



Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona

JULIA CARABIAS • JAVIER DE LA MAZA • ROSAURA CADENA
coordinadores

Primera edición, 2015

DR © NATURA Y ECOSISTEMAS MEXICANOS, A.C.

Plaza San Jacinto 23-D, San Ángel, 01000 México, D.F.

www.naturamexicana.org.mx

ISBN 978-607-97102-0-0

Editado e impreso en México

Producción editorial

REDACTA, S.A. DE C.V.

Composición tipográfica y formación: Socorro Gutiérrez

Revisión de textos y cuidado de la edición: Antonio Bolívar

Impresión

OFFSET REBOSÁN, S.A. DE C.V.

Forma sugerida de citar:

Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.), 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos.

CONSERVACIÓN Y DESARROLLO SUSTENTABLE EN LA SELVA LACANDONA

25 AÑOS DE ACTIVIDADES Y EXPERIENCIAS

JULIA CARABIAS • JAVIER DE LA MAZA • ROSAURA CADENA
COORDINADORES



NATURA Y ECOSISTEMAS MEXICANOS, A.C.
MÉXICO, 2015

SECCIÓN 2

SUBCUENCA DEL RÍO LACANTÚN: MEDIO FÍSICO Y BIODIVERSIDAD

Dentro de la Selva Lacandona, en la cuenca media del río Usumacinta, Natura y Ecosistemas Mexicanos ha centrado sus acciones en la parte correspondiente a la subcuenca del río Lacantún, zona que por su intrincada geología, fisiografía y edafología, alberga la mayor diversidad de especies terrestres y de agua dulce del país.

Sus sierras kársticas (formaciones rocosas calizas por su origen marino), lomeríos bajos, terrazas aluviales y planicies de inundación ofrecen una diversidad de ambientes y, gracias a que el clima cálido y húmedo no ha tenido cambios abruptos desde hace miles de años, existen diversas expresiones de vida con relaciones muy complejas y diversas, en su mayoría desconocidas para la ciencia, que se manifiestan en los distintos ecosistemas de la zona. Dominan en estos espacios la selva alta perennifolia y la selva mediana subperennifolia.

La Reserva de la Biosfera Montes Azules, el área natural protegida de mayor extensión de la Selva Lacandona, se ubica en esta subcuenca. La biodiversidad que aquí se concentra no tiene parangón con ninguna otra ANP del país. Por ejemplo, gracias a la heterogeneidad de condiciones ambientales, estas selvas albergan alrededor de 3 400 especies de plantas vasculares, de las cuales se calcula que 573 son árboles. Asimismo, se encuentra representada 24% de la mastofauna terrestre mexicana, 44% de las aves, 10% de la herpetofauna, 40% de las mariposas diurnas y 13% de los peces.

Es, además, el único lugar de México donde se tienen registros de una población silvestre de guacamaya roja (*Ara macao*). Otras especies que existen solamente en esta región son el tlacuache cuatro ojos (*Metachirus nudicaudatus*), el armadillo cola de zorro (*Cabassous centralis*), las salamandras (*Oedipina elongata* y *Bolitoglossa doffleini*) y el águila monera (*Morphnus guianensis*). En particular, se han registrado especies y subespecies de mariposas endémicas de la región de la Selva Maya de los géneros *Agrias*, *Bolboneura*, *Perrhybris* y *Eurytides*. Un hallazgo taxonómico de gran importancia son dos especies nuevas, una planta (*Lacandonia schismatica*) y un pez (*Lacantunia enigmatica*), que significaron la descripción, cada una, de una nueva familia y un nuevo género.

Muchas de las especies de esta subcuenca están enlistadas en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2010) por su categoría de riesgo (amenazadas o en peligro de extinción), entre ellas algunos animales emblemáticos como el jaguar (*Panthera onca*),

el tapir (*Tapirus bairdii*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), la guacamaya roja (*Ara macao*), el águila arpía (*Harpia harpyja*), la tortuga blanca (*Dermatemis mawii*) y el cocodrilo pardo (*Crocodylus moreletii*).

Con el propósito de conocer las tendencias temporales en las poblaciones y comunidades de algunas especies consideradas indicadoras del estado de salud del ecosistema, Natura y Ecosistemas Mexicanos ha trabajado durante varios años en el estudio y monitoreo de especies de lepidópteros, moluscos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos mayores en la parte sur de la subcuenca. Resulta muy alentador que los resultados del monitoreo demuestren que se trata de ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos, en muy buen estado de conservación y que, por lo tanto, las acciones de conservación están cumpliendo su propósito.

Se ha logrado un mejor entendimiento de la ecología de poblaciones y el comportamiento de especies que tienen un papel fundamental en el ecosistema (tapir, temazate, jabalí de labios blancos, jaguar y mono araña).

Desafortunadamente, no se puede aseverar lo mismo en el caso de la parte norte y noroeste de la RBMA, en donde a pesar de que se mantiene la cobertura vegetal, los recorridos de monitoreo llevados a cabo por los brigadistas de la Comunidad Lacandona muestran que las poblaciones de especies animales han disminuido notablemente por la cacería.

Los resultados dan la base para reformular las estrategias de conservación y manejo del ecosistema y para emprender nuevos esfuerzos para la recuperación de especies amenazadas y de su hábitat, así como para reforzar las acciones de protección y vigilancia que llevan a cabo tanto la Conanp como la Profepa.

El monitoreo es una tarea que debe seguirse realizando para tener un mejor entendimiento de las dinámicas poblacionales de estas especies y su vinculación con la vegetación y así será posible definir indicadores de cambios negativos para garantizar la existencia de una selva saludable.

En esta sección se presentan 10 capítulos en los que se describe la caracterización fisiográfica y geomorfológica de la subcuenca del río Lacantún, la vegetación terrestre y ribereña, el monitoreo de la fauna de mamíferos, aves, reptiles y mariposas diurnas, así como de las interacciones de la vegetación y la fauna, y cierra con un capítulo sobre los ecosistemas acuáticos.



2.1 CARACTERIZACIÓN DE LA SUBCUENCA DEL LACANTÚN*

Javier de la Maza

La subcuenca del río Lacantún se origina, en el lado mexicano, en las serranías conocidas comúnmente como los Altos de Chiapas (referida en el capítulo 1.1 como Sierra Madre de Chiapas), con altitudes promedio de 2 400 m. Estas regiones de montaña surgieron durante el Paleoceno-Mioceno y comparten características edafológicas y geológicas determinadas por las calizas kársticas. En ellas se presentan todos los fenómenos característicos del karst: poljes, dolinas, cavernas, sumideros, ríos subterráneos y cenotes. Hacia la parte baja de la subcuenca se encuentra la región del río meándrico de la subcuenca (140 msnm), que constituye los valles inundables y corresponde principalmente a Marqués de Comillas (formada antes del Pleistoceno) en la cual se encuentran suelos aluviales que no presentan karst.

Con respecto a los ecosistemas, en la región baja de la subcuenca, en las altitudes entre 130 y 400 m, se encuentra la selva alta perennifolia (con su mejor desarrollo en los terrenos inundables) y la selva mediana subperennifolia (en los lomeríos aluviales). En la parte media, entre los 400 y los 1 400 m, en las montañas aledañas a los ríos Santo Domingo, Jataté y Tzendales, los tipos de vegetación predominantes son la selva alta perennifolia y el bosque mesófilo (por arriba de los 1 300 m), aunque hacia la parte alta del Tzendales (río Negro) este último ecosistema se encuentra muy reducido en extensión, restringiéndose a las cumbres de la meseta de las lagunas de Ocotál.

Los estudios realizados sobre mamíferos, aves, escarabajos y mariposas sitúan a esta región como la más biodiversa del país (capítulos 2.6 a 2.9). Entre las especies emblemáticas de la fauna se en-

cuentran la guacamaya roja (*Ara macao*), el águila arpía (*Harpia harpyja*), el tapir (*Tapirus bairdii*), el jabalí de labios blancos (*Tayassu pecari*), así como el cocodrilo pardo (*Crocodylus moreletti*) y la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) en sus ríos.

Con base en su origen geológico y las características florísticas y faunísticas podemos dividir la subcuenca media del Lacantún —en donde Natura y Ecosistemas Mexicanos concentra sus acciones— en dos regiones: la de montañas kársticas al oeste (Montes Azules), y la de suelos aluviales al este (Marqués de Comillas).

2.1.1 REGIÓN DE MONTES AZULES

Se caracteriza por presentar altitudes medias en la parte noroeste cercanas a los 1 400 m, que van descendiendo en dirección este y sureste, hasta los 140 m en la ribera del río Lacantún. La precipitación pluvial va disminuyendo en el mismo sentido conforme nos alejamos de las montañas, y oscila entre los 3 500 mm al año en la zona oeste y los 2 500 mm en la zona este.

En la parte alta se localiza la meseta de las lagunas de Ocotál. Es un sistema compuesto por cuatro lagunas: Ocotál, El Suspiro, Ojos Azules y Yan-ki. Estas lagunas constituyen la recarga de agua de la selva, ya que de ellas se filtra gran cantidad que después surge en las zonas bajas formando un sinnúmero de ríos y arroyos, como por ejemplo los ríos Tziminhá, Azul y Negro, los cuales forman el

* Texto elaborado a partir de J. y R. de la Maza (1991) y J. de la Maza y J. Carabias (2011).

Tzendales, entre otros. En esta parte alta se establece el bosque mesófilo de montaña y algunos manchones relictuales de bosque de pino (*Pinus maximinoi* y *P. pseudostrobus*).

En la parte suroeste se localiza una planada originada por el desecamiento de grandes lagunas pleistocénicas, hoy conocidas con el nombre de Gran Sabana de San Quintín. En esta parte se ubica el principal cuerpo de agua lacustre de la cuenca media del río Usumacinta, la Laguna de Miramar.

Hacia la zona centro-este y sur se localizan amplios valles con selvas de tipo inundable por influencia de las aguas de los ríos Negro, Tzendales, Azul, Lacanjá y del propio Lacantún. Esta área y la siguiente contienen el último reducto de este tipo de ecosistema en el país. Algunas de las especies vegetales características de este tipo de selva son el canchán (*Terminalia amazonia*), el guapake (*Dialium guianense*), el cabeza de mico o sunsapote (*Licania platypus*), el plumillo (*Schizolobium parahyba*), los amates (*Ficus* spp.), la caoba (*Swietenia macrophylla*), la ceiba (*Ceiba pentan-*

dra), el canacoite (*Bravaisia integerrima*) y los chochos (*Bactris* spp.).

En su parte norte se encuentran unas pequeñas serranías que constituyen parte de los escurrimientos del río Lacanjá; una de ellas es la conocida como Sierra de La Cojolita. Cerca de la zona arqueológica de Bonampak, contigua al río Lacanjá, se localiza otro de los cuerpos lacustres importantes, la laguna Lacanjá.

Esta región corresponde a dos grandes paisajes según Saavedra *et al.* (2015) (apéndice 1): 1) Gran Paisaje del relieve montañoso disolucional (M-S/E) formado por rocas carbonatadas de calizas del Cretácico superior, las cuales sufrieron deformaciones por plegamiento y fallamiento; pertenecen a éste los paisajes de cerros y colinas kársticas; 2) de manera contigua se ubica el Gran Paisaje de relieve montañoso estructural/erosional (M-E/D), formado por rocas sedimentarias constituidas por intercalaciones de lutitas y areniscas del Terciario, las cuales sufrieron deformación por plegamiento, fracturamiento y fallamiento; pertenecen a éste los paisajes de crestas/crestones homoclinales.



Confluencia de los ríos La Pasión-Salinas y Lacantún, origen del río Usumacinta. JME

2.1.2 REGIÓN DE MARQUÉS DE COMILLAS

Es la única región de la subcuenca del río Lacantún que presenta suelos aluviales previos al Pleistoceno. En ella prácticamente no aflora la roca madre y su topografía está dada por colinas de acarreo, formadas por guijarros y arcilla, que provocan una gran diferenciación de la biota que la habita, con respecto al resto de la subcuenca.

Es en esta región donde inicia la vasta zona de terrenos planos que conforman la parte baja de la cuenca: el Petén guatemalteco y la planicie costera del Golfo de México (Tabasco y Campeche), que se continúan hasta la Península de Yucatán.

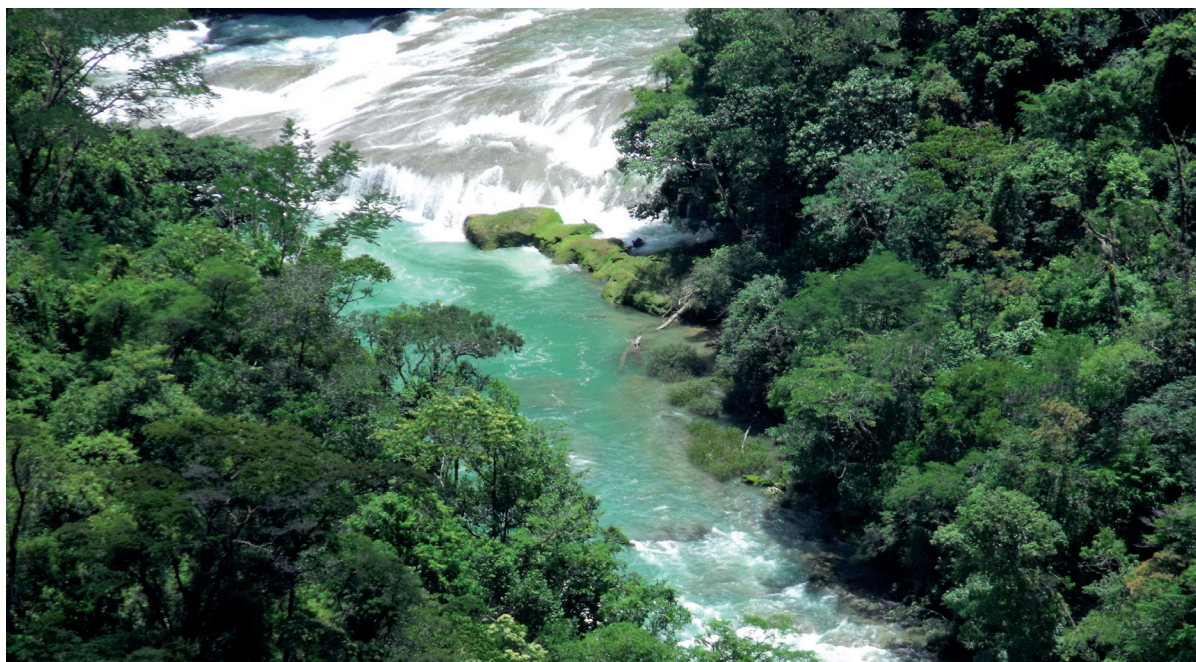
Se trata de un área de terrenos planos (100 msnm) con lomeríos (200 m), producto del acarreo de los ríos Lacantún, Ixcán, Chajul y Chixoy-Salinas.

Esta región de la subcuenca pertenece al Gran Paisaje valle aluvial de río meándrico-agradacional (F-A) definido por Saavedra *et al.* (2015) (apéndice 1) y caracterizado por formar valles aluviales de río meándrico que se conectan entre sí en esta parte del territorio, donde los ríos Ixcán, Chajul y Negro/

Tzendales salen del sistema montañoso y entran surcando y atravesando las áreas de los relieves colinados estructurales (cuestas medias y bajas) y el relieve colinado o lomerío erosional (lomas bajas y medias). Está constituida por sedimentos transportados por los ríos mencionados; por su topografía plana y poco desnivel se desarrollan como paisajes de orillares y planos de inundación propios de un río conformado por curvaturas y sinuosidades denominadas meandros (activos y abandonados). Litológicamente está constituido por depósitos aluviales recientes del Cuaternario (capítulo 2.2).

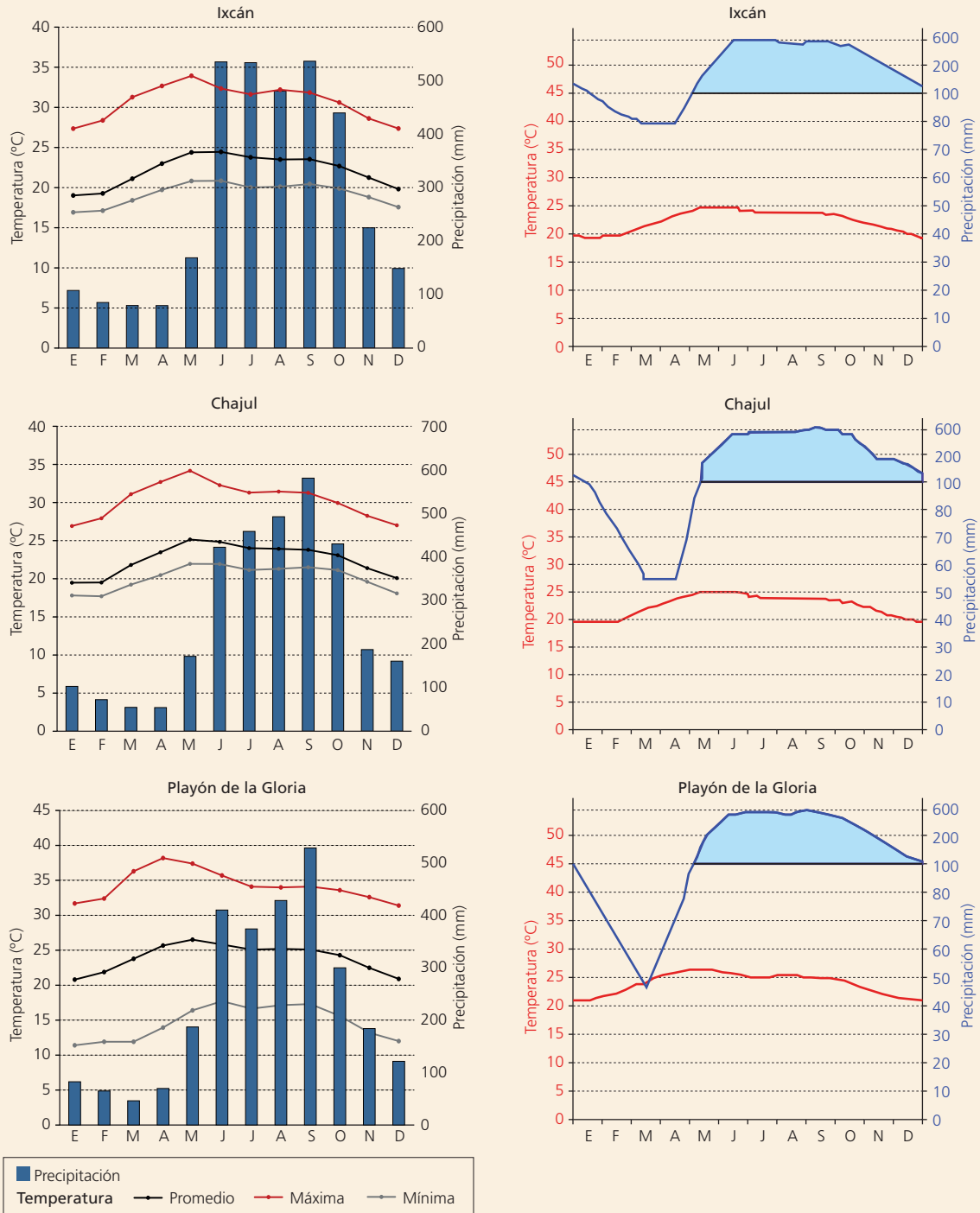
Se localiza principalmente entre los 100 y los 200 msnm, en la región climática de las tierras bajas cálidas, en clima cálido-húmedo, con temperaturas medias anuales de 22°C, y precipitaciones entre 1 890 y 3 000 mm anuales.

La región está cubierta principalmente por una vegetación de selvas medianas subperennifolias y altas perennifolias (Miranda y Hernández-X. 1963), dependiendo del tipo de suelo y su cercanía a los ríos. Las selvas medianas principalmente se ubican en suelos pobres y sobre las zonas de lomerío, siendo



Río Santo Domingo. JME

Recuadro 2.1.1 CLIMOGRAMAS



Ixcán. Corresponde a la estación climatológica ubicada a 160 m de altitud, en una base de las Fuerzas Armadas en el río Ixcán. Se cuenta con datos de esta estación de 1966 a 1983. Del análisis de estos datos se puede concluir que la precipitación media anual es de 3398 mm, siendo los meses más secos marzo y abril, con 78.9 mm, y septiembre el más lluvioso, con 534 mm. La temperatura media anual es de 22.1°C; la temperatura máxima promedio es de 30.6°C, siendo mayo el mes más caliente, con una temperatura máxima promedio de 33.9°C y la máxima, de 40.5°C, registrada el 23 de abril de 1971; la temperatura mínima promedio es de 19.18°C, siendo enero el mes más frío, con una temperatura mínima promedio de 16.87°C y la mínima, de 7.5°C, registrada el 17 de diciembre de 1968. El diagrama ombrotérmico muestra que todos los meses son húmedos, ya que en todos los casos la precipitación (expresada en milímetros) es superior al doble de la temperatura media (expresada en grados Celsius) (Bagnouls y Gaussen 1957, citado en Rzedowski 1978).

