidad a la cual se da el reemplazo de dichos grupos funcionales a través de la sucesión, o por lo menos tales efectos no son evidentes al cabo del primer año de exclusión..

Sin embargo, los resultados muestran nuevamente tendencias que indican que en estados sucesionales más avanzados (a partir de ocho años de abandono), los mamíferos herbívoros empiezan a tener efectos sobre la composición de la comunidad de plántulas y el reemplazo de los grupos funcionales. En los sitios de 8.5-21 años la divergencia respecto a la composición inicial de la comunidad fue mayor bajo las exclusiones (aunque no hubo diferencias significativas entre tratamientos), lo que implica que los herbívoros podrían determinar la presencia/ausencia de especies dentro de la

comunidad regenerativa y con ello, modificar la composición futura de la vegetación madura (Dirzo & Miranda 1991, Sherman *et al.* 2002, DeMattia *et al.* 2004). Adicionalmente, bajo los tratamientos de exclusión existe una tendencia a favorecer el establecimiento de especies sucesionales intermedias y tardías, lo que implica que, tal como lo propusieron Davidson (1993) y Ritchie & Olff (1999) para ecosistemas templados, la herbivoría puede llegar a retardar la sucesión, al retrasar el reemplazo de especies de sucesión temprana por otras propias de estados sucesionales más avanzados. De existir realmente tal comportamiento, se requeriría evaluar estos efectos durante intervalos de tiempo más largos para comprobar si resultan en cambios significativos en la comunidad de plántulas y finalmente en la comunidad de árboles maduros.

A pesar de que los resultados no son estadísticamente significativos, las tendencias descritas pueden estar indicando que los mamíferos herbívoros si tienen un efecto importante sobre la comunidad de plántulas durante el desarrollo de la sucesión, pero que el diseño del presente experimento no fue el más indicado para determinarlo, especialmente debido al bajo número de réplicas por categoría de edad sucesional y/o al corto intervalo de tiempo evaluado. También es posible que, como se explicó anteriormente, si en ambientes sucesionales tempranos la función de los mamíferos como depredadores de semillas y plántulas puede ser realizada por otro tipo de organismos como las hormigas (ver DeMattia *et al.* 2004), las exclusiones utilizadas no permiten evaluar el efecto de tal interacción sobre la comunidad de plántulas y por ende sobre la sucesión.

8.4. Herbivoría y exclusión de vertebrados: recomendaciones para la restauración del bosque tropical perennifolio

Como se discutió anteriormente, los resultados del presente estudio implican que existen limitantes a la regeneración natural del bosque tropical perennifolio en milpas abandonadas, que actúan de manera previa a la herbivoría por mamíferos, tales como la disponibilidad de propágulos o las condiciones microambientales del sitio. En los campos abandonados estudiados, la regeneración de especies

sucesionales intermedias o tardías con semilla grande parece estar especialmente limitada, aún en estados sucesionales avanzados, debido a la ausencia de propágulos (Markesteyjn 2002) y la depredación de semillas y/o plántulas (Corzo 2007, García-Orth & Martínez-Ramos *En Prensa* y el presente estudio). Varias estrategias pueden ser adoptadas para favorecer el establecimiento de estas especies. Una primera estrategia puede ser la adición directa de semillas al sitio, pues si bien la tasa de remoción es muy alta, algunas de dichas semillas escapan a la depredación al germinar rápidamente (Corzo 2007). Esta estrategia, en combinación con pequeñas exclusiones de herbívoros, la selección de semillas poco palatables, y el enterramiento de las semillas puede incrementar significativamente la probabilidad de establecimiento (Andresen & Levey 2004, Corzo 2007, García-Orth & Martínez-Ramos *En Prensa* y el presente estudio).

Aún acudiendo al mayor número de opciones posibles para reducir la depredación de semillas por mamíferos, los invertebrados pueden representar una fuente de depredación importante, que puede llegar a reemplazar a los vertebrados (García-Orth & Martínez-Ramos *En Prensa*). Una estrategia diferente podría ser entonces la plantación directa, la cual debe tener en cuenta el efecto negativo que tiene la herbivoría por mamíferos sobre el establecimiento de plántulas. Como se demostró anteriormente, la herbivoría reduce significativamente la supervivencia de plántulas en todos los estados sucesionales. Sin embargo, puesto que la mortalidad causada por herbívoros es inferior para plántulas de mayor edad, el uso de plántulas con edad superior a 6 meses o tal vez un año podría reducir el impacto de los herbívoros y por ende aumentar la eficiencia de este método.