Chajul. Corresponde a la estación climatológica ubicada a 150 m de altitud en el río Chajul, cerca de la frontera con Guatemala. Se cuenta con datos de esta estación de 1968 a 1983. Del análisis de estos datos se puede concluir que la precipitación media anual es de 3188.9 mm, siendo los meses más secos marzo y abril, con 54.7 y 54.3 mm, respectivamente, y septiembre el más lluvioso, con 580.9 mm. La temperatura media anual es de 22.55°C; la temperatura máxima promedio es de 30.36°C, siendo mayo el mes más caliente, con una temperatura máxima promedio de 34.2°C y la máxima, de 41°C, registrada el 3 de abril de 1973; la temperatura mínima promedio es de 20.16°C, siendo enero y febrero los meses más fríos, con una temperatura mínima promedio de 17.8 y 17.7°C, respectivamente, y la mínima, de 9°C, registrada el 17 de diciembre de 1968. El diagrama ombrotérmico muestra que todos los meses son húmedos, ya que en todos los casos la precipitación (expresada en milímetros) es superior al doble de la temperatura media (expresada en grados Celsius) (Bagnouls y Gaussen 1957, citado en Rzedowski 1978).

Playón de la Gloria. Corresponde a la estación climatológica ubicada a 140 m de altitud en el ejido de Playón de la Gloria. Se cuenta con datos de esta estación de 1981 a 2010. Del análisis de estos datos se puede concluir que la precipitación media anual es de 2796 mm, siendo marzo el mes más seco, con 46.1 mm, y septiembre el más lluvioso, con 528.6 mm. La temperatura media anual es de 24°C, siendo mayo el mes más caliente, y la temperatura máxima, de 42°C, registrada en marzo de 1984 y abril de 2007; el mes más frío es enero y la temperatura mínima, de 7°C, registrada en enero de 1987 y 2010 y febrero y diciembre de 1989. El diagrama ombrotérmico muestra que solo el mes de marzo es seco, ya que la precipitación (46.1 mm) no es superior al doble de la temperatura media (23.8°C) (Bagnouls y Gaussen 1957, citado en Rzedowski 1978).

Aunque de manera ligera, se evidencia una tendencia de menor a mayor humedad, así como de mayor a menor temperatura entre Playón de la Gloria, Chajul e Ixcán, conforme las localidades se acercan a las serranías del Chaquistero.

dominantes especies de la familia Melastomataceae. Asimismo, es muy frecuente en las áreas inundables de esta región que se encuentre el árbol del canacoi-te (*Bravaisia integerrima*) y la palma de corozo (*Attalea liebmanni*). Las partes altas de algunas lomas, con suelos formados principalmente de guijarros, están cubiertas por petatilleras, compuestas por una sola especie de helecho (*Pteridium aquilinum*). En otros casos, las lomas se encuentran cubiertas de ciperáceas y árboles dispersos de baja altura; a estas áreas se les conoce como vegetación tipo sabanoide. Además de la fauna mencionada que comparte con la región Montes Azules, sólo en esta región se localiza el armadillo cola de zorro (*Cabassous centralis*) y las mariposas *Agrias aedon rodriguezi*, *A. amydon lacandonia* y *Bolboneura syphis lacandonia*.

Por su fisiografía presenta una gran cantidad de pequeños y medianos escurrimientos, siendo los más importantes los arroyos Salado, Manzanares y Lagarto, que drenan hacia el río Lacantún. En las áreas constantemente inundables en la época de lluvias, influidas por las crecientes de los ríos y arroyos se encuentran comunidades vegetales dominadas por una especie de bambú (*Bambusa longifolia*) conocida comúnmente como jimba. En estos mismos ambientes, pero menos inundados, se establecen manchones de caña brava (*Guadua angustifolia*). En esta zona se registra actividad geotérmica, que se manifiesta por la presencia de varios brotes de aguas termales sulfurosas.

REFERENCIAS

- De la Maza, J., y J. Carabias (eds.), 2011. *Usumacinta: bases para una política de sustentabilidad ambiental*. México, Instituto Mexicano de Tecnología del Agua-Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- De la Maza, J. y R. de la Maza, 1991. El "monte alto", esbozo de una región, en *Lacandonia, el último refugio*. UNAM-Agrupación Sierra Madre, pp. 21-35.
- Miranda, F., y E. Hernández-X., [1963] 2014. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. México, Sociedad Botánica de México-Conabio-Fondo de Cultura Económica.

Recuadro 2.1.2 DINÁMICA HIDROLÓGICA DE LA SUBCUENCA DEL RÍO LACANTÚN

Juan Manuel Núñez, Paula Meli

En Marqués de Comillas no existe información acerca de la red de escurrimientos superficiales a una escala adecuada para la implementación de proyectos en la región. Por esta razón, se desarrolló un modelo de simulación hidrológica para describir y caracterizar la red hidrológica. Este método describe el comportamiento de caudales al relacionar variables hidráulicas (p. ej., velocidad, profundidad, sustrato), con variables asociadas a las riberas (p. ej., vegetación, morfología) y el resto de la cuenca (p. ej., cobertura terrestre, suelos). Se basa principalmente en la generación de recursos de información espacial, como son el modelo digital de elevación (DEM), usos de suelo y cobertura terrestre, además de un modelo de conectividad hidrológica para modelar la red de drenaje superficial (Jenson y Domínguez 1988;¹ Maidment 2000²). También se apoya en el cálculo distribuido de lluvia-escurrimiento mediante el método de número de curva del Natural Resources Conservation Service (NRCS) y la estimación de caudales y el aforo en secciones transversales de sitios específicos, para determinar las relaciones entre las variables hidráulicas y las zonas de riberas. También considera información tabulada de datos de precipitación y mediciones en campo.

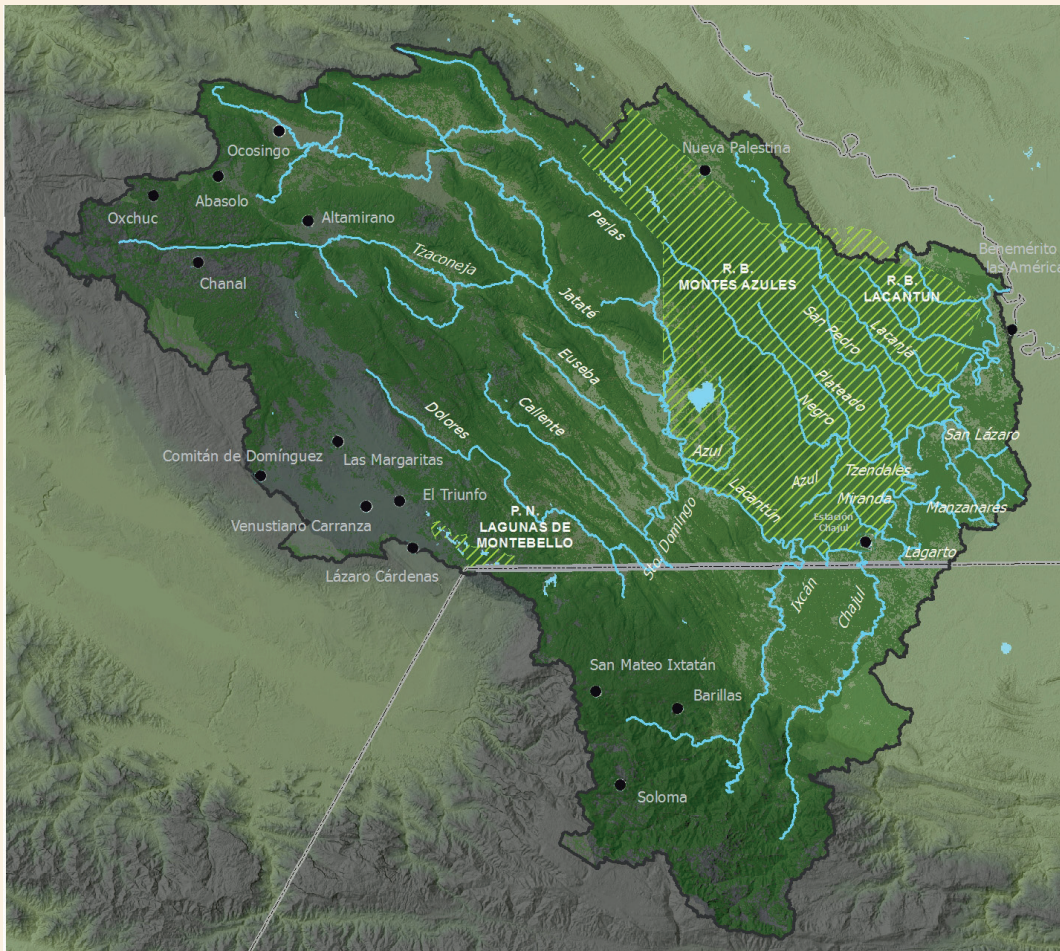


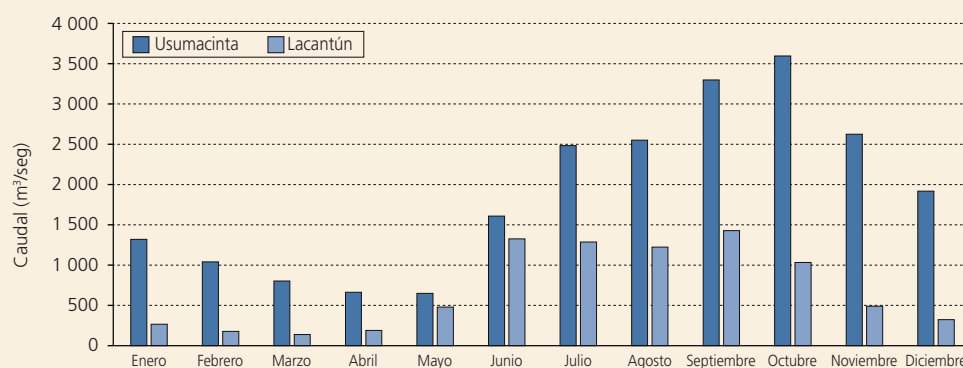
Figura 1. Red de principales escurrimientos superficiales en la subcuenca del río Lacantún.

La simulación hidrológica permite clasificar los escurrimientos superficiales en función de su jerarquía, conectividad y temporalidad. Además permite obtener la caracterización hidrológica de cada una de las cuencas de drenaje para dichos escurrimientos, determinando con ello caudales específicos que hagan posible relacionar el comportamiento hidráulico de los escurrimientos respecto a las riberas.

Se desarrolló un modelo hidrológico para la subcuenca del río Lacantún. La calibración de este modelo se realizó a partir de datos obtenidos de la Comisión Federal de Electricidad (CFE) dentro de la cuenca del río Usumacinta para ajustar los datos de gastos medios obtenidos, así como a partir de la medición directa del caudal en diez sitios de monitoreo. Estas mediciones se realizaron con un molinete hidráulico tipo Gurley, el cual consiste en una rueda de cazoletas conectada a un medidor de velocidad, ambas montadas en un soporte o varilla que se coloca a lo largo de un corte transversal al flujo del río. El caudal se estima a partir de la ecuación de continuidad que relaciona la velocidad de la corriente a una cierta profundidad, con el área transversal del flujo, lo cual da idea del volumen que circula por unidad de tiempo en dicho punto. El modelo brinda dos tipos de resultados: la ubicación y configuración de la red de escurrimientos superficiales (Fig. 1) y la simulación de la variación de los caudales de dichos escurrimientos.

La escorrentía anual promedio del río Lacantún es de 696.8 m³/seg, y varía entre 138.6 y 1 325.5 m³/seg (Fig. 2). Su dinámica resulta similar, aunque en menor magnitud, que la observada para todo el río Usumacinta, el cual alcanza valores cercanos a los 3 600 m³/seg, en un modelado del periodo 1950-2000.

Es importante destacar, que el modelo permite identificar los meses en los cuales los ríos y arroyos presentan los mínimos y máximos de caudal. En la mayor parte de los sitios, en el periodo de junio a octubre los caudales suelen ser superiores al promedio anual. El propósito del modelo de simulación hidrológica para la caracterización de la subcuenca del río Lacantún es conocer el promedio diario por mes de los regímenes hidrológicos de todos los afluentes del Lacantún y conocer las características físicas de cada una de las áreas de drenaje superficial identificadas para determinar su grado de conservación en función de la cantidad de cubierta forestal presente. Implementado a una escala local, con alcances regionales, el modelo trata de dar cuenta de la importancia que desempeñan las selvas tropicales en el ciclo del agua. Basar la construcción del modelo de simulación hidrológica en los métodos de conectividad hidrológica superficial, el método de lluvia en 24 horas y el método de número de curva, permite hacer explícitas al nivel del paisaje las relaciones existentes entre las condiciones de las unidades de escurrimiento superficial y sus regímenes hidrológicos.



Nota: los datos para la cuenca del Usumacinta han sido tomados de la Gerencia Regional de Producción Sureste de la CFE.

Figura 2. Variación mensual del caudal de los ríos Usumacinta y Lacantún (1950 y 2000), según el modelo de simulación hidrológica.

¹ Jensen, S.K., y O. Domingue, 1988, Extracting topographic structure from digital elevation data for geographic information system analysis, *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 54: 1593-1600.

² Maidment, D.V. (ed.), 2000, ArcGIS Hydro data model. Draft data model and manuscript. 20th Annual ESRI User Conference, San Diego, California.



2.2 CARACTERIZACIÓN GEOPEDOLÓGICA Y CALIDAD DE SITIO DE UNA SELVA TROPICAL

Armando Navarrete-Segueda,¹ Lorenzo Vázquez-Selem,² Christina D. Siebe-Grabach³

2.2.1 EL AMBIENTE BIOFÍSICO EN LA SUBCUENCA DEL LACANTÚN

La heterogeneidad de las condiciones biofísicas en las que se desarrollan las selvas tropicales contribuyen a su alta biodiversidad y a su capacidad de ofrecer servicios fundamentales para el bienestar de las sociedades (Balvanera *et al.* 2012). Sin embargo, estas selvas son constantemente modificadas (Gibbs *et al.* 2010; Balvanera 2012) sin que exista la comprensión necesaria para predecir los cambios resultantes de su manejo (Guariata y Balvanera 2009), y sin que se evalúen las implicaciones del cambio de uso de suelo sobre la capacidad de rendir servicios ecosistémicos.

Si bien los marcos para el manejo en estas selvas continúan en desarrollo, uno de los aspectos importantes a considerar es su aplicabilidad en regiones con escenarios biofísicos y sociales contrastantes (Martínez-Ramos *et al.* 2012). La información edáfica existente en México para las áreas con cobertura de selva sólo identifica el suelo dominante en una región por motivos de escala (1:250 000), y es insuficiente para el monitoreo de las áreas tropicales a lo largo del tiempo y bajo distintos usos (Cotler 2003; Guariata y Balvanera 2009). Por lo tanto, una perspectiva del paisaje que incorpore conocimiento biofísico robusto es fundamental para entender los ecosistemas tropicales, tanto conservados como modificados (Gardner *et al.* 2009).

Un enfoque que permite integrar las condiciones biofísicas es el levantamiento geopedológico (Allende y Mendoza 2007). Este enfoque es particularmente sólido porque combina los procedimien-

tos convencionales de campo, con las ventajas de la teledetección para la obtención de datos, y los sistemas de información geográfica (SIG) para su procesamiento (Zinck 2005).

La Selva Lacandona alberga alrededor de 20% de la diversidad biológica mexicana, en tan sólo 0.16% del territorio nacional (Medellín 1996). Se encuentra en un paisaje muy variable en suelos y geoformas, donde las comunidades bióticas responden a los respectivos cambios en la calidad de sitio (Siebe *et al.* 1995; Martínez-Ramos 2006). Este trabajo tiene como objetivo realizar una caracterización geopedológica necesaria para los estudios ambientales y ecológicos de la región sur de la Selva Lacandona.

2.2.2 METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en el área circundante a la Estación Chajul, al sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), así como en la porción del municipio Marqués de Comillas que abarca los ejidos de Galacia a Boca de Chajul y hasta la frontera con Guatemala. Predomina el clima cálido-húmedo, con una temperatura media anual de 22°C. La precipitación media anual es de 3 000 mm y se distribuye a lo largo del año a razón de 60 mm por mes durante la época seca (febrero-abril) y más de 300 mm por mes entre junio y octubre (Siebe *et al.*

¹ Posgrado en ciencias biológicas, Instituto de Geología, UNAM.

² Instituto de Geografía, UNAM.

³ Instituto de Geología, UNAM.

1995; INE 2000). Presenta áreas de selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia y vegetación sabanoide (Siebe *et al.* 1995; Martínez-Ramos *et al.* 2002). Se reconocen más de 3 400 especies de plantas vasculares para la región de la Selva Lacandona (Martínez *et al.* 1994), de las cuales 573 son árboles, y la diversidad de especies tiende a ser más abundante que en otras selvas húmedas de Centro y Suramérica (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002).

El área de estudio se localiza en la provincia fisiográfica de Sierras de Chiapas y Guatemala, dentro de la subcuenca del río Lacantún. La base geológica de la región la constituyen rocas calizas formadas durante el Cretácico, sobre las cuales descansan otras rocas sedimentarias del Terciario temprano, de diversa granulometría y composición (areniscas, conglomerados, lutitas, calcarenitas), todas ellas formadas por la acumulación gradual de sedimentos en el fondo marino. Estas formaciones rocosas fueron plegadas y levantadas por esfuerzos tectónicos, quedando la zona emergida hace unos 12 millones de años (SGM 1997; Padilla Sánchez 2007).

La dinámica de plegamiento, la disolución de la roca caliza y la fracturación geológica han contribuido al desarrollo de cuerpos de roca caliza en proceso de karstificación y un sistema de interfluvios y depresiones constituido por materiales sedimentarios diversos (García-Gil y Lugo 1992). Se pueden identificar al menos cuatro grandes unidades de relieve: 1) planicies aluviales; 2) terrazas aluviales; 3) lomeríos bajos, y 4) sierra kárstica.

Delimitación de unidades geomorfológicas

Para la integración geoecológica se utilizó el sistema de clasificación jerárquico propuesto por Zinck (1988) y Zinck y Valenzuela (1990). Para obtener unidades de mapeo e integración de la información se realizó la delimitación de unidades a partir de la interpretación visual de rasgos externos del relieve (Zinck 2012) en a) fotografías aéreas a escala 1: 20 000 del INEGI del año 1991, y b) el modelo digital de elevación

procesado a partir de curvas de nivel a escala 1:50 000 de la carta de E15D87 del INEGI (2013).

Suelo

Para caracterizar y cuantificar las propiedades de los suelos se realizó la recopilación de la información edáfica generada previamente por Siebe *et al.* (1995) y Celedón (2006); asimismo se realizó la descripción y muestreo de perfiles de suelo en las unidades dominantes del área de estudio, incluyendo rasgos geomorfológicos relevantes con base en el manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo, de Siebe *et al.* (2006), y que se clasificaron con base en la Base Referencial Mundial del Recurso Suelo (IUSS 2006). Se colectaron muestras por horizonte para el análisis de propiedades físicas y químicas en laboratorio.

Vegetación

Se recopiló información geológica y de las comunidades vegetales en las unidades geomorfológicas, para lo cual se consultó la cartografía temática existente y los estudios realizados en el área. Se revisaron los resultados que incluyen preferentemente árboles de d.a.p. ≥ 10 cm, en cuyo muestreo se describe el sitio/ unidad geomorfológica, de tal forma que se pudiera cotejar con las unidades delimitadas en este trabajo.

2.2.3 RESULTADOS

La historia geológica de Chajul indica acontecimientos relativamente recientes que formaron un ambiente morfogenético mixto. Durante el Terciario temprano y medio tuvieron lugar procesos de plegamiento, levantamiento y fallamiento de las capas de roca (SGM 1997; Padilla Sánchez 2007) que dieron lugar a un *ambiente estructural* formado por un sistema de montañas alargadas con orientación noroeste-sureste, que se encuentran separadas por un *ambiente deposicional* formado durante el Pleistoceno y el Holoceno, es decir, en las últimas decenas

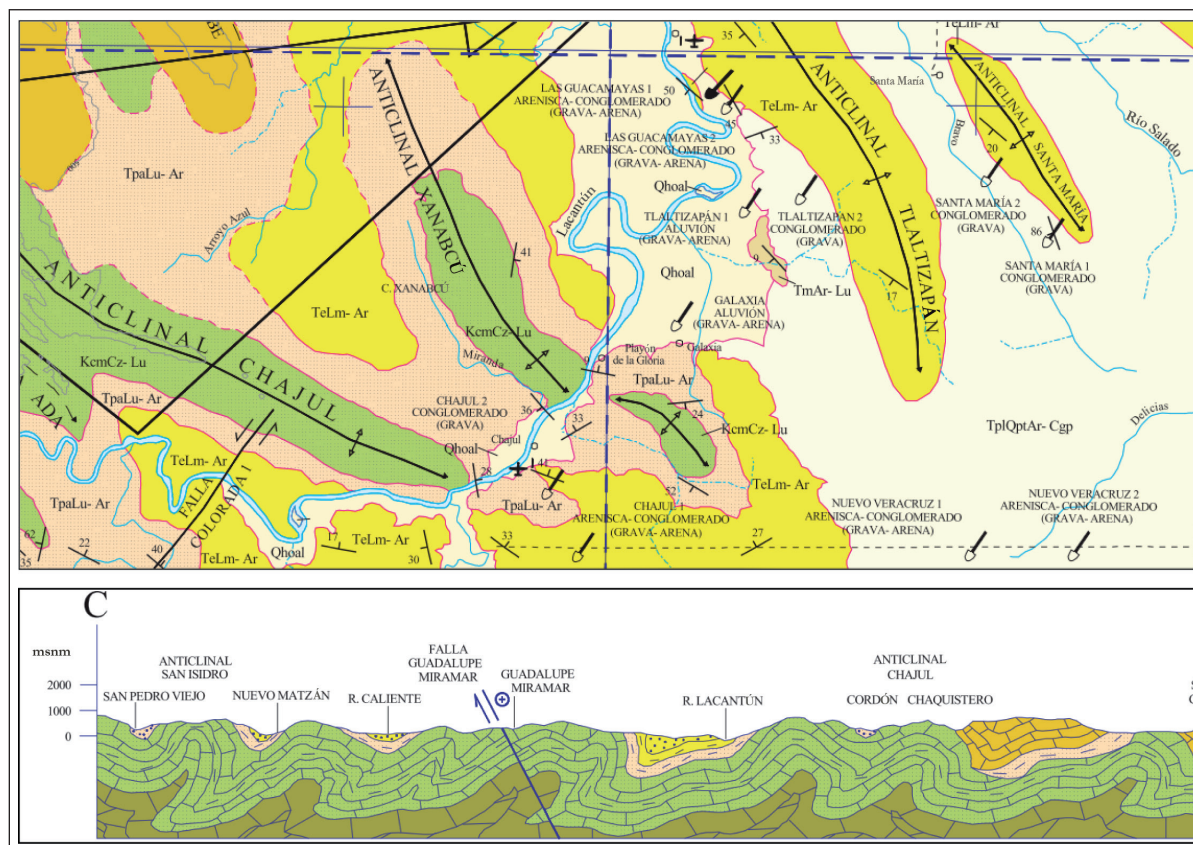


Figura 2.2.1 Geología del área de estudio. FUENTE: SGM 1997.

de miles de años, resultado del azolve de material aluvial acarreado por los ríos. Asimismo, la infiltración y el flujo subterráneo han contribuido al desarrollo de cuerpos en proceso de karstificación y un sistema rico en depresiones, producto de la disolución de la roca caliza (García-Gil y Lugo 1991).

Unidades geopedológicas

El área delimitada cubre un total de 33 898.2 hectáreas. Se encuentra en un intervalo altitudinal que va de los 140 m en las planicies aluviales hasta los 480 m en la sierra kárstica. La unidad que abarca una mayor superficie es la de lomeríos bajos; dentro de éstos, los lomeríos bajos de lutita y arenisca son los que presentan mayor cobertura en el área analizada. A continuación se describen las unidades delimitadas en este estudio.

Planicies y terrazas aluviales

Cubren 16% del área estudiada. Se dividen en las unidades de planicie aluvial de inundación y terrazas aluviales. Están formadas por depósitos aluviales del río Lacantún en el Holoceno (<0.1 Ma.). Al noreste del área de estudio se localiza una amplia superficie de planicie influenciada por el Lacantún en la cual se pueden apreciar tramos con marcadas sinuosidades del canal, o meandros, algunos de ellos ya abandonados por el río y que ahora alojan cuerpos de agua estrechos y alargados. Los suelos formados en esta unidad son profundos y tienen una muy buena penetrabilidad de raíces (67-90), están bien a moderadamente drenados, son de pH moderado a ligeramente ácido (5.6 a 6.9); los contenidos de material orgánico son altos ($10\% \pm 3.6$) dentro de los primeros 15 cm. Son suelos con un desarrollo moderado de estructura, de textura franca a franca

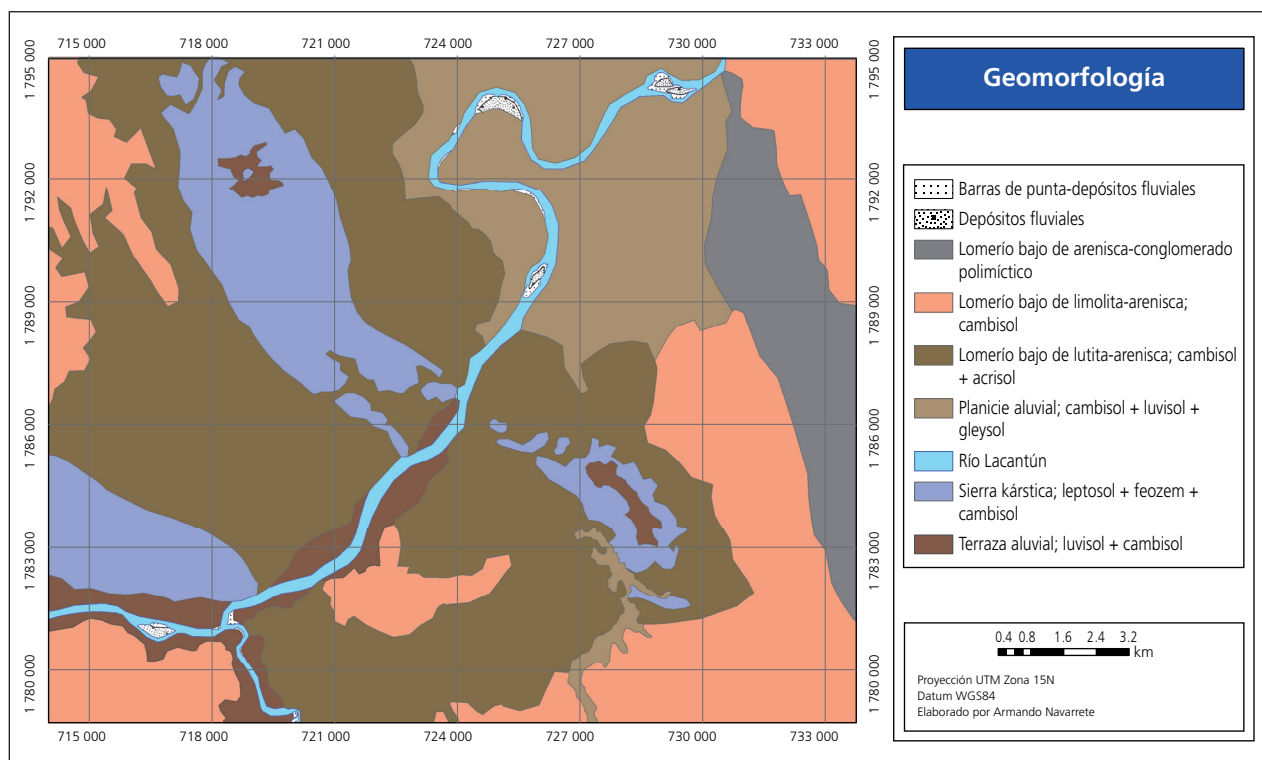


Figura 2.2.2 Unidades geomorfológicas del área de estudio.

arcillo-limosa. Su porosidad total es media-alta (47 a 60%), igual que su capacidad de aireación (8 a 12%). La capacidad de campo es de mediana a muy alta (277 a 667 litros/m²), al igual que la capacidad de retención de agua (135 a 325 litros/m²). El patrón de distribución de los suelos en esta unidad corresponde a una asociación de suelos de tipo fluvisol, cambisol y luvisol. Los perfiles descritos se clasifican como cambisol flúvico-estágnico (húmico, hiperéutrico); luvisol cutánico-estágnico (húmico, hiperéutrico, límico); cambisol flúvico (húmico, hiperéutrico); cambisol flúvico (hiperéutrico, límico) y gleysol. En algunos meandros del río Lacantún se pueden encontrar depósitos fluviales resultado de la dinámica de crecidas, a partir de la cual se forman zonas de deposición en los bordes interiores de las sinuosidades del río (barras de punta), en las cuales el sustrato comúnmente presenta textura arenosa y carece de vegetación. Dentro del cauce se logra identificar también bancos fluviales de are-

na y limo que tienen una ligera pendiente. Cubren 1% del área de estudio.

Lomeríos bajos

Cubren 70% del área de estudio y consisten de capas de roca sedimentaria inclinadas, alternando lutita, arenisca y caliza de la formación Soyaló del Paleoceno (55 a 67 Ma.). Sobre esta formación, durante el Eoceno (36 a 55 Ma.) se depositaron de manera concordante limolita y arenisca con intercalaciones de caliza de la formación del Bosque. Durante el Plioceno medio (5.1 a 1.6 Ma.) y hasta el Pleistoceno ocurrieron depósitos constituidos por arenisca, conglomerado polimíctico (depósito de piedras redondeadas de distintos tipos) y limolita (SGM 1997).

Lomeríos bajos de arenisca-conglomerado polimíctico

Se localizan al este del área de estudio, tienen una superficie de 2 990.4 hectáreas, en un intervalo de



JME

altitud que va de los 150 a los 200 m. El relieve consiste en ligeras elevaciones que forman un complejo de superficies cumbrales y laderas con pendientes de entre 2 y 26°. Los suelos de esta unidad se formaron a partir de arenisca y conglomerado polimíctico.

Lomeríos bajos de limolita-arenisca

Tienen una superficie de 8068.6 hectáreas, con altitudes que van de los 180 a los 200 m dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y de 150 a 200 m en la zona de Marqués de Comillas; presentan una topografía con pendientes de entre 2 y 26°. Los suelos, que se formaron sobre depósitos de sedimentos constituidos por limolita y arenisca, son de mediana profundidad (30 a 40 cm). Tienen un pH ligeramente ácido (6) y un alto contenido de materia orgánica ($7\% \pm 1.7$) en su horizonte superficial; su textura es franco-limosa y cuentan con un

espacio poroso total mediano a bajo (36 a 46%), una capacidad de aireación mediana (7.5 a 8.5%), una capacidad de campo baja (181 litros/m²) y una capacidad de retención de agua disponible para las plantas baja (67.1). El drenaje es deficiente y se observan evidencias de procesos de oxidación-reducción a 40 cm de profundidad. Se encuentran mantillos tipo Mull. Los suelos de esta unidad corresponden a cambisoles. De acuerdo con los perfiles descritos se clasifican como cambisol vértico-estágnico (hiperdístico) y cambisol estágnico (dístrico).

Lomeríos bajos de lutita-arenisca

Son la unidad que tiene mayor superficie en el área de estudio; se presentan en un intervalo de altitud que va de los 150 a los 200 m. El relieve consta de ligeras elevaciones que forman un complejo de superficies cumbrales y laderas con pendientes de en-

tre 2 y 26° en el área de la RBMA y de 2 a 6° en el área de Marqués de Comillas. Los suelos de esta unidad se pueden subdividir en suelos formados a partir de lutita y suelos formados a partir de arenisca. Los primeros presentan profundidad fisiológica media (60 a 66 cm); tienen un pH fuertemente ácido (4.2) a moderadamente ácido (5.3) y altos contenidos de materia orgánica ($10.3\% \pm 6$) dentro de los primeros 20 cm. Son suelos bien estructurados en superficie; su textura va de arcillosa a arcillo-arenosa y el espacio poroso total es alto ($> 50\%$), pero a profundidad el espacio poroso es mediano a bajo y su estructura suele ser masiva, lo que determina un drenaje deficiente. La capacidad de aireación del suelo es baja a mediana (4 a 11%); la capacidad de campo va de muy baja a alta (123 a 501) y la capacidad de retención de agua disponible para las plantas igualmente va de baja a alta (53 a 174 litros/m²). El suelo presenta rasgos que indican condiciones cambiantes de óxido-reducción. Los suelos se clasifican como cambisoles y los perfiles descritos corresponden a cambisol vértico-estagnico (hiperéutrico), cambisol estagnico (epidístrico), cambisol estagnico (húmico, hiperéutrico), cambisol estagnico (hiperéutrico).

En los suelos formados sobre areniscas la profundidad fisiológica es mediana (40 a 69 cm); el pH es fuertemente ácido (4 a 5); los contenidos de materia orgánica son altos ($9\% \pm 2.9$), así como los de aluminio intercambiable; tienen una capacidad de aireación mediana (8 a 10%), una capacidad de campo media-baja (80 a 287 litros/m²) y una capacidad de retención de agua disponible para las plantas que va de baja a alta (42 a 170 litros/m²); su drenaje es bueno, y se observan rasgos de iluvación de arcilla. Los suelos de esta unidad son acrisoles asociados a cambisoles. Los perfiles descritos clasificaron como acrisol cutánico (hiperdístrico, epiarénico), acrisol cutánico (húmico, hiperdístrico, arénico), cambisol háplico (alúmico, hiperdístrico), acrisol cutánico (alúmico, hiperdístrico).

Sierra kárstica

Cubre 13% del área de estudio; la estructura consiste de estratos de rocas plegadas, formando los

anticlinales (cadenas montañosas) Chajul y Xanab-cú, de dirección NW-SE, donde alternan estratos de caliza y de lutita del Campaniano-Maastrichiano (Cretácico superior, 67 a 83 Ma.) (SGM 1997). Una vez formadas estas elevaciones por los esfuerzos tectónicos, los procesos exógenos desgastaron gradualmente las formaciones rocosas dando lugar a las laderas y depresiones kársticas.

Laderas kársticas

Son unidades geológicamente constituidas por roca caliza; Abarcan una superficie de 4 223.8 hectáreas, con altitudes que van de los 160 a los 425 m. Presentan una topografía abrupta con pendientes de entre 2 y 60°, dominando las superficies de entre 18 y 26° de inclinación. Presentan pedregosidad superficial de hasta 40%; los suelos formados a partir de la roca caliza en general son someros, con profundidad de 5 a 50 cm, pH ligeramente ácido (6 a 7) y altos contenidos de materia orgánica ($17 \pm 8.7\%$); su textura es arcillo-limosa y cuentan con un espacio poroso total mediano a alto (50 a 55%), una capacidad de aireación mediana (6.5 a 10.5%), una capacidad de campo mediana-alta (233 a 434 litros/m²) y una capacidad de retención de agua disponible para las plantas baja a media (81 a 142 litros/m²); se encuentran mantillos tipo Mull y los suelos dominantes son leptosoles asociados a feozems en las laderas. Los perfiles descritos clasificaron como leptosol réndzico y feozem réndzico (límico). En el borde con las planicies aluviales se pueden encontrar suelos de tipo cambisol estagnico (éutrico, límico).

Depresiones kársticas

Son unidades en las que la disolución de la roca caliza ha sido más pronunciada, resultando oquedades o depresiones en cuyo fondo queda retenido suelo.

2.2.4 EL EFECTO DE LA CALIDAD DE SITIO

SOBRE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBÓREAS

El área de estudio presenta variaciones importantes en geoformas y suelos asociados a las mismas, en los

cuales contrastan los factores limitantes para el desarrollo de la vegetación. González-Gutiérrez (2000), reporta que existen diferencias significativas en la distribución y abundancia de las especies entre las diferentes unidades ambientales del área de estudio.

Efectos sobre la distribución

En las laderas kársticas se presentan los suelos más someros del área de estudio. En estas unidades se encontró una baja capacidad de retención de agua, lo que puede determinar estrés hídrico durante la época seca (febrero-abril). Sólo en algunos puntos se encuentran pequeños mosaicos de acumulación de suelo en los que se observa un mayor almacén de agua. Salinas-Melgoza (2002) analizó los patrones espaciales de distribución en individuos con d.a.p. > 10 cm en el área de estudio, a partir de lo cual reporta que el patrón espacial agregado fue más común en la sierra kárstica, es decir, en esta unidad aumenta la probabilidad de encontrar individuos de la misma población en una menor superficie. Asimismo, en esta unidad se pueden encontrar especies como *Neea psychotrioides*, *Manilkara zapota* y *As-tronium graveolens* (Siebe et al. 1995; González-Gutiérrez 2000). Algunas especies como *Aegephylla argentea* se desarrollan predominantemente en laderas inclinadas de calizas a altitudes mayores a 300 m.

En contraste, la unidad de lomeríos presenta una mayor variación en cuanto a calidad de sitio; de forma general los lomeríos muestran una mayor profundidad fisiológica y muy alta capacidad de retención de agua. El factor limitante puede ser la deficiencia de drenaje, en algunos sitios el pH fuertemente ácido, y la alta saturación de aluminio. En esta unidad Salinas-Melgoza (2002) encontró una distribución azarosa de las especies vegetales, similar a lo reportado por González-Gutiérrez (2000). Hay especies como *Miconis argentea*, *Trophis mexicana*, *Caesearia sylvestris*, *Calophyllum brasiliense* y *Schizolobium parahyba*. Asimismo, Siebe et al. (1995) reportan a *Dialium guianense*, *Cupania dentata* y *Brosimum costaricanum* como especies dominantes en esta unidad.

Dentro de los lomeríos también se puede encontrar vegetación de tipo sabanoide, caracterizada por árboles de alturas máximas de 15 m (Siebe et al. 1995). Su composición arbórea es similar a la del bosque en lomeríos bajos, con la abundancia adicional de *Terminalia amazonia*, *Lacistema aggregatum* y *Calophyllum brasiliense*. En las áreas periódicamente inundadas, caracterizadas por condiciones de deficiencia de drenaje dominan palmas de *Bactris belanoides*, *B. trichophylla* y árboles como *Pachira acuatica* y *Bravaisia integerrima* (Siebe et al. 1995).

La unidad de planicie aluvial tiene suelos bien drenados, con buen almacén de nutrimentos, pH ligeramente ácido y con un ambiente estable para el desarrollo de la vegetación. En esta unidad se reportan para el dosel superior especies como *Licania platypus* y *Brosimum alicastrum*, *Quararibea funebris*, *Stemmadenia donell-smithii*, *Castilla elastica*, *Talauma mexicana* y *Guarea glabra* (Siebe et al. 1995; González-Gutiérrez 2000).

Efectos sobre la abundancia

González-Gutiérrez (2000) encontró que la mayor abundancia de árboles en individuos con d.a.p. > 10 cm se presentó en la unidad de lomeríos; le siguieron en orden decreciente la planicie y la sierra kárstica. Los sitios de meandros abandonados mostraron la menor abundancia, que fue casi tres veces menor que aquella encontrada en los lomeríos. En estos últimos, *Brosimum costaricanum*, *Cymbopetalum penduliflorum* y *Protium copal* presentaron un mayor número de individuos. Asimismo, las especies que tienen mayor abundancia en planicie son *Licania platypus*, *Quararibea funebris*, *Stemmadenia donell-smithii*, *Castilla elástica*, *Talauma mexicana* y *Guarea glabra*. En los meandros se pueden encontrar: *Protium copal*, *Faramea occidentalis*, *Ceiba pentandra* y *Psychotria chiapensis*.

Efectos sobre la acumulación de biomasa

González-Gutiérrez (2000) reporta que el área basal demostró ser un buen indicador de las caracte-

rísticas favorables del ambiente geomorfológico y edáfico para el desarrollo de las plantas. En aquellas unidades donde se presentaron características que limitan el buen desarrollo vegetal (sierra kárstica y meandros), los individuos mostraron un menor crecimiento que en las unidades en donde los suelos presentaron una mayor profundidad y presentaron mayor almacén de nutrientes (planicie).

Al respecto, Siebe *et al.* (1995) describen que la mayor área basal y altura del dosel se alcanza en la planicie aluvial, que presenta el mejor balance hídrico, buen drenaje y ligera acidez, así como los más altos contenidos de fósforo disponible.

Los lomeríos bajos presentaron un área basal menor; dentro esta unidad, el sitio que presentó menor área basal y altura del dosel se encontró asociado con Acrisoles, con pH fuertemente ácidos, una alta saturación de aluminio (68%), bajas concentraciones de bases intercambiables y de retención de humedad, características que en conjunto presentan condiciones desfavorables para el desarrollo de algunas especies (Siebe *et al.* 1995).

2.2.5 CONCLUSIONES

Los resultados reflejan la alta variación en las propiedades de los suelos en las distintas geoformas. La variabilidad espacial de características específicas de los suelos tiene una importante influencia en la composición y estructura de la vegetación actual. El manejo de los recursos de esta zona, sin tener el conocimiento de los suelos, puede llevar a la pérdida de biodiversidad así como de capacidad productiva y de almacenes de carbono. Los esfuerzos de conservación y restauración de la selva y sus servicios ambientales deben considerar las características geopedológicas de la región.

REFERENCIAS

- Daniels, T.W., J.A. Helms y F.S. Baker, 1979. *The Principles of Silviculture*. Nueva York, McGraw-Hill.
- De Jong, B., S. Ochoa-Gaona, M. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y M. Cairns, 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico, *Journal of the Human Environment* 29(8): 504-511.
- Chazdon, R., C. Harvey, O. Komar, D. Griffith, B. Ferguson, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel y S. Philpott, 2009. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in tropical cultural landscapes, *Biotropica* 41: 142-153.
- Celedón, H., 2006. Impacto del sistema de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas (Ecología y ciencias ambientales). Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cotler, H., 2003. El uso de la información edáfica en los estudios ambientales, *Gaceta Ecológica* 68: 33-42.
- DeClerck, F., R. Chazdon, K. Holl, J. Milder, B. Finegan, A. Martínez-Salinas, P. Imbach, L. Canet y A. Ramos, 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present, and future, *Biological Conservation* 143: 2301-2313.
- García-Gil, J.G., y J. Lugo-Hubp, 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona, en M.A. Vázquez-Sánchez y M.A. Ramos (eds.), *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*, pp. 39-49. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales de Ecosfera 1, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- González-Gutiérrez, M., 2000. Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas. Su relación con la geomorfología. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala.
- Ibarra-Manríquez, G., y M. Martínez-Ramos, 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest, *Plant Ecology* 160: 91-112.
- Martínez-Ramos, M., L. Barraza, P. Balvanera, J. Benítez-Malvido, F. Bongers, A. Castillo-Álvarez, A. Cuarón, G. Ibarra-Manríquez, Paz-Hernández, A. Pérez-Jiménez, M. Quesada-Avedaño, D. Pérez-Salicrup, A. Sánchez-Azofeifa, J. Shondube, K. Stoner, J. Alvarado-Díaz, K. Boege, E.