9. Conclusiones

Este trabajo demuestra que la herbivoría por mamíferos es una interacción que puede modificar algunos aspectos relacionados con la dinámica de la comunidad de plántulas de bosques tropicales en diferente estado sucesional, tales como la probabilidad de supervivencia de las plántulas y la tasas de reclutamiento de nuevos individuos. Sin embargo, la herbivoría por mamíferos, evaluada a través de exclusiones, presenta efectos diferenciales con respecto a la edad sucesional. Si bien en todas las edades la exclusión de herbívoros causó un incremento en la probabilidad de supervivencia de las plántulas recién emergidas, el incremento en el reclutamiento se presenta sólo en ambientes sucesionales avanzados y en el bosque maduro, posiblemente como resultado de una acción sinérgica entre la exclusión y el incremento en la disponibilidad de propágulos o la presencia de condiciones ambientales más favorables en dichos ambientes. Los mamíferos pequeños tienen efectos importantes en ambos ambientes, mientras que los mamíferos grandes lo tienen sólo en los sitios de bosque maduro.

Contrario a lo que se esperaba inicialmente, este estudio no logra demostrar que los mamíferos herbívoros son agentes estructuradores de la comunidad de plántulas de bosques tropicales en diferente estado sucesional. A pesar de que se presenta evidencia circunstancial a manera de tendencias generales de cambio, en las cuales se observa que los herbívoros parecieran determinar la dinámica de la comunidad de plántulas y con ello su estructura, la alta variación encontrada, sumada al bajo número de réplicas por clase sucesional, impiden evidenciar la existencia de efectos de las exclusiones. Dichas tendencias implican sin embargo, que contrario a la hipótesis inicial según la cual el efecto de la exclusión sobre la comunidad sería relativamente superior en sitios de sucesión temprana, los mamíferos modifican más rápidamente la comunidad de plántulas en estados sucesionales avanzados, posiblemente por la acción sinérgica entre exclusión, disponibilidad de semillas o condiciones ambientales adversas. De mantenerse o incrementarse dichas tendencias, es posible que una evaluación durante un intervalo de tiempo mayor arroje la existencia de efectos significativos de las exclusiones sobre la comunidad de plántulas.

De igual forma, no existe evidencia contundente respecto al efecto de la herbivoría por mamíferos como mecanismo sucesional, al menos durante la primera década luego del abandono de los campos agrícolas. En sitios de sucesión secundaria más avanzada, existen evidencias circunstanciales de que los mamíferos modifican la composición de la comunidad regenerativa y la tasa de reemplazo de especies de diferente estatus sucesional, posiblemente retardando la sucesión, pero se requiere una evaluación más prolongada para poder establecer con seguridad la existencia de dichos efectos.

10. Referencias Bibliográficas

- Andresen, E. & Levey, D.J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139: 45-54.
- Andresen, E., Pedroza-Espino, L., Allen, E. B., & Pérez-Salicrup, D. R. 2005. Effects of selective vegetation thinning on seed removal in secondary forest succession. *Biotropica* 37: 145-148.
- Armenteras, D., Rudas, G., Rodríguez, N., Sua, S., Romero, M. 2006. Patterns and causes of deforestation in the Colombian Amazon. *Ecological Indicators* 6: 353-368.
- Asquith, N.M., Wright, S.J. & Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. 3a Ed. Blackwell Science. Oxford, Inglaterra.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M. & Ceccon, E. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertatione Botanicae* 346: 185-203.
- Benítez-Malvido, J. & Lemus-Albor, A. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interactions with herbivores and pathogens. *Biotropica* 37: 301-313.
- Carson, W.P. & Root, R.B. 1999. Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia* 121: 260-272.
- Celedón, H. 2006. Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K. & Shen, T. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148-159.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical

forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. En Prensa.*

- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin III, S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Corzo, A. 2007. Efecto de la remoción de semillas en el reclutamiento de plántulas en diferentes ambientes sucesionales en la región Lacandona, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, México.
- Crawley, M.J. 1983. Herbivory. The Dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Inglaterra.
- Crawley, M.J. 1993. GLIM for ecologists. Royal Statistical Society, London. Blackwell Scientific Publications.
- Davidson, D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 25-35.
- DeMattia, E. A., Curran, L. M. & Rathcke, B. J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. *Ecology* 85: 2161-2170.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DeSteven, D. & Putz, F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dypteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dieleman, M. 2003. Seedling dynamics in tropical forests along a successional gradient, Chiapas, México. Tesis de Maestría Wageningen University. Wageningen, Holanda.
- Dirzo, R. & Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Price, P.W, Lewinson, T.M., Fernandes, G.W. & Benson, W.W.

(Eds.). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley & Sons, Nueva York, USA. pp: 273-287.

- Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302-309.
- FAO. 2005. State of the world forest's. Rome, Italy.
- Fearnside, P.M. 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: History, rates, and consequences. *Conservation Biology* 19: 680–688.
- Folgarait, P.J., Marquis, R.J., Ingvarsson, P., Braker, H.E. & Arguedas, M. 1995. Patterns of attack by insect herbivores and a fungus on saplings in a tropical tree plantation. *Environmental Entomology*, 24: 1487-1494.
- García-Orth & Martínez-Ramos. *En prensa*. Seed bank dynamics of early and late successional tree species in an abandoned pasture: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology*.
- Geist, H.J. & Lambin, E.F. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *Bioscience* 52(2): 142-150.
- Gotelli, N. & Colwell, R.K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Green, P.T., O'Dowd, D.J. & Lake, P.S. 1997. Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology* 78: 2474-2486.
- Guariguata, M. R. and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Hammond, D.S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry-forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Hanley M.E. 1998. Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 191-205.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A., & Herre, E.A. 2000. Pervasive density dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404,493–495
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rainforest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Holl K.D. & Quiros-Nietzen, E. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87: 391-395.
- Holl, K.D. & Lulow, M.E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.

- Holl, K.D., Loik, M.E., Lin, E.H.V. & Samuels, I.A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- Hooper, E., Legendre, P. & Condit, R. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42: 1165-1174.
- Houghton, R.A., D. L. Skole, R.A., Nobre, C.A., Hackler, J.L., Lawrence, K.T. & Chomentowski, W H. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403: 301-304.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280.
- Howlett, B.E. & Davidson, D.E. 2001. Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forest in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 285-302.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princetown University Press. Princetown, USA.
- Hulme, P.E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M. & Oyama, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest of Mexico. *American Journal of Botany* 88: 1801-1812.
- Ibarra-Manríquez, G. & Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of liana communities in a neotropical rain forest. *Plant Ecology* 161:91–112.
- Ickes, K., Dewalt, S.J. & Appanah, S. 2001. Effects of native pigs (*Sus scrofa*) on woody understorey vegetation in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 191-206.
- Ingle, N.R. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Phillipine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134: 251-261.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- Lindquist, E.S. & Carroll, C.R. 2004. Differential seed and seedling predation by crabs: impacts on tropical coastal forest composition. *Oecologia* 141: 661–671
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Markesteijn, L. 2003. Seed rain and soil seed bank along a chronosequence of tropical wet forests in Chiapas, México. Tesis de Maestría Wageningen University. Wageningen, Holanda.

- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda tropical. Tesis de doctorado Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.
- Martínez-Ramos, M. & Álvarez-Buylla, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.
- Medellín, R.A. & Equihua, M. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35: 13-23.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28: 581-589.
- Melo, F.P.L., Dirzo, R. & Tabarelli, M. 2006. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132: 50-60.
- Mendoza, E. & Dirzo, R. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–1641.
- Molofsky, J. & Fisher, B.L. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74: 261-265.
- Morin, P. 1999. Community Ecology. Blackwell Science. Malden, Massachusetts.
- Morton, D.C., DeFries, R.S., Shimabukuro, Y.E., Anderson, L.O., Arai, E., Espirito-Santo, F. Del B., Freitas, R. & Morissette, J. 2006. Cropland expansion changes deforestation dynamics in the southern Brazilian Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (39): 14637–14641.
- Myster, R. W. 2004. Regeneration filters in post-agricultural fields of Puerto Rico and Ecuador. *Plant Ecology* 172: 199-209.
- Nepstad, D.C., Uhl, C., Pereira, C.A. & DaSilva, J.M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of Eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Notman, E. & Gorchoy, D.L. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* 33: 621-636.
- Osunkjoya, O.O., Ash, A.E., Hopkins, M.S. & Graham, A.W. 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia* 91: 569-578.
- Pacala, S.W. & Crawley, M.J. 1992. Herbivores and plant diversity. *American Naturalist* 140: 243-260.