- del-Val, M. Favila-Carrillo, I. Suazo-Ortuño, L. Ávila-Caballero, M. Álvarez-Añorve, M. Cano-Ramírez, J. Castillo-Mandujano, O. Chaves-Badilla, E. de la Peña, A. Corzo-Domínguez, M. Godínez-Gutiérrez, A. Gómez-Bonilla, A. González-Di Piero, B. Fuentealba-Durán, W. Gudiño-González, O. Hernández-Ordóñez, K. Margalef, M. Lobeck, A. López-Carretero, C. Manrique-Ascencio, S. Maza-Villalobos, M. Méndez-Toribio, F. Mora-Ardila, C. Muench-Spitzer, C. Peñaloza-Guerrero, L. Pinzón-Pérez, M. Páramo-Pérez, F. Pineda-García, A. Ricaño-Rocha, M. Rocha-Ortega, J. Rodríguez-Velázquez, N. Schroeder, J. Trilleras-Motha, M. Van Breugel, P. Van der Sleen, E. Villa-Galaviz e I. Zermeno-Hernández, 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales, *Investigación Ambiental. Ciencia y Política Pública* 4(2): 11-129.
- Martínez-Ramos, M., 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, en K. Oyama y A. Castillo (eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica*, México, Siglo XXI Editores, pp. 292-325.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang, 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas, *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 99-177.
- Medellín, R., 1996. Reserva de la Biosfera Montes Azules, *Gaceta Ecológica* 38: 23-26.
- Padilla y Sánchez, R.J., 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIX: 19-42.
- Salinas-Melgoza, M.A., 2002. Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul, Chiapas, México). Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Servicio Geológico Mexicano, 1997. Carta Geológico-Minera: Las Margaritas, Chiapas, E15-12 D5-3.
- Siebe, Ch., G. Bocco, J. Sánchez y A. Velázquez, 2003. Suelos: distribución, características y potencial de uso, en A. Velázquez, A. Torres y G. Bocco, *Las enseñanzas de San Juan. Investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*, México, INE, Semarnat.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S. Sánchez-Beltrán, 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico, en D. Sigmarangkir (ed.), *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*, Jakarta, Mulawarman University Press, pp. 40-58.
- Siebe, C., 1999. Monitoreo edafo-ecológico multiescalar, en C. Siebe, H. Rodarte, G. Toledo, J. Etchevers y C. Oleshko (eds.), *Conservación y restauración de suelos*, México, UNAM-Semarnap, pp. 263-278.
- Siebe, G., G. Bocco, J. Sánchez y A. Velázquez, 2003. Suelos: distribución, características y potencial de uso, en A. Velázquez, A. Torres y G. Bocco, 2003. *Las enseñanzas de San Juan. Investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*, México, INE-Semarnat.
- Tscharntke, T., J. Tylianakis, T. Rand, R. Didham, L. Fahrig, P. Batáry, J. Bengtsson, Y. Clough, T. Crist, C. Dormann, R. Ewers, J. Fründ, R. Holt, A. Holzschuh, A. Klein, D. Kleijn, C. Kremen, D. Landis, W. Laurance, D. Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. van der Putten y C. Westphal, 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses, *Biological Reviews* 87: 661-685.
- Zinck, J., 2005. *Geopedología. Elementos de geomorfología para estudios de suelos y de riesgos naturales*, ITC Faculty of Geo-Information Science and Earth Observation, University of Twente, Países Bajos.
- Zinck, J., y C. Valenzuela, 1990. Soil geographic database: Structure and application examples, *ITC Journal* 3: 270-294.
- Zinck, J., 1988. *Physiography and Soils. Soil Survey Course*, ITC, Enschede, Países Bajos.



2.3 LA VEGETACIÓN DE LA SELVA

Julia Carabias, Valeria Towns, Alejandra Molina,
Esteban Martínez,¹ Paula Meli, Lucía Ruiz, Santiago Morató

2.3.1 INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas tropicales, y particularmente las selvas húmedas, son los más diversos de entre los ecosistemas terrestres. Aun cuando sólo ocupan 7% del territorio del planeta, contienen más de la mitad de la biodiversidad global (Whitmore 1990).

Se han propuesto diversas teorías para explicar la gran diversidad de especies en estos ambientes (Connell y Orias 1964; Pianka 1966, citados en Primack *et al.* 2001). Entre los principales argumentos se destaca que: 1) las comunidades tropicales son más estables que aquellas templadas que se desplazaron durante los periodos de glaciación; 2) la mayor temperatura y humedad en las áreas tropicales generan condiciones favorables para el crecimiento y supervivencia de numerosas especies; 3) las especies tropicales enfrentan mayores presiones de parásitos y enfermedades debido a que no existe un periodo invernal que reduzca las poblaciones de plagas y enfermedades; 4) las tasas de fertilización cruzada (el apareamiento entre distintos individuos de una misma especie) parecen ser mayores en especies vegetales de los trópicos que en zonas templadas, donde la autopolinización es más frecuente, y 5) las regiones tropicales reciben más energía solar que las regiones templadas en el curso de un año, y presentan por lo tanto mayores tasas de productividad.

Seguramente la alta biodiversidad de estos ecosistemas es la combinación de las teorías señaladas: alta radiación y precipitación, temperaturas estables y elevadas, alta competencia y fertilización cruzada, son todas variables que favorecen la presencia de cerca de 180 000 especies de plantas en estas regiones (Hawksworth y Kalin-Arroyo 1995).

A esta diversidad de factores físicos y relaciones biológicas se suma la gran variedad de tipos de suelo, resultado de la compleja historia geológica de los trópicos.

La importancia de las selvas, además de albergar cinco de cada diez especies que se han descrito por la ciencia, reside en que prestan a la humanidad servicios ecosistémicos inigualables: son fuente de recursos naturales, capturan y retienen en su biomasa bióxido de carbono, contribuyen a la regulación del ciclo hidrológico y del clima global, así como al flujo de nutrientes, entre muchos otros.

Por sus características florísticas, estructurales y fenológicas, las selvas se han dividido en varias categorías. Entre las más húmedas se encuentra la selva alta perennifolia. Se caracteriza por tener árboles de entre 30 y 50 m de altura, alcanzando algunos hasta 70 m, que no pierden su follaje en ninguna época del año gracias a que la lluvia sobrepasa los 2 500 mm anuales. La selva mediana subperennifolia se establece en climas semejantes incluyendo aquellos un poco menos húmedos y en suelos más pobres. Se caracteriza por tener árboles de entre 25 y 30 m de altura y perder su follaje parcialmente en la época de secas (Miranda y Hernández-X. [1963] 2014).

La selva alta perennifolia de México abarcaba originalmente alrededor de 10 millones de hectáreas. Se distribuía desde el sur de Tamaulipas, por Veracruz y Tabasco; una buena parte de Chiapas y San Luis Potosí, y pequeñas áreas de Oaxaca, Puebla e Hidalgo (no se incluyen las selvas de Campeche y Quintana Roo por ser menos húmedas).

¹ Instituto de Biología, UNAM.

Actualmente, estos ecosistemas han quedado reducidos a 1.4 millones de hectáreas, ubicándose principalmente en la región de los Chimalapas y en la Selva Lacandona (Semarnat 2006).

En el área de estudio que nos compete, la subcuenca del río Lacantún, la variedad de unidades ambientales que se registran —planicies aluviales, terrazas aluviales, lomeríos bajos y sierra kárstica (descritas en el capítulo 2.2)— contribuyen a incrementar la biodiversidad de la subcuenca.

En la Selva Lacandona se han reportado 3 400 especies de plantas vasculares y se estima que existen al menos 4 300 especies vegetales, de las cuales 573 son arbóreas (Martínez *et al.* 1994). Esto representaría 43% de la flora de Chiapas y 15% de la flora del país (Rzedowski 1991).

El presente capítulo se enfoca a la descripción de la estructura y composición de la vegetación en la parte sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), en donde Natura y Ecosistemas Mexicanos concentra sus trabajos de conservación y monitoreo de especies de vertebrados (capítulos 2.6 a 2.9), así como en el meandro del río Lacantún que corresponde al ejido de Galacia en Marqués de Comillas, en el sitio en donde se estableció el hotel Canto de la Selva (capítulo 5.4). La lista florística resultante de este estudio se presenta en el apéndice 3.

2.3.2 METODOLOGÍA DE MUESTREO

Se seleccionaron cuatro áreas de muestreo con características contrastantes. La primera fue en la parte alta del río Tzendales, en donde predominan las terrazas aluviales; la segunda se ubicó alrededor de los senderos de la Estación Chajul, caracterizados por lomeríos bajos; la tercera en una vegetación tipo sabanoide en un lomerío atrás de la Estación Chajul; y la cuarta en la selva inundable de un meandro del río Lacantún en el municipio Marqués de Comillas (ejido Galacia). El método de muestreo se basó en los lineamientos de la metodología de Gentry (1982), con algunas modificaciones para ajustarlo a las distintas condiciones.

En el río Tzendales se muestrearon seis parcelas (0.48 ha), a una distancia aproximada de 100 m tierra adentro respecto a la ribera, en donde habían sido previamente colocadas cámaras-trampa como parte del programa de monitoreo de mamíferos (capítulo 2.5). En los senderos de los alrededores de la Estación Chajul se muestrearon siete parcelas (0.56 ha). Cada parcela, en ambos sitios, consistió en un rectángulo de 20 × 40 m (800 m²) subdividido en cuadrados de 10 × 10 m. En el caso de la vegetación sabanoide se establecieron dos parcelas (0.1 ha) de 10 × 50 m (500 m²) debido a su reducida extensión.²

En cada cuadrado se midieron todos los individuos con un diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) mayor de 3.3 cm, se estimó la altura y se identificó a la especie correspondiente. También se identificaron los individuos de las especies de todas las lianas y se midió su d.a.p.

Con estos datos se calculó la densidad (número de individuos por unidad de área), la frecuencia (número de parcelas en las que aparece la especie), el área basal (superficie que ocupan los troncos de los árboles de cada especie) y el valor de importancia para cada especie, así como los valores relativos para cada parámetro (recuadro 2.3.1). Con toda esta información se realizó el análisis de composición y estructura de la vegetación (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

Además, para evaluar la diversidad de especies arbóreas se utilizaron tres indicadores que consideran tanto el número de especies (riqueza) como el número de individuos por especie (abundancia): 1) el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'); 2) la equitatividad (E), y 3) el índice de Simpson (D) (recuadro 2.3.1).

Para describir la estratificación vertical de la vegetación se asignaron los individuos muestreados, según la altura que cada uno alcanzó, en cuatro estratos: alto (alturas iguales o mayores a 30 m), medio (entre 20 y 29 m), inferior (entre 10 y 19 m) y bajo (menores a 10 m).

² La simbología para referirnos a las parcelas será TzP1 a TzP6 para las del río Tzendales; ChP1 a ChP7 para las parcelas alrededor de la Estación Chajul y SaP1 y SaP2 para las de la vegetación sabanoide.

Recuadro 2.3.1 INDICADORES DE DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN**DIVERSIDAD**

Índice de diversidad Shannon-Wiener (H'): es una medida de la incertidumbre en la predicción de la identidad de un individuo tomado al azar de una muestra. Se calcula por medio de la siguiente fórmula (Magurran 2004):

$$H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$$

donde $\sum$ es la sumatoria de p_i y p_i se refiere a la proporción de individuos de la especie i (la i -ésima especie).

Equitatividad (E): se calcula a partir del índice de Shannon-Wiener mediante la siguiente fórmula:

$$E = \frac{H'}{\ln(S)}$$

donde S es la riqueza o número de especies en la comunidad.

El resultado es un número entre 0 y 1 que determina qué tan cerca está H' del máximo ($H'_{\max}$), valor que corresponde a una distribución de las especies perfectamente homogénea.

Índice de Simpson (D): permite observar la dominancia a partir de las abundancias de las especies. Se calculó con la siguiente fórmula (Magurran 2004):

$$D = \sum p_i^2$$

donde p_i se refiere a la proporción de individuos de la especie i (la i -ésima especie). En este índice el 0 representa una diversidad infinita y el 1 la falta de diversidad. Conforme D se incrementa, la diversidad decrece (lo cual refleja mayor dominancia), por lo que en varios trabajos se utiliza el inverso del índice de Simpson (Magurran 2004):

$$1/D$$

El valor más pequeño de diversidad para $1/D$ es 1, donde la comunidad sólo estaría representada por una especie. Si aumenta el valor, la diversidad aumenta.

ESTRUCTURA

La descripción estructural de la vegetación arbórea se obtuvo mediante el cálculo del valor de importancia relativo de cada especie, considerando los siguientes criterios: 1) el número de individuos encontrados por especie en un área determinada (densidad); 2) la distribución de cada especie (frecuencia), y 3) el área basal ocupada por cada especie.

Densidad. Número de individuos de la especie respecto al área muestreada. La densidad absoluta obtenida se extrapoló a 1 hectárea.

La densidad relativa se obtuvo por medio de la siguiente ecuación:

$$D_{\text{rel}} = \frac{D_{(\text{sp})}}{D_{(\text{tot})}} \cdot 100$$

donde, $D_{(\text{sp})}$ es la densidad de cada especie y $D_{(\text{tot})}$ es la densidad del total de especies.

Frecuencia. presencia de la especie en el total de cuadros (10×10 m) muestreados de todas las parcelas.

La frecuencia relativa se obtuvo a través de la siguiente ecuación:

$$F_{\text{rel}} = \frac{F_{(\text{sp})}}{F_{(\text{tot})}} \cdot 100$$

donde, $F_{(\text{sp})}$ es la frecuencia de cada especie y $F_{(\text{tot})}$ es la frecuencia del total de especies.

Área basal. Refleja una medida indirecta de biomasa. Se calcula como la superficie de una circunferencia $Ab = \pi r^2$ por especie a partir del perímetro medido de cada individuo.

$$Ab_{\text{rel}} = \frac{Ab_{(\text{sp})}}{Ab_{(\text{tot})}} \cdot 100$$

Valor de importancia relativo. Refleja la contribución proporcional de cada especie a la estructura de la comunidad. Se calculó sumando los valores relativos de la densidad, la frecuencia y el área basal de cada especie en las parcelas.

$$VIR = F_{\text{rel}} + D_{\text{rel}} + Ab_{\text{rel}}$$

2.3.3 LA SELVA EN EL RÍO TZENDALES

Composición y diversidad de especies

Se registraron en total 952 individuos (758 árboles y 194 lianas) que pertenecen a 51 familias, 123 géneros y 168 especies, de las cuales 125 son arbóreas y 43 lianas (se identificaron taxonómicamente sólo 147 especies). Las familias que mayor número de especies tuvieron fueron Fabaceae (23), Bignoniaceae (13), Euphorbiaceae (12), Rubiaceae (11), Moraceae (9), Combretaceae y Malvaceae (cada una con 7 especies) y Lauraceae (6). Los géneros que mayor número de especies arbóreas tuvieron fueron *Guarea* (4), *Acacia*, *Casearia*, *Licaria*, *Protium* y *Sapium* (3); y de lianas *Combretum* (6 especies), *Serjania* (3) y *Bauhinia* (2).

La diversidad según el índice Shannon-Wiener (H') varió entre 2.7 y 3.7; según el índice de Simpson (D) de 0.84 a 0.96, mientras que la equitatividad (E)

varió entre 0.74 y 0.91. Estos tres parámetros reflejan que se trata de una zona de alta biodiversidad (cuadro 2.3.1).

Estructura

Densidad. Los 758 individuos arbóreos registrados en el río Tzendales representan una densidad de 1 579 individuos por hectárea (cuadro 2.3.1). Las especies que destacan por su densidad (≥ 20 individuos por hectárea): *Appunia guatemalensis*, *Bactris baculifera*, *Guarea excelsa*, *Ampelocera hottlei*, *Blepharidium guatemalense*, *Croton schiedeianus*, *Pouteria durlandii*, *Guarea grandifolia*, y las lianas *Combretum laxum* y *Tetracera volubilis* (Fig. 2.3.1a).

Frecuencia. Las especies arbóreas que se distribuyeron de manera más amplia en cada una de las parcelas de muestreo, por lo que obtuvieron los valores de frecuencia más altos, fueron: *Guarea excelsa*,

Cuadro 2.3.1 Indicadores de diversidad y estructura en los diferentes sitios de muestreo

Sitio	Parcela	Número de individuos por hectárea	Área basal por hectárea	Riqueza	Diversidad		
					H'	D	E
Senderos alrededor de la Estación Chajul	ChP1	750	48.8	21	2.63	0.88	0.81
	ChP2	1 100	40.0	26	2.61	0.89	0.86
	ChP3	1 625	28.8	54	3.64	0.96	0.91
	ChP4	1 687.5	23.8	41	3.25	0.95	0.88
	ChP5	1 800	22.5	36	3.18	0.95	0.89
	ChP6	2 075	13.8	46	3.44	0.96	0.90
	ChP7	3 125	18.8	42	2.92	0.92	0.78
	TOTAL	1 737	28.0	136	—	—	—
Río Tzendales	TzP1	1 462.5	41.3	43	3.27	0.94	0.87
	TzP2	1 612.5	31.3	39	2.72	0.84	0.74
	TzP3	1 612.5	22.5	44	3.10	0.90	0.82
	TzP4	1 762.5	42.5	43	3.04	0.91	0.81
	TzP5	1 250	23.8	37	3.20	0.94	0.89
	TzP6	1 775	32.5	59	3.71	0.96	0.91
	TOTAL	1 579	32.3	168	—	—	—
Sabana	SaP1	1 200	7.6	16	—	—	—
	SaP2	1 420	4.4	17	—	—	—
	TOTAL	1 310	5.9	19	—	—	—

* ChP1-ChP7: parcelas alrededor de los senderos de la Estación Chajul.
TzP1-TzP6: parcelas en la parte alta del río Tzendales.
SaP1-SaP2: parcelas en la vegetación tipo sabanoide detrás de la Estación Chajul.

Appunia guatemalensis, *Ampelocera hottlei*, *Croton schiedeana*, *Guarea grandifolia*, *Pseudolmedia spuria*, *Spondias radlkoferi*, *Pouteria durlandii*, *Bactris baculifera*, *Pouteria reticulata*, *Brosimum terrabanum*, *Dialium guianense*, *Licaria* sp., *Protium grandifolium*, y las lianas *Combretum laxum* y *Tetracera volubilis* (Fig. 2.3.1b).

Área basal. El área basal total que obtuvieron todos los individuos registrados en el conjunto de las parcelas fue de 15.5 m², lo cual corresponde a 32.3 m² por hectárea. Las especies arbóreas que más destacaron (≥ 0.25 m²) fueron: *Bursera simaruba*, *Spondias radlkoferi*, *Bravaisia integerrima*, *Licania platypus*, *Ampelocera hottlei*, *Luehea* see-

mannii, *Blepharidium guatemalense*, *Albizia leucomycalyx*, *Hyeronima* sp., *Dialium guianense*, *Calophyllum brasiliense*, *Lysiloma auritum* y *Lonchocarpus* sp. (Fig. 2.3.1c).

Valor de importancia. A partir de los parámetros arriba descritos se calculó el valor de importancia para cada especie. Las que obtuvieron los mayores valores fueron: *Bursera simaruba*, *Appunia guatemalensis*, *Guarea excelsa*, *Spondias radlkoferi*, *Ampelocera hottlei*, *Bravaisia integerrima*, *Bactris baculifera*, *Licania platypus*, *Blepharidium guatemalense*, *Croton schiedeana*, *Guarea grandifolia*, *Pseudolmedia spuria*, *Dialium guianense* y *Pouteria durlandii* (Fig. 2.3.1d).

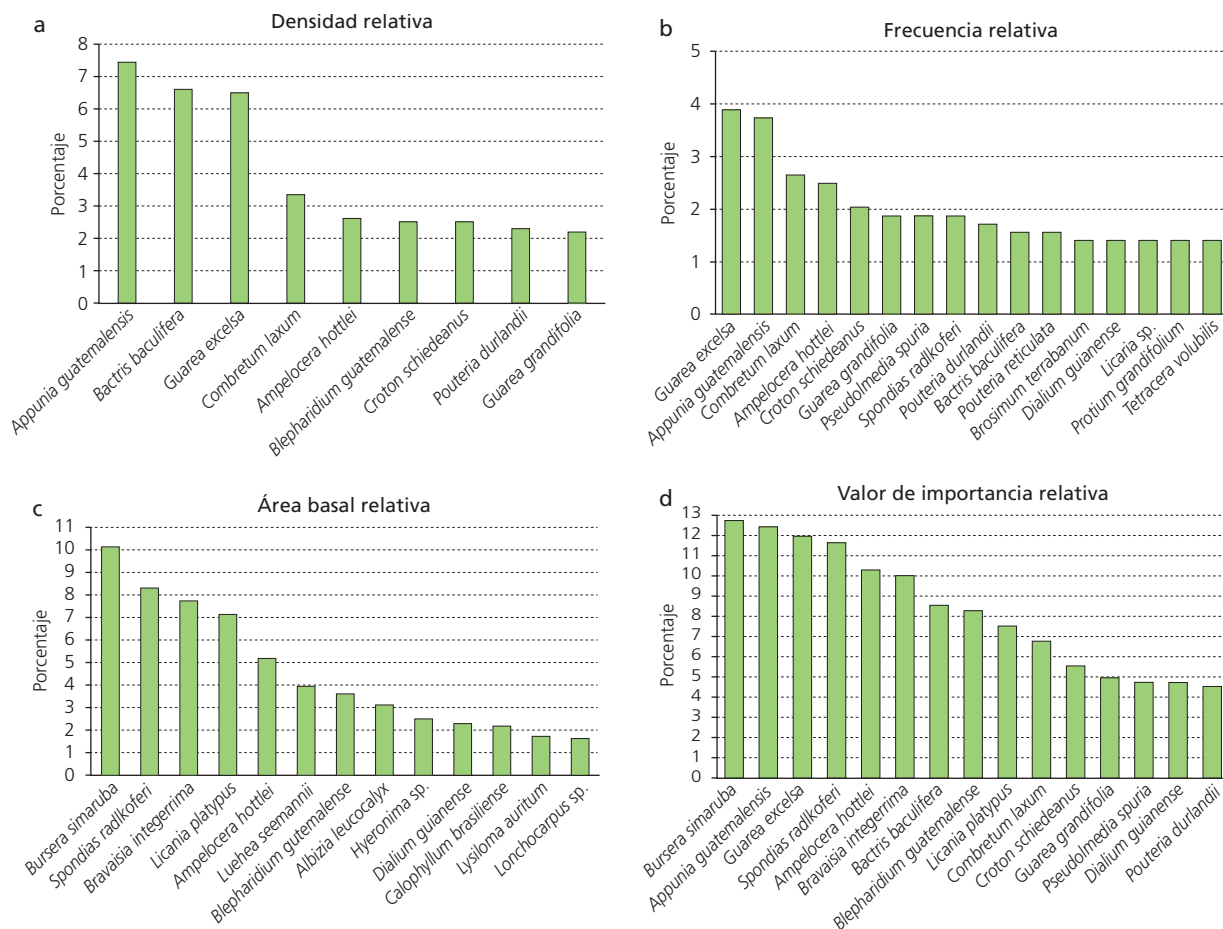


Figura 2.3.1 Estructura de los sitios muestreados en el área del río Tzendales.

Los valores alcanzados por algunas especies como *Appunia guatemalensis*, *Guarea excelsa* y *Bactris baculifera* están dados por su alta densidad y frecuencia de individuos, aunque en biomasa presentan valores menores porque pertenecen al estrato bajo o medio. Por el contrario, otras especies alcanzan valores de importancia altos principalmente por su biomasa, aunque no sean abundantes ni ampliamente distribuidos como son los casos de *Bursera simaruba* y *Licania platypus*; especies pertenecientes al estrato alto.

En el caso de las lianas, las especies con mayor valor de importancia fueron *Combretum laxum*, *Tetracera volubilis*, *Combretum fruticosum*, *Dalbergia glabra*, *Adenocalymma inundatum*, *Cydista diversifolia*, *Acacia hayesii* y *Serjania* sp.

Estratificación

En el estrato superior se encontraron 36 individuos pertenecientes a 19 especies; en el medio, 62 individuos de 33 especies; en el inferior, 181 individuos de 75 especies; y en el bajo, 479 individuos de 96 especies.

A continuación se presentan las especies más representativas de cada estrato. Las especies que obtuvieron los mayores valores de importancia, mencionadas anteriormente, se señalan con un asterisco:

- Estrato superior: *Bursera simaruba**, *Licania platypus**, *Blepharidium guatemalense**, *Ampelocera hottlei**, *Dialium guianense**, *Spondias radlkoferi**.
- Estrato medio: *Pseudolmedia spuria**, *Pouteria durlandii**.
- Estrato inferior: *Appunia guatemalensis**, *Brauvaisia integerrima**, *Croton schiedeanus**, *Guarea excelsa**, *Guarea grandifolia**, *Quararibea yunckeri*, *Zygia stevensonii*, *Brosimum terrabanum*.
- Estrato bajo: *Psychotria chiapensis*, *Bactris baculifera**, *Mouriri myrtilloides*, *Picramnia antidesma*, *Quassia amara* y *Pleuranthodendron lindenii*.

Por lo general todas las especies presentan individuos, además de en su estrato característico, en los inmediatos inferiores, lo cual refleja un proceso

de reclutamiento. A ello se debe que en los estratos bajo e inferior el número de especies e individuos sea mucho mayor que en el medio y alto. Destacan particularmente los casos de *Guarea excelsa* y *Appunia guatemalensis*, características del estrato inferior, pero con un gran número de individuos jóvenes en el estrato bajo.

Resulta interesante el caso de *Bursera simaruba*, que fue la especie con mayor valor de importancia y con individuos de hasta 38 m de altura. Esta especie es tolerante a las condiciones de selva bien conservada; sin embargo, no puede desarrollarse sin que exista una perturbación, ya que necesita luz para crecer. Por ello, no tiene individuos en los estratos inferior y bajo, solo en el medio y en el alto. Esto puede ser reflejo de la perturbación que existió en tiempo de las monterías



JME

en esta zona del río Tzendales, cuando se extrajo la caoba a principios del siglo xx, suposición que se refuerza por el hecho de que sólo se registró un individuo de caoba de 9 m. Por otro lado, destacan tres parcelas que, si bien tienen árboles que superan los 35 metros, su estrato medio no está representado (TzP1, TzP3, TzP5).

2.3.4 LA SELVA ALREDEDOR DE LA ESTACIÓN CHAJUL

Composición y diversidad de especies

Se registraron 1 021 individuos (973 árboles y 48 lianas), que pertenecen a 48 familias, 104 géneros y 136 especies, de las cuales 114 fueron arbóreas y 22 lianas (sólo se identificaron taxonómicamente 104 especies). Las familias que mayor número de especies tuvieron fueron Fabaceae (21), Rubiaceae (9), Bignoniaceae (8), Moraceae (7), Lauraceae, Sapindaceae y Sapotaceae (6), Chrysobalanaceae y Meliaceae (5). Los géneros que mayor número de especies arbóreas tuvieron fueron *Pouteria* (5), *Cupania* (5), *Guarea* (4), *Protium*, *Hirtella*, *Nectandra*, *Pseudolmedia* y *Eugenia* (3 cada uno).

La diversidad según el índice Shannon-Wiener (H') varió en cada una de las parcelas entre 2.6 y 3.6; según el índice de Simpson (D) de 0.88 a 0.96 y la equitatividad (E) fue de entre 0.78 y 0.91. Estos tres parámetros dejan ver que se trata de una zona de alta biodiversidad (cuadro 2.3.1).

Estructura

Densidad. Los 973 individuos arbóreos registrados equivalen a una densidad de 1 737 individuos por hectárea (cuadro 2.3.1). Las especies que mayor densidad alcanzaron (≥ 20 individuos por hectárea) fueron *Calyptanthus* sp., *Calophyllum brasiliense*, *Matayba oppositifolia*, *Chomelia* sp., *Terminalia amazonia*, *Chomelia protracta*, *Quararibea funebris*, *Xylopia frutescens*, *Guettarda combsii*, *Vochysia hondurensis*, *Blepharidium guatemalense*, *Geonoma interrupta* e *Ilex* sp. (Fig. 2.3.2a).

Destaca la alta densidad registrada en la parcelas ChP7 con 3 125 individuos por hectárea; si bien la composición de especies es la misma que en las otras parcelas, en ésta los árboles característicos del dosel no alcanzan alturas mayores de 16 metros (excepto un solo individuo de *Terminalia amazonia*), probablemente por limitantes edáficas. Por esta razón, la luz entra con menos obstáculos a los estratos inferiores y favorece el crecimiento de un mayor número de individuos en el estrato bajo.

Frecuencia. Las especies que mayor frecuencia obtuvieron, es decir que se distribuyeron más ampliamente, fueron: *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia*, *Chomelia* sp., *Matayba oppositifolia*, *Xylopia frutescens*, *Guettarda combsii*, *Ampelocera hottlei*, *Calyptanthus* sp., *Vochysia hondurensis*, *Blepharidium guatemalense*, *Quararibea funebris*, *Chomelia protracta* y *Chrysophyllum mexicanum* (Fig. 2.3.2b).

Como puede observarse, la mayoría son las mismas especies que alcanzaron también valores altos de densidad, excepto los casos de *Ampelocera hottlei* y *Chrysophyllum mexicanum* que están ampliamente distribuidos pero sólo presentaron 17 y 15 individuos respectivamente. Por el contrario, *Geonoma interrupta* e *Ilex* sp., tienen valores de densidad altos, pero no así de frecuencia. Destaca el caso de *Quararibea funebris* que sólo se encontró en las parcelas ChP1 y ChP2, las más expuestas a las crecientes del río Lacantún y del arroyo José.

Área basal. El área basal total del conjunto de los individuos muestreados fue de 15.86 m², lo cual corresponde a 28 m² por hectárea. Las especies que mayor área basal aportaron (≥ 0.39 m² por hectárea), lo cual es un reflejo de ser las de mayor biomasa, fueron *Licania platypus*, *Terminalia amazonia*, *Brosimum gentlei*, *Calophyllum brasiliense*, *Pouteria sapota*, *Quararibea funebris*, *Pseudolmedia glabrata*, *Lonchocarpus hondurensis*, *Guettarda combsii*, *Ampelocera hottlei*, *Blepharidium guatemalense*, *Vochysia hondurensis* y *Matayba oppositifolia* (Fig. 2.3.2c).

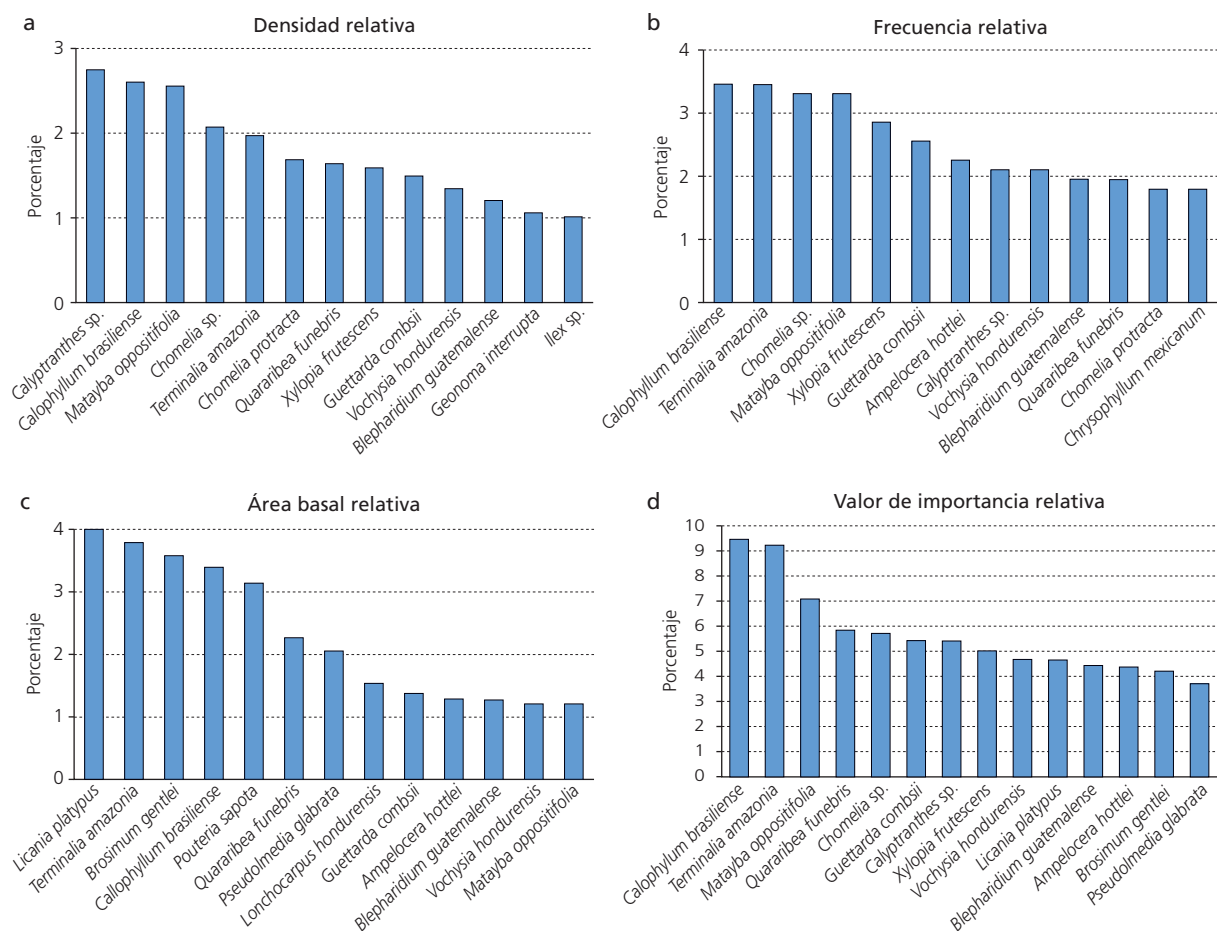


Figura 2.3.2 Estructura de los sitios muestreados en el área alrededor de la Estación Chajul.

Al comparar esta lista con las especies que alcanzaron mayor densidad y frecuencia, destaca que coinciden *Terminalia amazonia*, *Calophyllum brasiliense*, *Quararibea funebris*, *Guettarda combsii*, *Blepharidium guatemalense*, *Vochysia hondurensis* y *Matayba oppositifolia*. Las demás, a pesar de que son pocos individuos, tienen un área basal alta por tratarse de árboles muy grandes que alcanzan el dosel. *Licania platypus* presentó sólo cuatro individuos en la parcela ChP1, *Pouteria sapota* y *Lonchocarpus hondurensis*, un solo individuo cada una en la parcela ChP2, mientras que *Brosimum gentlei* tuvo cuatro individuos en las parcelas ChP1 y ChP2 y *Pseudolmedia glabrata* 13 individuos en la parcela ChP6 y dos en la parcela

ChP2. Todas estas parcelas corresponden a un hábitat de mayor inundación, por lo que los árboles alcanzan mayores alturas y por lo tanto mayor biomasa.

Valor de importancia. A partir de los parámetros descritos anteriormente se calculó el valor de importancia de cada especie. En síntesis podemos caracterizar a la vegetación de los senderos alrededor de la Estación Chajul con las siguientes especies: *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia*, *Matayba oppositifolia*, *Quararibea funebris*, *Chomelia* sp., *Guettarda combsii*, *Calyptanthes* sp., *Xylopia frutescens*, *Vochysia hondurensis*, *Licania platypus*, *Blepharidium guatemalense*, *Am-*

pelocera hottlei, *Brosimum gentlei* y *Pseudolmedia glabrata* (Fig. 2.3.2d).

Las especies de lianas que mayores valores de importancia alcanzaron fueron *Tetracera volubilis*, *Combretum rovirosae*, *Ceratophytum tobagense*, *Souroubea loczyi*, *Mussatia hyacinthina* y *Dalbergia glabra*.

Estratificación

En el estrato superior se encontraron 32 individuos pertenecientes a 18 especies; en el medio, 44 individuos de 24 especies; en el inferior, 244 individuos de 58 especies y en el bajo, 653 individuos de 97 especies.



Frutos de la palma *Desmoncus chinantlensis*. JME

A continuación se presentan las especies más representativas de cada estrato. Las especies que obtuvieron los mayores valores de importancia, mencionadas anteriormente, se señalan con un asterisco:

- Estrato superior: *Calophyllum brasiliense**, *Terminalia amazonia**, *Guettarda combsii**, *Licania platypus**, *Blepharidium guatemalense**, *Ampelocera hottlei**, *Brosimum gentlei** y *Pseudolmedia glabrata**.

- Estrato medio: *Xylopia frutescens**, *Matayba oppositifolia**, *Quararibea funebris**, *Guarea excelsa*, *Guarea glabra* y *Acosmium panamense*.

- Estrato inferior: *Vochysia hondurensis**, *Chomelia* sp. *, *Ilex* sp., *Protium grandifolium*, *Toxicodendron striatum*, *Ternstroemia seemannii*, *Pseudolmedia spuria*, *Hirtella americana*, *Calyptanthus* sp.* y varias especies de melastomataceas.

- Estrato bajo: *Chomelia protracta**, *Amphitecna apiculata*, *Hirtella racemosa*, *Chrysophyllum mexicanum* y *Geonoma interrupta*.

Cabe aclarar que las especies características del estrato alto tienen individuos distribuidos en los demás estratos; lo mismo ocurre con los estratos medio e inferior. Por eso, aunque son pocas especies las características del estrato bajo que tienen un d.a.p. mayor de 3 cm (criterio de selección para el muestreo), el número de especies en este estrato es muy alto (93) porque son los individuos que "están de paso". En este sentido resaltan dos hechos: uno, no se encontraron individuos de *Licania platypus* en el estrato inferior y sólo uno en el bajo, lo cual es indicador de la falta de renuevos de esta especie; y dos, sólo se registraron tres individuos de caoba (*Swietenia macrophylla*), pero en el estrato bajo, con alturas de entre 4 y 6 m, lo cual refleja el prácticamente exterminio de la especie en la región, producto de la sobreexplotación de inicios del siglo xx. Además cabe destacar el alto número de individuos de palmas de *Geonoma interrupta* como uno de los componentes principales del estrato bajo de los sitios ChP1 y ChP2 que, como se mencionó anteriormente, están asociados a zonas inundables aledañas al río Lacantún.

2.3.5 LA VEGETACIÓN TIPO SABANOIDE

Composición y diversidad de especies

Se registraron 131 individuos en las dos parcelas muestreadas (0.1 hectáreas), que pertenecen a 16 especies de 13 familias. Las familias con el mayor número de especies fueron Melastomataceae y Rubiaceae (3 especies), seguida de Fabaceae con dos especies y el resto con sólo una.

Estructura

Los 131 individuos registrados corresponden a una densidad de 1 310 individuos por hectárea. El 84%

de estos individuos corresponde a 10 especies, mismas que obtuvieron además la mayor frecuencia y área basal. El área basal total alcanzada en estas parcelas fue de 0.59 m², lo que corresponde a 5.9 m² por hectárea, valor muy por debajo del registrado en las parcelas de selva analizadas anteriormente. Las especies que alcanzaron los valores de importancia mayores y en orden decreciente son las siguientes: *Byrsonima crassifolia*, *Ilex* sp., *Guettarda combsii*, *Xylopia frutescens*, *Chomelia protracta*, *Vochysia hondurensis*, *Ternstroemia seemannii*, *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia* y *Matahyba oppositifolia* (Fig. 2.3.3). Destacan también las especies de la familia Melastomataceae, pero no fue posible identificarlas.

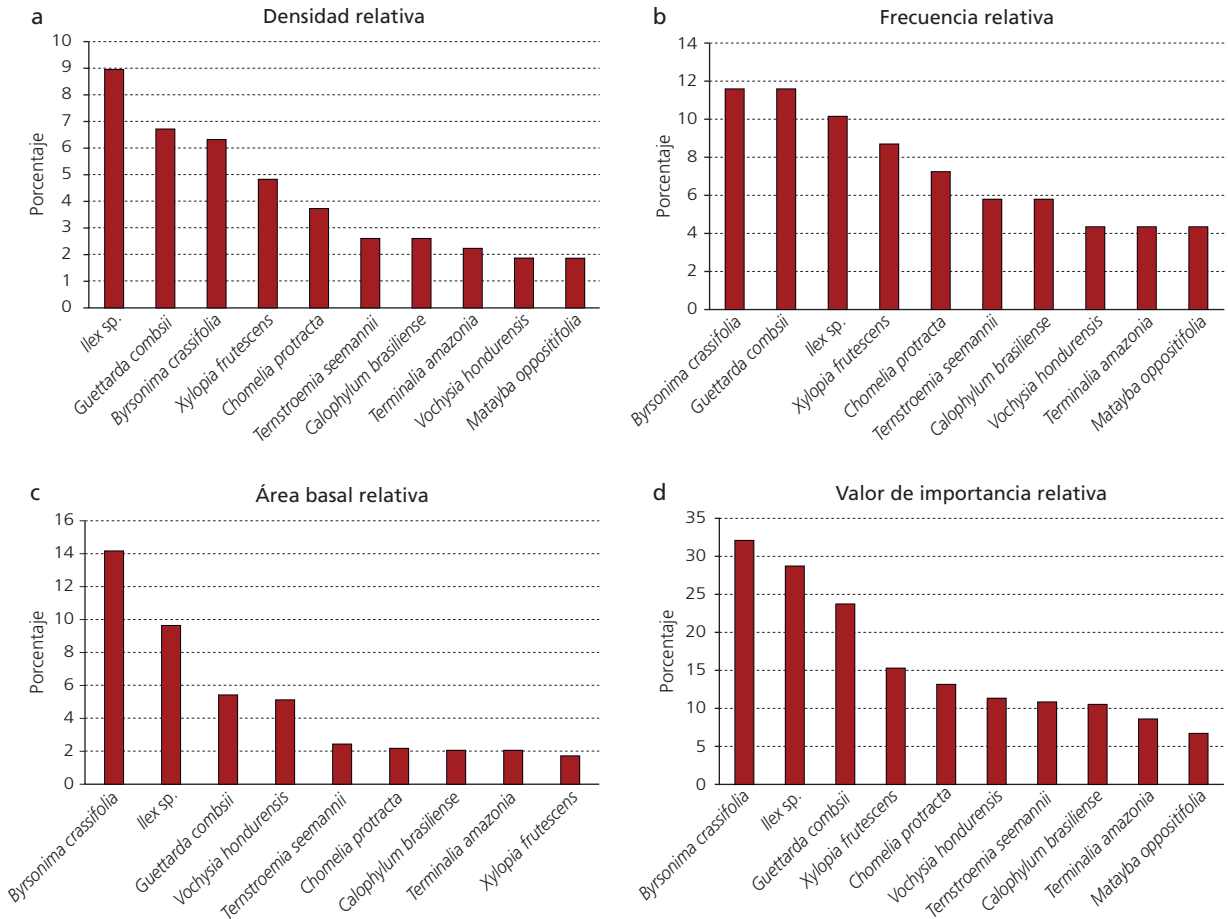


Figura 2.3.3 Estructura de los sitios muestreados en la vegetación tipo sabanoide.