- Peña-Claros, M. & De Boo, H. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18: 261-274.
- Perz, S.G., Aramburú, C. & Bremner, J. 2005. Population, land use and deforestation in the pan amazon basin: a comparison of Brazil, Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú and Venezuela. *Environment, Development and Sustainability* 7: 23–49.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335-371.
- Rao, M., Terborgh, J. & Nuñez, P. 2001. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15: 624-633.
- Ritchie, M.E. & Olff, H. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. En Olff, H., Brown, V.K. & Drent, R.H. (Eds.). *Herbivores. Between plants and predators*. Blackwell, Oxford
- Rodríguez, J.E. 2005. Desempeño de plántulas transplantadas a praderas ganaderas abandonadas en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México
- Roldan A.I. & Simonetti J.A. 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15: 617-623.
- NAG. 1985. The GLIM Release 3.77 Manual. Numerical Algorithms Group, Inc., Downers Grove, Illinois.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M.L., Colín-Martínez, H. & García-Estrada, C. 2001. Mamíferos de cuatro áreas con diferente grado de alteración en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana* 84: 35-48.
- Sherman, P.M. 2002. Effects of land crabs on seedling densities and distributions in a mainland neotropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 18: 67-89.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Sánchez-Béltran, S. & Rodríguez-Velázquez, J. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. En: Sigmarangkir, D. (Ed.). *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*. Maluwarman University Press, Indonesia. Pp. 40–58.
- Slocum, M.G., Aide, T.M., Zimmerman, J.K. & Navarro, L. 2006. A strategy for restoration of montane forest in anthropogenic fern thickets in the Dominican Republic. *Restoration Ecology* 14: 526-536.

- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- Suazo, I. 1998. Aspectos ecologicos de la especie invasora *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn en una selva humeda de la region de Chajul, Chiapas, Mexico. Tesis de Maestría. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. Morelia, México.
- SYSTAT Software Inc. 2004. Systat for Windows. Version 11. Richmond, California.
- Terborgh, J. & Wright, S.J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D. & Balbas, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926
- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M., Schichter, H. & Nuñez, P. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. En: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.) 2002. Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. Oxon, UK, CABI.
- Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M., Nuñez, P. & Balukjian, B. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 94: 253–263.
- Thebaud, C. & Strasberg, D. 1997. Plant dispersal in fragmented landscapes: a field study of woody colonization in rainforest remnants of the Mascarene Archipelago. En: Laurence, W.F. & Bierregard Jr., R.O. (Eds.). tropical forest remnants. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. 2006. Community dynamics during early succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22: 1-12.
- Vasconcelos, H.L. & Cherret, J.M. 1995. Changes in Leaf-cutting ant populations (*Formicidae: Attini*) alter the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 2: 107-113.
- Vasconcelos H.L. & Cherret, J.M. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 13: 357-370.
- Vasconcelos, H.L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 8: 407-418.