Estratificación

En este tipo de vegetación sabanoide dominan en el sotobosque las especies de la familia Cyperaceae, junto con algunas gramíneas y helechos (no fueron muestreados en este estudio). La vegetación arbórea es un elemento característico, pero es de muy baja altura: 67% de los individuos se ubican entre los 1.5 y 5 m y 33% entre 5.1 y 9 m.

Cabe destacar que las especies arbóreas identificadas en este tipo de vegetación, a excepción de una especie del género *Bunchosia* y otra del género *Schaefferia*, son las mismas que se encuentran en las selvas del resto de las áreas muestreadas y descritas en el apartado anterior, con la diferencia de que aquí no superan los 9 m y en las otras parcelas alcanzaron más de 30 m, como el caso de *Calophyllum brasiliense*, *Guettarda combsii* y *Terminalia amazonia*. Por su parte, *Xylopia frutescens*, característica en otros sitios del estrato mayor de 20 m, en este tipo de vegetación sabanoide ninguno de los 13 individuos muestreados superó los 5 m, y los individuos de *Vochysia hondurensis*, *Matayba oppositifolia* e *Ilex* sp. registrados en la selva entre los 10 y 19 m, en este caso se ubicaron por debajo de los 9 m (excepto un individuo de *Vochysia* que llegó a los 12 m). Es evidente que este tipo de vegetación está determinado por suelos mal drenados que no permiten el pleno desarrollo de los individuos arbóreos.

Por otro lado, destacan los casos de *Byrsonima crassifolia* y *Ternstroemia seemannii* que son dominantes en este tipo de vegetación, y aunque están presentes en las parcelas de selva de baja altura no existen en las demás parcelas muestreadas en la selva. Seguramente son especies tolerantes a los suelos mal drenados. Ninguno de los individuos de estas dos especies rebasó los 6 m de altura.

2.3.6 ANÁLISIS DE AGRUPACIÓN

Para explorar la variación en la composición y estructura entre el conjunto de las parcelas muestreadas se llevó a cabo un análisis de agrupación jerárqui-

co. Este tipo de análisis construye grupos relacionados con las características generales de cada conjunto y posteriormente explora cuáles se parecen entre sí dependiendo de la distancia promedio entre cada grupo. El resultado es una gráfica conocida como dendrograma, que muestra cómo se agrupan las unidades de muestreo (parcelas) y un coeficiente de aglomeración que varía entre cero y uno e indica el porcentaje de la estructura de la agrupación, siendo uno el valor de la estructura más sólida y cero cuando no se encuentra una estructura de agrupación (Kaufman et al. 2009).

Al realizar un análisis de agrupación utilizando la composición de especies de cada parcela como variable (Fig. 2.3.4a), encontramos que las parcelas del río Tzendales (TzP1-TzP6), así como las dos parcelas de Chajul más cercanas al río Lacantún (ChP1 y ChP2), se agrupan en un conjunto que, de acuerdo con los criterios de clasificación de unidades ambientales de Siebe y colaboradores (1996) (capítulo 2.2), corresponde a las terrazas aluviales, con suelos bien drenados. Algunas de las especies que comparten este grupo, que no se ubican en las otras parcelas, son *Croton schiedeana*, *Bravaisia integerrima*, *Brosimum gentilei*, *Pouteria durlandii*, *Pseudolmedia glabrata*, *Dialium guianense*, *Guarea excelsa*, *Guarea grandifolia*, *Guarea glabra*, *Licania platypus*, *Quararibea funebris* y *Geonoma interrupta*.

El otro conjunto está formado por las parcelas ubicadas alrededor de la Estación Chajul, características de los lomeríos bajos con suelos mal drenados (SaP1, SaP2, ChP3, ChP4, ChP5, ChP6, ChP7). Las especies que agrupa este conjunto, no presentes en el anterior, son *Chrysophyllum mexicanum*, *Ilex* sp., *Chomelia protracta*, *Guettarda combsii*, *Xylopia frutescens*, *Byrsonima crassifolia*, *Matayba oppositifolia* e *Hirtella racemosa*.

Además, podemos notar que la parcela ChP3 se separa de las demás. Esto puede deberse a que se ubica cerca del arroyo Miranda y aunque se agrupa con el hábitat de lomeríos bajos (porque comparte muchas especies por estar al pie de esta unidad ambiental), su separación se debe a la presencia de, entre otras, *Dialium guianense*, que es muy abun-

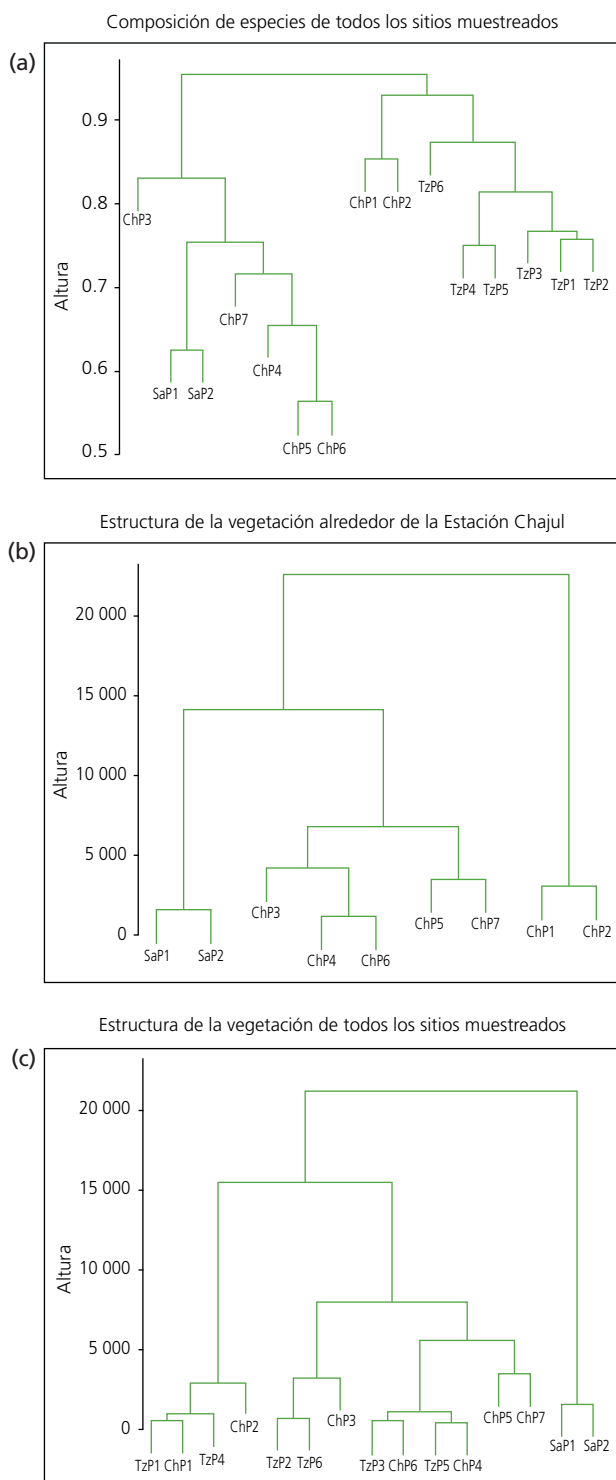


Figura 2.3.4 Dendrogramas del análisis de agrupación.

dante en esta parcela y tiene preferencia por las tierras bajas de inundación.

El dendrograma de análisis de agrupación basado en los parámetros de estructura que fue aplicado en las parcelas de los alrededores de la Estación Chajul arroja resultados interesantes (Fig. 2.3.4b). Podemos distinguir claramente tres grupos:

1. Las parcelas ChP1 y ChP2 se agrupan entre sí y separan de las demás, lo cual es coincidente con el análisis del dendrograma de composición florística, porque son terrazas aluviales formadas por el río Lacantún; en estas parcelas la diversidad de especies es más baja que en las otras, así como la densidad de árboles, pero el área basal alcanza los valores mayores, porque tienen árboles muy grandes que llegan hasta los 50 m, como es el caso de *Licania platypus* y *Brosimum gentlei*.

2. Un segundo grupo lo constituyen las parcelas SaP1 y SaP2, que corresponden a la vegetación sabanoide de lomeríos. Este tipo de vegetación presenta los valores más bajos de riqueza de especies, al igual que en la densidad y el área basal; la altura de los árboles no rebasó los 10 m a pesar de ser especies que potencialmente pueden alcanzar estratos superiores, lo cual se debe a que los suelos están muy mal drenados.

3. El tercer grupo lo conforman las parcelas ChP3, ChP4, ChP5, ChP6 y ChP7, establecidas en lomeríos bajos. En ellas tanto la diversidad de especies como la densidad son las más altas; sin embargo, el área basal no es tan alta como en el primer grupo y la altura de los árboles es menor (en las tres primeras parcelas mencionadas alrededor de los 30 m y en las dos últimas no rebasan los 25 m). Se trata de las mismas especies que en otras parcelas pueden alcanzar los estratos altos como *Terminalia amazonia*, pero que en este caso no lo logran porque son suelos mal drenados.

En el dendrograma de agrupación basado en las características estructurales que incluye todas las parcelas muestreadas en la RBMA, tanto de los alrededores de la Estación Chajul como las del río Tzenadales, se refuerzan las conclusiones mencionadas (Fig. 2.3.4c). Podemos reconocer tres grupos:

1. El primer grupo está formado por las dos parcelas de vegetación sabanoide, cuyas características se explicaron anteriormente.

2. El segundo por las terrazas aluviales de Chajul (ChP1 y ChP2) ya mencionadas, a las cuales se unen las parcelas TzP1 y TzP4 debido a que, al igual que las parcelas de Chajul, tienen la mayor área basal y árboles de hasta 50 m.

3. El tercer grupo lo forman las parcelas de Chajul que corresponden a los lomeríos, a las que se unen las de Tzendales que pertenecen a las terrazas aluviales, pero que tienen valores menores de área basal que las del grupo anterior. En este grupo, a su vez, se acercan más las parcelas TzP2 y TzP6 con la de Chajul (ChP5) ubicada cerca del arroyo Miranda, que a pesar de ser de lomeríos bajos tiene la influencia de dicho arroyo. Estas tres parcelas tienen las características estructurales de la selva alta perennifolia como las del grupo anterior pero con menor área basal. Asimismo, se separan las parcelas cuyas áreas basales son las menores y los árboles no rebasan los 20 metros, seguramente por un limitante edáfico (ChP6 y ChP7).

2.3.7 LA SELVA INUNDABLE DE MARQUÉS DE COMILLAS

Uno de los fragmentos más representativos de selva inundable que aún queda en buen estado de conservación en el municipio Marqués de Comillas se ubica en uno de los meandros del río Lacantún, conocido localmente como El Jolochero, que pertenece al ejido de Galacia. Este pronunciado meandro, con una superficie de selva inundable remanente de aproximadamente 200 hectáreas, tiene la característica de estar prácticamente en su totalidad envuelto por la selva de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (Fig. 5.4.1), por lo cual, forma parte de un *continuum* con esta selva y constituye una zona de flujo constante de fauna. La conservación de este fragmento de selva es estratégico en cuanto a la conectividad biológica; debido a la amenaza de deforestación de esta selva, se estableció

una estrategia con los ejidatarios de Galacia para su conservación (capítulo 5.4).

Con la finalidad de conocer con detalle la composición y estructura de este ecosistema característico de las selvas inundables, se llevó a cabo un muestreo en 0.25 hectáreas. Se trazó un transecto de 10 × 1 000 m, paralelo al canal de la zona de ribera y a una distancia de cerca de 200 m tierra adentro, a lo largo del cual se establecieron 25 parcelas de 10 × 10 m separadas cada una por 30 m. En cada una de ellas se identificaron y midieron todos los individuos que tuvieran un diámetro a la altura del pecho mayor de 3.3 cm. Para caracterizar la diversidad, composición, estructura y estratificación, se realizó el mismo análisis descrito en los apartados anteriores.

Composición y diversidad de especies

Se registró un total de 245 individuos de 64 especies pertenecientes a 29 familias. Las familias mejor representadas fueron Fabaceae (11); Moraceae (9); Malvaceae (5) y Sapindaceae (5). Trece familias contienen cuatro o menos especies; mientras que otras 13 estuvieron representadas por sólo una especie. La diversidad según el índice de Shannon-Wiener (H') fue 3.7.

Estructura

Densidad. Los 245 individuos registrados en las 0.25 ha corresponden a una densidad de 980 individuos por hectárea. Las densidades relativas por especie fueron bajas. Las especies con mayor número de individuos fueron *Clarisia biflora*, *Quararibea yunckeri*, *Ampelocera hottlei* y *Brosimum costaricanum*.

Frecuencia. Las especies con mayor frecuencia fueron *Clarisia biflora*, *Ampelocera hottlei*, *Quararibea yunckeri* y *Brosimum costaricanum*. La mayor parte de las especies tuvo una frecuencia muy baja, resultado de su presencia únicamente en un cuadrante a lo largo de todo el transecto.

Área basal. El área basal total en el muestreo fue de 17.74 m², lo que corresponde a 71 m² por hectárea. El valor más alto lo obtuvo *Ficus tecolutensis* a pesar de que sólo se encontraron dos individuos de la especie. Otras tres especies con un aporte significativo fueron *Brosimum costaricanum*, *Bravaisia integerrima* y *Brosimum alicastrum*. El resto de las especies tuvo un área basal baja. Especies como *Clarisia biflora*, *Quararibea yunkerii* y *Ampelocera hottlei*, a pesar de tener las densidades más altas en todo el muestreo, tienen un bajo aporte de área basal.

Valor de importancia. Con los valores mencionados se calculó el valor de importancia para cada especie. Las especies más importantes fueron: *Ficus tecolutensis*, *Brosimum costaricanum*, *Clarisia biflora*, *Ampelocera hottlei*, *Quararibea yunkerii*, *Bravaisia integerrima*, *Brosimum alicastrum*, sp. 2 (no identificada), *Dialium guianense*, *Pouteria* sp., *Orthion subsessile*, *Spondias mombin*, *Pouteria durlandii*, *Eugenia* sp., *Bactris baculifera* y *Guarea excelsa* (Fig. 2.3.5).

El valor más alto de importancia de *Ficus tecolutensis* está dado por la gran área basal que tienen sus individuos, a pesar de que su densidad y frecuencia son muy bajas; es decir es una especie de gran biomasa con tan sólo dos individuos. *Brosi-*

mum costaricanum es una especie con valores altos para las tres variables, aunque el gran valor de área basal le permite ubicarse en el segundo lugar de importancia en todo el muestreo, lo que indica que es una especie abundante, de gran tamaño y ampliamente distribuida.

Estratificación

Con la finalidad de comprender mejor la composición florística de los distintos estratos arbóreos de esta selva inundable, se realizó un muestreo complementario en 13.5 hectáreas, considerando solamente los árboles de más de 0.50 m de d.a.p. Con este muestreo adicional, en una superficie mucho más extensa, se incrementó el número de individuos muestreados a 820 y de especies registradas a 80 (se identificaron 75 especies) pertenecientes a 31 familias. Este muestreo no se incluye en el análisis de estructura porque no fue realizado con el mismo método de selección de individuos (d.a.p.) y sesgaría los resultados. Sin embargo, es útil para describir de mejor manera la estratificación de esta selva (Fig. 2.3.6).

El estrato superior contiene 181 individuos pertenecientes a 22 especies; el medio 349 individuos de 27 especies; el inferior 103 individuos de 30 especies, y el bajo 187 individuos de 55 especies.

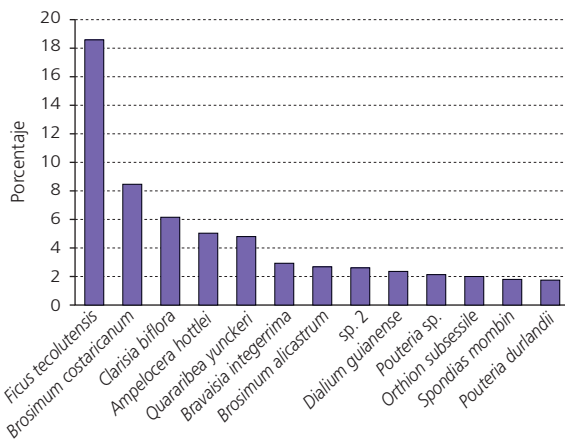


Figura 2.3.5 Valores de importancia correspondientes a la zona de selva inundable (meandro El Jolochero).

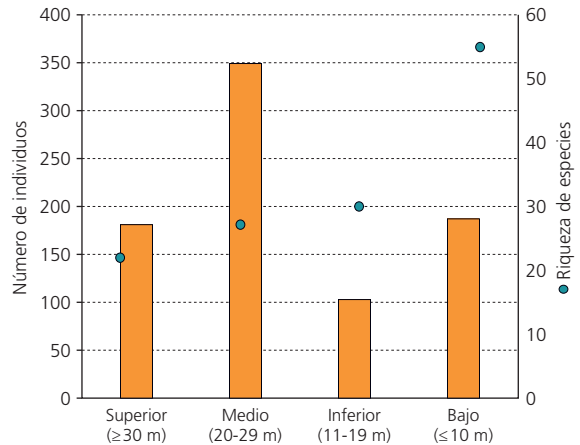


Figura 2.3.6 Estratificación de la zona de selva inundable (meandro El Jolochero).

A continuación se ubican las especies en los estratos donde alcanzaron su máxima altura. Se marca con un asterisco las que obtuvieron los mayores valores de importancia.

- Estrato superior: *Brosimum alicastrum**, *Spondias mombin**, *Ampelocera hottlei**, *Ceiba pentandra*, *Vatairea lundellii*, *Luehea speciosa*, *Ficus tecolutensis**, *Cojoba arborea*, *Bursera simaruba*, *Albizia leucocalyx*, *Pterocarpus hayesii*, *Dialium guianense**, *Maclura tinctoria*, *Ficus cotinifolia*, *Brosimum costaricanum**, *Platymiscium yucatanum*, *Cedrela odorata*, *Inga sapindioides*, *Schizolobium parahyba* y *Ochroma pyramidale*. Cabe destacar que *Pterocarpus hayesii* y *Ochroma pyramidale* no tienen individuos representados en ningún estrato debajo de este y solo se registró un individuo de cada una. Claramente no es un hábitat que favorezca su establecimiento.

- Estrato medio: *Castilla elastica*, *Zanthoxylum caribaeum*, *Cordia bicolor* y *Sapium* sp. En general estas especies tienen pocos individuos representados y *Castilla elastica* y *Sapium* sp. no tienen individuos en otros estratos inferiores.

- Estrato inferior: *Clarisa biflora**, *Cupania dentata*, *Pouteria* sp.*, *Lonchocarpus* sp., *Ficus maxima*, *Quararibea yunckeri**, *Bravaisia integerrima**, *Orthion subssesile**, *Guarea excelsa**, *Brosimum* spp., *Nectandra reticulata*, *Lonchocarpus cruentus*, *Astronium graveolens*, *Pterocarpus rohrii*, *Quararibea* sp., *Jacaratia* sp., *Swietenia macrophylla* y *Talauma mexicana*. Excepto por las cinco primeras especies, todas las demás sólo tuvieron un individuo en este estrato.

- Estrato bajo: *Pouteria durlandii**, *Bactris baculifera**, *Eugenia* sp.*, *Acacia mayana*, *Licaria* sp., *Cupania glabra*, *Licania platypus*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Acacia usumacintensis*, *Chionanthus oblanceolatus*, *Coccoloba* sp., *Hirtella americana*, *Posoqueria latifolia*, *Protium* sp., *Psychotria limonenses*, *Randia* sp., *Stemmadenia* sp., *Trophis racemosa*, *Annona scleroderma*, *Cordia diversifolia*, *Cynometra oaxacana*, *Guarea* sp., *Hyperbaena mexicana*, *Inga* sp., *Licania* sp., *Nectandra salicifolia*, *Parathesis* sp., *Talisia* sp. Como puede observar-

se, las especies que sólo se registraron en este estrato no significa que son características del mismo, sino que no se encontraron individuos de estas especies en sus estratos característicos superiores como es el caso evidente de *Licania platypus* o *Swietenia macrophylla*, entre otras.

Solo cuatro especies, *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Spondias mombin* y *Brosimum costaricanum* estuvieron presentes en todos los estratos.