- Vasconcelos, H.L., Vilhena, J.M.S. & Caliri, G.J.A. 2000. Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology* 37: 508-514.
- Wahungu, G.M., Catterall, C.P. & Olsen, M.F. 1999. Selective herbivory by red-necked pademelon *Thylogale thetis* at rainforest margins: factors affecting predation rates. *Australian Journal of Ecology* 24: 577-586
- Wahungu, G.M., Catterall, C.P. & Olsen, M.F. 2002. Seedling predation and growth at a rainforest-pasture ecotone, and the value of shoots as seedling analogues. *Forest Ecology and Management* 162: 251-260.
- Walker, L.R. & Chapin III, F.S. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135.
- Watt, A. D., Stork, N. E. & Bolton, B. 2002. The diversity and abundance of ants in relation to forest disturbance and plantation establishment in southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* 39: 18-30.
- Whelan, R.J. 1989. The influence of fauna on plant species composition. En: Majer, J.D. (Ed.). *Primary succession: The role of animals in reclaimed land*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wijdeven, S.M.J. & Kuzee, M.E. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8: 414-424.
- Wilby, A. and Brown, V.K. 2001. Herbivory, litter and disturbance as determinants of vegetation dynamics during early old-field succession under set-aside. *Oecologia* 127: 259-265.
- Wills, C., Condit, R., Foster, R. & Hubbell, P. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.* 94:1252–1257.
- Wills, C., Harms, K. E., Condit, R., King, D., Thompson, J., He, F., Muller-Landau, H. C., Ashton, P., Losos, E., Comita, L., Hubbell, S., LaFrankie, J., Bunyavejchewin, S., Dattaraja, H. S., Davies, S., Esufali, S., Foster, R., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hall, P., Itoh, A., John, R., Kiratiprayoon, S., Loo de Lao, S., Massa, M., Nath, C., Supardi Noor, Md. N., Rahman Kassim, A., Sukumar, R., Satyanarayana Suresh, H., Sun, I.-F., Tan, S., Yamakura, T., and Zimmerman, J. 2006. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests. *Science* 311: 527-530.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of the mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- 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.

- Wright, S.J., Gompper, M.E. & DeLeon, B. 1994. Are large predators keystone species in neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71: 279-294.
- Wright, S.J. & 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.
- Wunderle Jr., J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Zarza, H. 2001. Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala - Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zimmerman, J.K, Pascarella, J.B. & Aide, T.M. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.

11. Apéndices

Apéndice 1. Lista de especies de mamíferos con hábitos principalmente herbívoros y/o predadores de semillas reportados para la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México (Tomado de Zarza 2001). La información sobre preferencias de hábitat, cuando disponible, fue tomada de Medellín & Equihua (1998), Sánchez-Hernández *et al.* (2001) y Zarza (2001). HA = Hábitats alterados, BM = Bosque maduro La asignación de tamaño de los individuos se hizo de manera cualitativa, diferenciando aquellos capaces de pasar através de una perforación de 10x10cm en la malla utilizada para la exclusión (mamíferos pequeños, P) de aquellos que por su tamaño no podrían hacerlo (mamíferos grandes, G).

Especie	Tipo de Hábitat	Tamaño
DIDELPHIMORPHIA		
Marmosidae		
<i>Marmosa mexicana</i>		P
Caluromyidae		
<i>Caluromys derbianus</i>		P
Didelphidae		
<i>Didelphis marsupialis</i>	BM	P
<i>Didelphis virginiana</i>		G
<i>Metachirus nudicaudatus</i>		P
<i>Philander opossum</i>		P
PERISSODACTYLA		
Tapiridae		
<i>Tapirus bairdii</i>	BM	G
ARTIODACTYLA		
Tayassuidae		
<i>Pecari tajacu</i>	BM	G
<i>Tayassu pecari</i>	BM	G
Cervidae		
<i>Mazama americana</i>	BM	G
<i>Odocoileus virginianus</i>	BM y HA	G
RODENTIA		
Sciuridae		
<i>Sciurus aureogaster</i>		P
<i>Sciurus deppei</i>		P
<i>Sciurus yucatanensis</i>		P
Geomyidae		
<i>Orthogeomys hispidus</i>	HA	P

Heteromyidae		
<i>Heteromys desmarestianus</i>	BM	P
Muridae		
<i>Nyctomys sumichrasti</i>		P
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	HA	P
<i>Oryzomys alfaroi</i>		P
<i>Oryzomys couesi</i>	HA	P
<i>Oryzomys melanotis</i>	HA	P
<i>Ototylomys phyllotis</i>		P
<i>Peromyscus mexicanus</i>	BM	P
<i>Sigmodon hispidus</i>	HA	P
<i>Tylomys nudicaudus</i>		P
Erethizontidae		
<i>Coendou mexicanus</i>		P
Agoutidae		
<i>Agouti paca</i>	BM y HA	G
Dasyproctidae		
<i>Dasyprocta punctata</i>	BM	G
LAGOMORPHA		
Leporidae		
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	BM	P