2.3.8 REFLEXIONES FINALES

El conjunto de los muestreos realizados en la parte sur de la RBMA y en un meandro del río Lacantún en el ejido Galacia de Marqués de Comillas abarcaron una superficie total de 1.39 hectáreas distribuidas en 139 cuadrados de 10×10 m. En total se muestrearon 2349 individuos cuyo diámetro a la altura del pecho rebasó los 3.3 cm, y pertenecen a 276 especies de 57 familias. Resulta interesante comparar este dato con el reportado por Martínez *et al.* (1994) sobre la existencia de aproximadamente un total 573 especies arbóreas en la Selva Lacandona. Es decir, en solo 1.39 hectáreas se reconoció 48% de la diversidad de árboles registrados para esta selva.

Posiblemente esto se debe a que los sitios muestreados, aunque corresponden todos a la selva alta perennifolia, representan una buena parte de los diferentes hábitats en que esta selva se establece en la región: lomeríos bajos, terrazas aluviales y planicies inundables. Vale la pena hacer notar que las especies únicas registradas en los senderos a los alrededores de la Estación Chajul fueron 56, las de los muestreos del río Tzendales fueron 84 y las del Jolochero en Marqués de Comillas fueron 10; es decir, 43% de las especies no comparten los diferentes hábitats, lo cual puede indicar un problema de submuestreo. Las especies más importantes que se comparten en todos los hábitats son *Terminalia amazonia*, *Ampelocera hottlei*, *Callophyllum brasiliense*, *Vochysia hondurensis*, *Hirtella americana* y *Calyptanthus* sp.

Para complementar la representación de especies sería necesario, además de muestrear más superficie, incluir los hábitats de las sierras kársticas que también se presentan en esta zona.

No obstante la necesidad de ampliar el muestreo, los índices de biodiversidad de este análisis demuestran que se trata de selvas muy diversas. Este dato se corrobora al compararlo con otros estudios; por ejemplo, el índice de biodiversidad Shannon-Wiener de estas selvas (entre 2.6 y 3.7) es comparable con el de la selva de Los Tuxtlas cuyo valor fue de 3.7 (Flores 1971), o el de la selva de Bonampak, en donde se reporta un valor entre 4.25 y 4.98 (Meave 1983).

Por otro lado, el análisis arroja resultados contrastantes en cuanto a la estructura de esta selva según los diferentes hábitats en los que se establece. Los valores de los parámetros en las distintas áreas de muestreo reflejan un gradiente que va de los hábitats de suelos bien drenados (planicies inundables y terrazas aluviales) a los mal drenados (lomeríos) y en el extremo la vegetación tipo sabanoide. La tendencia que se observa es la siguiente: a mayor área basal y altura de los árboles, la densidad y riqueza de especies es menor y viceversa (excepto por las condiciones extremas de la vegetación sabanoide respecto a la riqueza de especies) (cuadro 2.3.2).

En síntesis, podemos concluir que la selva alta perennifolia de esta zona, ubicada en un amplio espectro de hábitats heterogéneos, adquiere diferentes expresiones, sobre todo estructurales, dependiendo del hábitat en el que se establezca y, particularmente, de las condiciones edáficas. Es

importante señalar que, aunque los árboles en los hábitats mal drenados no alcanzan su talla máxima, eso no coloca a estas selvas en la categoría de medianas o bajas, ya que esta particularidad la dan los atributos de la composición florística y, como vimos, las especies dominantes se comparten y son, según la literatura especializada (Pennington y Sarukhán 2005; Miranda y Hernández-X. 2014) características de las selvas altas perennifolias, o de los bosques tropicales perennifolios (Rzedowski 1978).

A partir del análisis anterior podemos concluir que:

- La selva alta perennifolia de esta región se caracteriza por la presencia de *Ampelocera hotteii* y otros árboles de los géneros *Brosimum*, *Protium* y *Guarea*. Cuando esta selva se establece en las planicies inundables los árboles del dosel alto alcanzan sus tallas máximas, que superan los 50 m; la densidad es baja porque el área basal (biomasa) es muy alta; se caracterizan por tener estratos bien formados, en donde dominan las especies de *Ficus* y *Brosimum*, y *Clarisa biflora* en el estrato alto y *Bravaisia integerrima* y *Bactris* spp. en el estrato bajo.

Estas características estructurales se comparten con las terrazas aluviales de Tzendales, pero su composición florística difiere. En este caso predomina *Licania platypus*, *Blepharidium guatemalense*, *Dialium guianense*, *Croton schiedeana*, *Pseudolmedia glabrata*, *Quararibea funebris*, *Guarea grandifolia* y *Spondias radlkoferi* en el estrato alto y *Bravaisia integerrima* y *Bactris* spp. en el bajo, las mismas que las de las planicies inundables.

En contraste están los lomeríos bajos con suelos mal drenados que no permiten que los árboles desplieguen toda su altura potencial. En general no llegan a los 30 metros y en algunas parcelas ni siquiera alcanzaron los 20 metros. Su densidad es mayor porque las áreas basales son menores y se caracterizan por la presencia de *Terminalia amazonia*, *Vochysia hondurensis*, *Guettarda combsii*, *Callophyllum brasiliense*, *Xylopia frutescens* y *Matayba oppositifolia*.

Cuadro 2.3.2 Variables de estructura en los diferentes sitios de muestreo

	Altura m	Área basal m ² /ha	Número de individuos por hectárea	Riqueza
El Jolochero	50	71	980	64
Río Tzendales	50	32.3	1 579	168
Chajul	30	28	1 737	136
Sabana	10	5.9	1 310	16

La vegetación sabanoide se puede caracterizar por tener la dominancia de ciperáceas, con árboles que no rebasan los 10 metros aunque pertenecen a las mismas especies de los lomeríos, particularmente *Terminalia amazonia*, *Vochysia hondurensis*, *Guettarda combsii*, *Xylopia frutescens* y se suma *Byrsonima crassifolia*.

Dada la importancia biológica y ecológica de la RBMA resulta indispensable tener una mejor descripción y distribución de los tipos de vegetación que se encuentran dentro de ella y su relación con las distintas unidades geomorfológicas. Este conocimiento permitirá un mejor entendimiento de su influencia sobre las dinámicas poblacionales de especies animales y ayudará a sentar las bases para su óptimo manejo y conservación.

REFERENCIAS

- Flores, S., 1971. Estudio de la vegetación del Cerro del Vigía de la Estación Biológica Tropical de Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gentry, A.H., 1982. Patterns of neotropical plant species diversity, en M.K. Hecht, B. Wallace y G.T. Prance (eds.), *Evolutionary Biology* 15: 1-84, Nueva York, Plenum Press.
- Hawsworth, D.L., y M.T. Kalin-Arroyo, 1995. Magnitude and distribution of biodiversity, en V.H. Heywood (comp.), *Global Biodiversity Assessment*, Nueva York, Cambridge University Press, pp. 107-191.
- Kaufman, L., y P.J. Rousseeuw, 2009. *Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis*, vol. 344, Nueva York, John Wiley & Sons.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford, Blackwell Publishing.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang, 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas, *Bol. Soc. Bot. Méx.* 54: 99-177.
- Meave, J., 1983. *Estructura y composición de la selva alta perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Miranda, F., y E. Hernández-X., 2014. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. México, Sociedad Botánica de México-Conabio-Fondo de Cultura Económica.
- Mueller-Dombois, D., y H. Ellenberg, 1974. *Aims and methods of vegetation analysis*. Nueva York, J. Wiley & Sons.
- Pennington, T. D., y J. Sarukhán, 2005. *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. México, UNAM.
- Primack, B., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo, 2001. *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. México, Fondo de Cultura Económica.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. México, Limusa.
- Rzedowski, J., 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* (15): 47-64.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S. Sánchez-Beltrán, 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico, en D. Sigmarangkir (ed.), *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS)*.
- Semarnat, 2006. *La gestión ambiental en México*. México, Semarnat.
- Whitmore, T.C., 1990. *An Introduction to Tropical Rain Forest*, Oxford, Clarendon Press.



2.4 LA VEGETACIÓN RIPARIA

Paula Meli, Lucía Ruiz, Julia Carabias

2.4.1 IMPORTANCIA DE LOS ECOSISTEMAS RIBEREÑOS

Los ecosistemas ribereños son la interfase entre los ecosistemas terrestres y los acuáticos. Se caracterizan por: 1) la presencia temporal o permanente de saturación de agua y de procesos funcionales determinados por ella; 2) el intercambio permanente entre el ambiente superficial y el subterráneo; y 3) la existencia de comunidades bióticas muy particulares y específicas (NRC 2002; Naiman *et al.* 2005). Las riberas sufren frecuentes periodos de inundación que resultan clave para la distribución del agua y determinar los gradientes y flujos de materia y energía (NRC 2002).

Estos ecosistemas sostienen una alta diversidad de especies vegetales y animales, y en ellos se desarrollan numerosos procesos biológicos. Su contribución a la diversidad de especies es proporcionalmente mayor a la superficie que ocupan dentro de una cuenca (Naiman *et al.* 1993; Sabo *et al.* 2005). En particular, la riqueza de plantas varía considerablemente en el tiempo y en el espacio a lo largo de los márgenes de los ríos y arroyos, debido a que se han adaptado a los regímenes de inundaciones y sequías de distinta frecuencia, magnitud y duración, así como a las correspondientes fluctuaciones de nutrientes (p. ej., la frecuencia y la magnitud del transporte y del tamaño de partículas), que varían a su vez a lo largo del cuerpo de agua. Esta variación en la diversidad no sólo ocurre a medida que el río atraviesa el paisaje, sino también de manera lateral, ya que las plantas se distribuyen según sus formas de vida desde el cauce y hacia tierra firme, dependiendo de las variaciones en la disponibilidad

de agua. Cerca del cauce crecen aquellas especies adaptadas a ambientes con pocos nutrientes y luz elevada, mientras que a elevaciones más altas, y a medida que el suelo se aleja del cauce, existen especies de ciclo de vida más largo, frecuentemente arbustivas, tolerantes a la sombra. Además, las comunidades vegetales de las riberas 1) influyen en la biota que habita dentro del agua (Naiman *et al.* 1993; Naiman *et al.* 1997), 2) proveen hábitat para especies ribereñas obligadas o de hábitats inundables (Naiman *et al.* 2005), 3) pueden constituir corredores para la dispersión (Gardali *et al.* 2006), y 4) ofrecer un refugio seguro en caso de cambios ambientales, como sequías prolongadas.

En cuanto a la diversidad animal en las zonas ribereñas, probablemente ésta excede la diversidad vegetal, especialmente la de los invertebrados (Naiman *et al.* 2005). También se ha observado que cerca de 70% de los vertebrados tienen contacto con este ecosistema, utilizándolo en algún momento de sus ciclos de vida (Naiman *et al.* 1993; Sabo *et al.* 2005). Sin embargo, esta biodiversidad no está bien documentada.

Son varios los procesos ecológicos que ocurren en un ecosistema ribereño. La fuerza de la corriente y los cambios morfológicos del cauce influyen sobre la flora ribereña (Opperman y Merenlender 2004) y, al controlar la deposición y erosión de sedimentos, tienen un papel fundamental en los procesos que ocurren dentro de los cuerpos de agua (Corenblit *et al.* 2009). Además, la vegetación estabiliza los márgenes de los ríos y arroyos, provee de hojarasca y de madera de gran tamaño a los cuerpos de agua, retiene y recicla nutrientes, modifica

Arroyo Miranda. FAZ

las condiciones microclimáticas (Gregory *et al.* 1991), y sostiene una amplia red como base para la subsistencia de un diverso ensamblaje de peces y fauna terrestre (NRC 2002).

Todos estos procesos tienen efectos dentro y fuera del sitio donde ocurren, y en muchos casos pueden traducirse en servicios ecosistémicos (NRC 2002; Naiman *et al.* 2005). De manera general, los servicios que proveen los ecosistemas ribereños pueden agruparse en tres categorías principales (NRC 2002): 1) regulación hidrológica y dinámica de los sedimentos, 2) servicios de soporte biogeoquímico y relacionados con los ciclos de

nutrientes, y 3) provisión de hábitat y mantenimiento de cadenas tróficas (cuadro 2.4.1). Los procesos relacionados con la dinámica hidrológica incluyen el almacenamiento de agua superficial y sedimentos, lo que favorece la atenuación de los picos de flujo de agua y el desarrollo de la geomorfología fluvial y ribereña (Francis 2006). Ello mitiga los posibles daños por inundaciones, y por lo tanto también controla la erosión de la ribera y favorece el desarrollo del suelo y los ciclos biogeoquímicos completos. Al mismo tiempo, el mantenimiento de la dinámica hidrológica permite el desarrollo de una comunidad vegetal

Cuadro 2.4.1 Ejemplos de funciones ecológicas de los ecosistemas ribereños y los principales servicios

Funciones ecológicas	Efectos de las funciones
<i>Dinámica hidrológica y de sedimentos</i>	
Almacenaje de agua en el corto plazo	Atenuación de crecidas aguas abajo
Acumulación y transporte de sedimentos	Mantenimiento de la forma del cauce
Mantenimiento del nivel alto del agua	Mantenimiento de la estructura de la vegetación
<i>Ciclos biogeoquímicos y de nutrientes</i>	
Ciclaje y retención de compuestos químicos	Intercepción de nutrientes y elementos tóxicos en la escorrentía
Descomposición de hojarasca y detritos	Contribución a los procesos biogeoquímicos y las interacciones bióticas
Secuestro de carbono en el suelo	Retención de nutrientes y secuestro de CO ₂ de la atmósfera
Producción de carbono orgánico	Provisión y mantenimiento de cadenas tróficas terrestres y acuáticas
Contribución a la biodiversidad	Provisión de reservorios para la diversidad genética
<i>Mantenimiento del hábitat y cadenas tróficas</i>	
Mantenimiento de la vegetación ribereña	Provisión de sombra durante la época cálida y fijación de carbono
Soporte de poblaciones de vertebrados terrestres	Permite migraciones diarias y anuales
Soporte de poblaciones de vertebrados acuáticos	Permite completar ciclos de vida de especies de peces migratorias

A/MP_v: Alimento y materias primas de origen vegetal; A/MP_a: alimento y materias primas de origen animal; PA: provisión de agua; REE: regulación de los impactos de eventos extremos; EFS: prevención de la erosión y mantenimiento de la fertilidad del suelo; CB: ciclos. Modificado a partir de Meli *et al.* (2013b).

estructurada y diversa, la cual provee un hábitat natural adecuado para la fauna terrestre.

Los ecosistemas ribereños son fundamentales para los ciclos biogeoquímicos, ya que al ser ambientes muy ricos en biomasa de raíces y materia orgánica presentan una alta diversidad microbiana, la cual soporta una variedad de procesos biológicos que transforman los elementos químicos disueltos en el suelo (NRC 2002). Por ejemplo, las zonas ribereñas son conocidas por su capacidad de interceptar y retener el exceso de partículas y nutrientes disueltos en el agua (Naiman y Décamps, 1997). Esta capacidad se relaciona con una dismi-

nución de la velocidad de la escorrentía (y por ende reducción de la erosión hídrica), facilita la remoción de nutrientes y sedimentos suspendidos y, ocasionalmente, de compuestos tóxicos y pesticidas. La atenuación de las concentraciones de nitratos y denitrificación de fertilizantes tiene efectos directos en la regulación de la calidad del agua (Naiman *et al.* 2005) y finalmente en la provisión para consumo humano.

Las funciones directamente relacionadas con el hábitat y el mantenimiento de las cadenas tróficas son la base de la provisión de alimento y materias primas. La presencia de vegetación ribereña modifica

ecosistémicos asociados, según los cuatro grandes grupos propuestos por el MEA (2005)

Servicios ecosistémicos														
Provisión			Regulación						Soporte				Cultural	
A/MP _v	A/MP _a	PA	RC	DH	CA	RSplnv	REE	EFS	CB	IB	Ht	Ha	Cult	Rec
				X			X		X		X			
		X			X				X					
					X				X		X	X		
			X						X					
X										X				
										X	X	X		
X			X				X	X		X	X	X		
									X				X	X
	X								X					X

RC: regulación del clima; DH: dinámica hidrológica; CA: calidad del agua; RSplnv: regulación de poblaciones de especies invasoras y plagas; biogeoquímicos; IB: interacciones bióticas; Ht: provisión de hábitat terrestre; Ha: provisión de hábitat acuático; Cult: cultural; Rec: recreativo.

las condiciones microclimáticas como la temperatura, la luz, la humedad y el viento (Meleason y Quinn 2004), las cuales influyen en procesos ecológicos como el crecimiento de las plantas, la respiración del suelo, el ciclo de nutrientes y la selección de hábitat por parte de la fauna. La vegetación ribereña contribuye además a regular el microclima del ecosistema acuático (Maridet *et al.* 1998; Opperman y Merenlender 2004), así como a modificar la cantidad y calidad de radiación solar que llega al cuerpo de agua, y por lo tanto influye en la productividad primaria de las plantas acuáticas y en la actividad de otros organismos (Naiman *et al.* 2005).

Por otra parte, la vegetación ribereña puede constituir un corredor para la dispersión y el movimiento de la fauna (Malanson 1993; Gardali *et al.* 2006), y puede actuar como conductor, filtro o barrera en el flujo de información entre los organismos. Por ejemplo, la vegetación puede absorber los sonidos, dificultar la visión y controlar el movimiento direccional de compuestos químicos (Naiman *et al.* 2005).

Por último, la vegetación de las riberas suele tener un importante valor cultural, tanto estético como recreativo (Malanson 1993), proporciona sitios para el asentamiento humano cerca de los puertos, proximidad a las fuentes de agua y oportunidades para la recreación basada en el uso del agua (NRC 2002). En conjunto, todos estos servicios dependen de manera directa del mantenimiento de los procesos ecológicos que ocurren en estos ecosistemas.

Por todo esto, conocer los ecosistemas ribereños resulta importante para plantear estrategias de restauración en Marqués de Comillas, dado que las actividades agropecuarias se suelen extender hasta el límite de los cuerpos de agua, deteriorando así los ecosistemas ribereños, así como los ecosistemas acuáticos y terrestres adyacentes.

Conocer el estado de conservación de la vegetación ribereña en Marqués de Comillas tiene particular importancia: el río Lacantún, una de las fronteras del municipio Marqués de Comillas, es parte de la cuenca Usumacinta-Grijalva y está in-

merso en la Selva Lacandona, uno de los últimos reductos de selva alta perennifolia en el país. La vegetación riparia de esta región no ha sido estudiada en detalle, aunque existe un consenso sobre la necesidad de su conservación para la supervivencia de la fauna acuática, además de ser un protector natural del suelo contra los procesos erosivos que tienen lugar en las márgenes u orillas (capítulo 4.1). En este capítulo describimos la vegetación riparia de un tramo del río Lacantún y de arroyos tributarios de menor orden.

2.4.2 CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN

Se trabajó en dos escalas: el río Lacantún y algunos arroyos tributarios de menor orden. En ambos casos se consideraron muestreos en riberas conservadas y en riberas que fueron desmontadas y luego abandonadas (vegetación secundaria o riberas en regeneración), para tener información sobre el proceso de regeneración natural.

En el Lacantún se realizó un recorrido a lo largo de 57 kilómetros en la margen de Marqués de Comillas. A lo largo de este recorrido se realizó un muestreo en 26 parcelas seleccionadas al azar: 13 con vegetación riparia conservada y 13 con vegetación en regeneración secundaria. Cada parcela fue de 10 × 50 m (500 m²; 1.3 hectáreas en total). En cada una de ellas se identificó y midió el diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) de todos aquellos individuos con más de un metro de altura. Para describir la estructura se estimó la frecuencia relativa de especies por hectárea (F_{rel}) y la densidad

Cuadro 2.4.2 Categorías utilizadas para estimar el valor de categoría diamétrica (VCD)

Categoría	Rango perimetral (cm)	Rango diamétrico (cm)
1	< 20	< 6.4
2	20 - 40	6.4 - 12.7
3	41 - 80	12.8 - 25.5
4	81 - 120	25.6 - 38.2
5	>120	> 38.2



Arroyo Miranda. FAZ

relativa (D_{rel}). El área basal relativa no pudo ser estimada, sino que se clasificó a las especies de acuerdo con cinco categorías de diámetro, para estimar el valor de categoría diamétrica relativa (VCD_{rel}) (la cual varía entre uno y cinco; cuadro 2.4.2). Con estos datos se calculó el índice de importancia relativa (IIR) (equivalente al valor de importancia relativa, VIR, capítulo 2.3) de cada especie para el total del área muestreada de cada comunidad (vegetación conservada y en regeneración). El IIR se calcula como $IIR = (F_{rel} + D_{rel} + VCD_{rel})/3$ y varía entre 0 y 100. Dado que no se midió la altura de los individuos, no se presenta información de la estratificación vertical de la vegetación riparia en esta sección.

En los arroyos se estudiaron los mismos tipos de vegetación —conservada y en regeneración—, utilizando el mismo tipo de parcelas (10×50 m).

Se muestreó un total de 0.5 hectáreas en cinco parcelas en cada tipo de vegetación (10 parcelas en total, 5 000 m²). Se identificaron y midieron los indicadores estructurales de todos los individuos arbóreos con d.a.p. ≥ 1.5 cm (Meli *et al.* 2013a). En este caso, en lugar del IIR se calculó el valor de importancia relativa $VIR = (F_{rel} + D_{rel} + Ab_{rel})/3$. El VIR se expresa en porcentaje y por ende varía entre 0 y 100.

Para describir la diversidad en ambos tipos de ambiente se utilizaron la riqueza (S), los índices de Shannon-Wiener (H') y de Simpson (D) y la equitatividad (E) (capítulo 2.3). Estos índices establecen una relación entre la riqueza de especies y su abundancia en cada parcela, dicha proporción también es conocida como equitatividad, que refleja la distribución de la abundancia de las especies identificadas y se mide con índices que oscilan entre cero y uno.

Cuadro 2.4.3 Riqueza, diversidad, equitatividad y densidad de especies arbóreas y arbustivas en la vegetación ribereña del Lacantún y arroyos tributarios de menor orden, en dos tipos de sistemas: conservado y en regeneración secundaria

	Río Lacantún		Arroyos	
	Conservado	Regeneración	Conservado	Regeneración
Riqueza de especies	76	70	15	16
Diversidad (H')	4.01	3.22	2.46	2.28
Equitatividad	0.92	0.76	0.93	0.88

FUENTE: Ruiz 2011 y Meli *et al.* 2014.

2.4.3 COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

En el río Lacantún se registró un total de 1 148 individuos de 103 especies arbóreas pertenecientes a 29 familias (apéndice 3). De éstas, 15 estuvieron representadas por sólo una especie y sólo una por más de 10. La familia con mayor riqueza de especies fue Fabaceae, con un total de 16 especies, cifra considerablemente mayor a Moraceae, que estuvo representada por cinco especies, y Malvaceae, Meliaceae y Rubiaceae, que presentaron cuatro especies cada una. Catorce familias estuvieron representadas por un individuo solamente.

En los arroyos se registró un total de 665 individuos de 112 especies arbóreas en las riberas conservadas y 492 individuos de 93 especies en las riberas en regeneración. Estas especies pertenecen a 38 familias de angiospermas (apéndice 3).

La riqueza de especies, diversidad y equitatividad resultaron mayores en la vegetación riparia conservada que en la vegetación en regeneración en ambos tipos de ambientes (cuadro 2.4.3), excepto por la riqueza en los arroyos, que fue similar. Esto sugiere que la vegetación en regeneración no alcanza el mismo nivel de organización y desarrollo de estructura que la vegetación conservada. Esto es más evidente en los arroyos, en los cuales, aunque la riqueza resultó similar, los mayores valores de diversidad y equitatividad sugieren que la abundancia de las distintas especies son más similares que en las riberas en regeneración, en las que podrían estar dominando algunas especies en particular.

2.4.4 ESTRUCTURA

Río Lacantún

La densidad total resultó de 1 170 y 1 185 individuos por hectárea en la vegetación conservada y en regeneración, respectivamente. Las densidades relativas por especie fueron bajas en ambos tipos de vegetación (Fig. 2.4.1). En la vegetación conservada cinco de ellas mostraron una densidad relativa media: *Trichilia havanensis* (12%), *Inga vera* (6%), *Castilla elastica* (5%), *Brosimum alicastrum* (4%) y *Acacia cornigera* (4%); mientras que en la vegetación en regeneración fueron *Trichilia havanensis* (24%), *Inga vera* (11%), *Brosimum alicastrum* (8%) y *Castilla elastica* (4%).

La frecuencia relativa en la vegetación conservada fue de muy baja a baja, pero destacan algunas especies con frecuencia media, prácticamente las mismas cuatro de mayor densidad: *Trichilia havanensis* (7%), *Inga vera* (7%), *Ficus insipida* (4%), y *Castilla elastica* (4%) (Fig. 2.4.1a). De manera similar, en la vegetación en regeneración la frecuencia relativa también fue baja, y las siete especies con frecuencia media fueron las de mayor densidad: *Inga vera* (12%), *Trichilia havanensis* (9%), *Brosimum alicastrum* (6%), *Castilla elastica*, *Guarea glabra*, *Pouteria reticulata* y *Acacia cornigera*, todas estas últimas con 4% (Fig. 2.4.1b).

En cuanto a las clases diamétricas, destacan nuevamente *Trichilia havanensis*, *Inga vera*, *Brosimum alicastrum* y *Castilla elastica*. Los valores altos de *Ficus sp.* y *Ochroma pyramidale* en la vegetación conservada, y *Ficus insipida* y *Spondias mombin* en

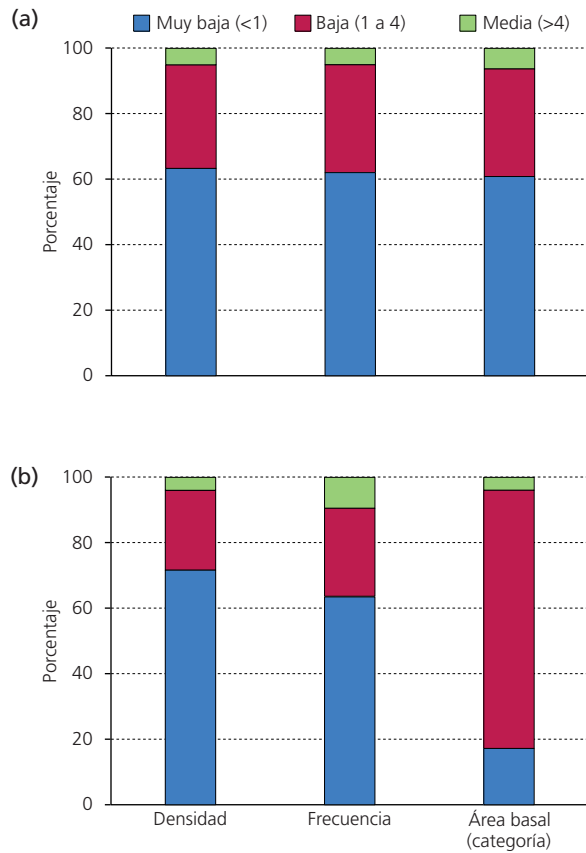


Figura 2.4.1 Estructura de la vegetación riparia conservada (a) y en regeneración secundaria (b) en un tramo del río Lacantún, en la margen de Marqués de Comillas.

la vegetación en regeneración, se debieron a categorías diamétricas grandes. En la vegetación secundaria la mayoría de los valores altos de VCD estuvieron determinados por las altas densidades, mientras que en la vegetación conservada estuvieron definidos por las grandes áreas basales que ocuparon los individuos censados.

Las primeras 15 especies con mayor IIR en la vegetación ribereña conservada acumularon sólo 57% del IIR, mientras que en las riberas en regeneración este valor ascendió a 70% (Fig. 2.4.2). Esto implica que en las riberas en regeneración es menor el número de especies que representa a la comunidad arbórea y arbustiva. Si bien las dos especies con los valores más altos de IIR fueron las mismas para ambos tipos de vegetación (*Trichilia havanensis* e *Inga vera*), el IIR de ambas especies resultó dos veces mayor en las riberas en regeneración que en la vegetación conservada. Esto resulta consistente con una menor diversidad de especies arbóreas y arbustivas en las riberas en regeneración, con una comunidad representada por un número ligeramente menor de especies, pero con abundancias relativas mayores (mayor dominancia de algunas especies dentro de la comunidad). Al mismo tiempo, en la vegetación ribereña conservada, 16 especies presentaron un IIR mayor de dos (Fig. 2.4.2a), mientras que en las riberas en regeneración sólo 12 especies lo hicieron (Fig. 2.4.2b). Diez especies de las

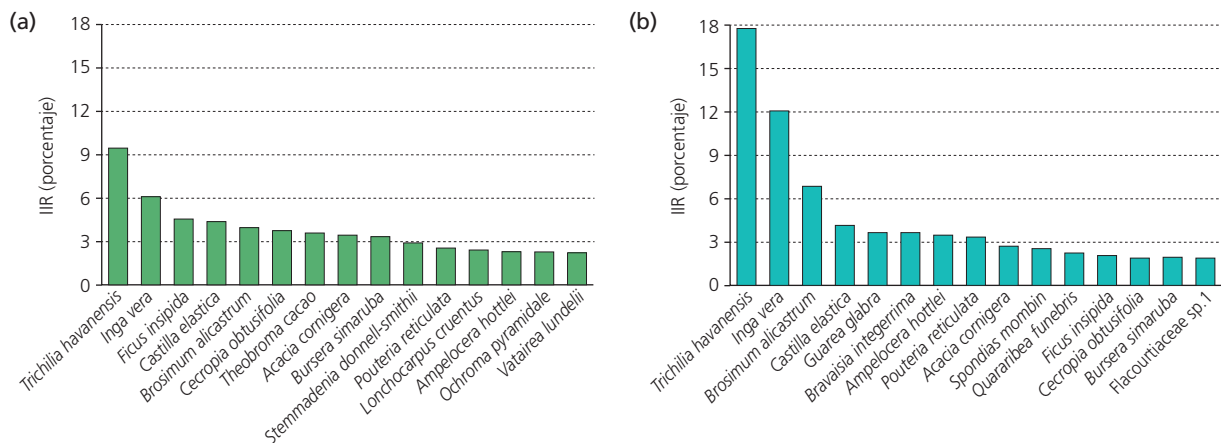


Figura 2.4.2 Especies arbóreas que acumulan 57 y 70%, respectivamente, del índice de importancia relativa (IIR) en riberas conservadas (a) y en regeneración secundaria (b) en un tramo del río Lacantún. FUENTE: Ruiz 2011.

primeras 15 fueron comunes a ambos de tipos de vegetación en el río Lacantún, lo cual es consistente con que la distinción entre ellos podría estar dada principalmente por diferencias en las abundancias relativas (y la dominancia) de las especies y no en la identidad de las mismas.

Arroyos

La densidad total resultó de 2 260 y 3 280 individuos por hectárea en la vegetación conservada y en regeneración, respectivamente. Las densidades relativas por especie fueron muy bajas en ambos tipos de vegetación para la mayor parte de las especies (Fig. 2.4.3). En la vegetación conservada sólo tres de ellas mostraron una densidad relativa media: *Ampelocera hottlei* (4%), *Croton schiedeana* (4%) y *Protium copal* (9%), mientras que en la ve-

getación en regeneración fueron cuatro: *Croton schiedeana* (9%), *Aegiphila monstrosa* (8%), *Cecropia peltata* (5%) y *Piper* sp. (4%).

Las frecuencias relativas tanto en la vegetación conservada como en regeneración fueron de bajas a muy bajas y no se destaca ninguna especie de frecuencia importante. Esto significa que la mayor parte de las especies están representadas únicamente por uno o dos individuos en cada unidad de muestro.

El área basal total en la vegetación conservada fue de 16.8 m², lo que se puede extrapolar a 56.1 m² por hectárea. La mayor parte de las especies mostró un valor muy bajo; sólo siete especies aportaron un área basal baja, y cinco de ellas media (Fig. 2.4.3a). La única especie con alto aporte relativo de área basal alta fue *Ficus* sp. (32%), a pesar de que sólo un individuo estuvo presente. Otras tres especies con un aporte importante fueron *Cojoba arborea* (18%), *Dialium guianense* (9%), *Brosimum alicastrum* (4%) y *Vochysia guatemalensis* (4%). Las especies con densidades relativas más altas (*Ampelocera hottlei*, *Croton schiedeana* y *Protium copal*) mostraron un bajo aporte de área basal.

En la vegetación en regeneración el área basal fue mucho menor que en la vegetación conservada: 4.1 m² totales, que equivalen a 13.7 m² por hectárea. La distribución de valores sin embargo resultó similar. La mayor parte de las especies mostraron valores muy bajos (Fig. 2.4.3b); 13 aportaron un área basal baja y ocho especies un valor medio: *Dialium guianense* (12%), *Albizia leucocalyx* (11%), *Inga vera* (9%), *Pterocarpus rohrii* (6%), *Lonchocarpus guatemalensis* (6%), *Cecropia peltata* (5%), *Croton schiedeana* (5%) y *Schizolobium parahyba* (5%).

Las primeras 15 especies contuvieron 50% del VIR de la comunidad de árboles y arbustos en ambos tipos de vegetación. Sin embargo, sólo cinco fueron especies comunes (Meli et al. 2013a), lo que sugiere que la composición es la principal diferencia entre estos tipos de vegetación. En la vegetación ribereña conservada las especies más importantes (VIR >4%) fueron *Ficus* sp., *Cojoba arborea*, *Dialium guianense* y *Protium copal* (Fig. 2.4.4a); 24 especies mostraron un VIR bajo (1 a 4%) y la mayor parte (71%) un valor

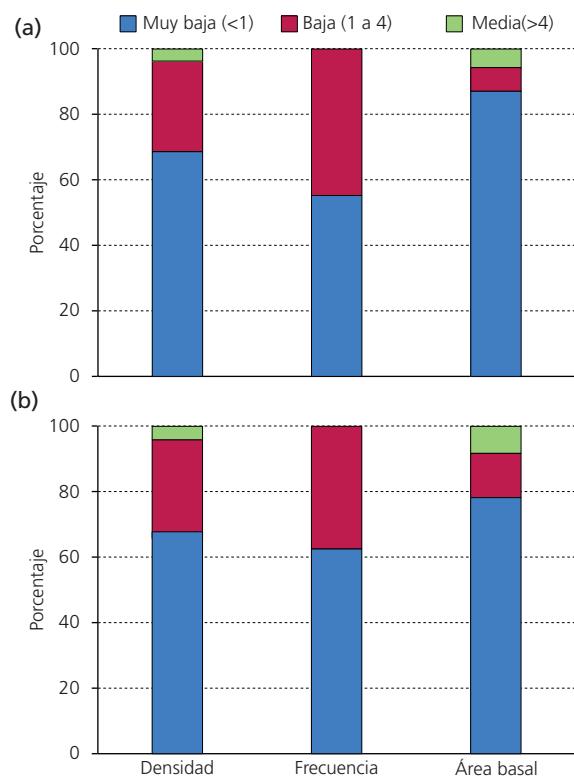


Figura 2.4.3 Estructura de la vegetación riparia conservada (a) y en regeneración secundaria (b) en arroyos de Marqués de Comillas.

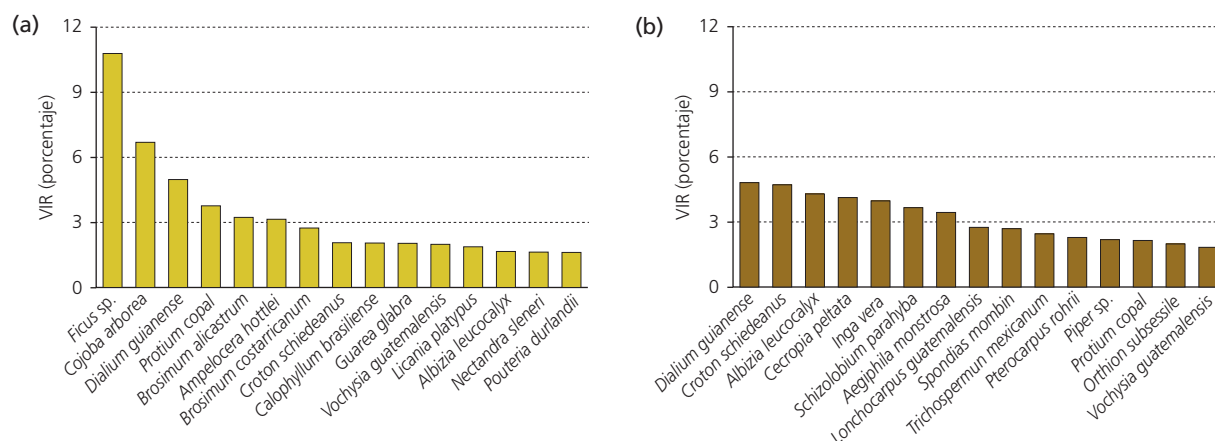


Figura 2.4.4 Especies arbóreas que acumulan 50% del valor de importancia relativa (VIR) en riberas conservadas (a) y en regeneración secundaria (b) en arroyos de Marqués de Comillas. FUENTE: Meli et al. 2014.

de VIR muy bajo ($< 1\%$). La importancia de las dos primeras especies reside en sus altos valores de aporte al área basal (pocos individuos pero de gran porte); en el caso de *Dialium guianense* es una especie relativamente abundante y con área basal media, mientras que *Protium copal*, aunque de bajo porte es una especie importante debido a su alta densidad.

En la vegetación secundaria las especies más importantes fueron *Dialium guianense* (5%), *Croton shiedeianus* (5%), *Albizia leucocalyx* (4%) y *Cecropia peltata* (4%) (Fig. 2.4.4b). Sin embargo, la distribución de valores de VIR fue similar a la vegetación conservada: 22 especies mostraron un VIR bajo (1 a 4%) y la mayor parte (72%) un valor muy bajo ($< 1\%$). La importancia de *Dialium guianense* y *Albizia leucocalyx* reside en su aporte al área basal (pocos individuos pero de gran porte). *Croton shiedeianus* y *Cecropia peltata* en cambio, son especies relativamente abundantes y con área basal baja.

2.4.5 ESTRATIFICACIÓN VERTICAL

Arroyos

En los arroyos la estratificación vertical resulta similar para la vegetación riparia conservada y la que se encuentra en regeneración secundaria, con

ausencia de un estrato superior y árboles emergentes, y un aumento relativo tanto en el número de individuos como en la riqueza a medida que disminuye la altura de los árboles (Fig. 2.4.5). Este patrón es prácticamente el mismo, aunque con valores diferentes.

Aunque la riqueza total resultó prácticamente la misma (97 y 96 especies en vegetación conservada y en regeneración, respectivamente), la riqueza para cada uno de los estratos verticales no lo es. La riqueza de especies en la vegetación conservada es superior en los dos estratos medios pero es similar en el estrato bajo. El número de individuos, en cambio, es superior en los tres estratos presentes. Esto sugiere que la riqueza potencial en ambos tipos de vegetación es similar (igual riqueza en estrato bajo), pero existen ciertos factores ambientales o biológicos que determinan una menor riqueza en los estratos superiores de la vegetación en regeneración.

En la vegetación conservada de los arroyos se registró un total de 665 individuos pertenecientes a 97 especies. En el estrato medio superior se registraron 21 individuos de 11 especies (Fig. 2.4.5a). El género *Brosimum* aporta 29% de ellos, seguido por *Dialium guianense* con 24%. Otras especies presentes son *Vochysia guatemalensis* y *Acacia usumacintensis*. En los estratos inferiores estas especies están presentes pero en menor densidad, lo que

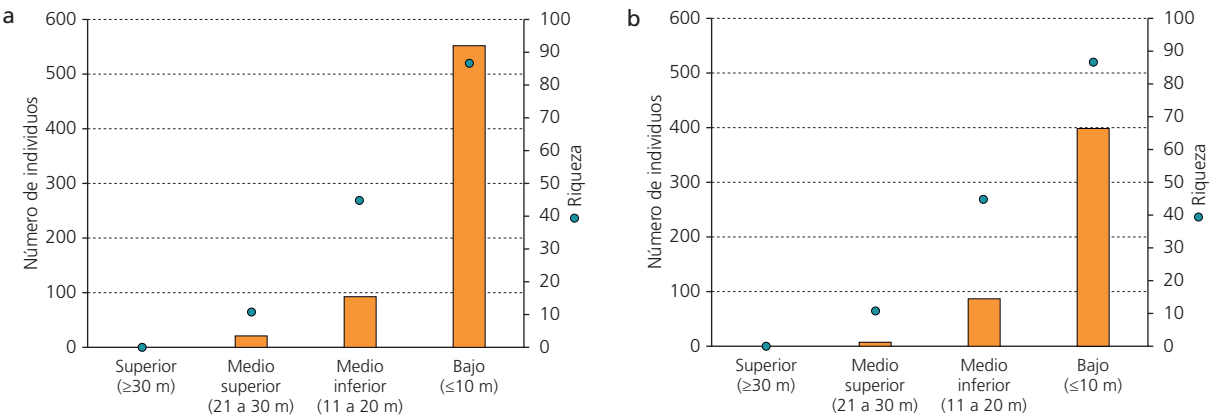


Figura 2.4.5 Número de individuos y riqueza de especies en cuatro estratos verticales en arroyos con vegetación ribereña conservada (a) y en regeneración secundaria (b) en Marqués de Comillas.



Arroyo Lagarto. FAZ

sugiere que su regeneración puede estar comprometida. Sólo seis especies (6%) están presentes en los tres estratos verticales. La mayor parte de las especies están presentes en los estratos bajo y medio inferior, mientras que el género *Ficus* es el único exclusivo del estrato medio superior.

En la vegetación en regeneración secundaria se registró un total de 492 individuos pertenecientes a 96 especies. En el estrato medio superior se registraron sólo siete individuos de seis especies, todas leguminosas excepto *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae) (Fig. 2.4.5b). El estrato medio inferior está representado por 86 individuos de 36 especies. Las más representativas son *Schizolobium parahyba* (18%), *Cecropia peltata* (10%) y *Croton schiedeianus* (9%), mientras que el resto está representada por sólo uno o dos individuos. El estrato bajo presenta la mayor riqueza de especies con baja representación en número de individuos (<5%): sólo *Aegiphila monstrosa* (11) y *Croton schiedeianus* (8%) superan el 5%, aunque también son notorias *Orthion subsessile* y el género *Piper*. Sólo cuatro especies (4%), *Vochysia guatemalensis*, *Inga vera*, *Dialium guianense* y *Lonchocarpus guatemalensis*, están presentes en los tres estratos verticales. En contraste, la mayor parte de las especies son exclusivas del estrato bajo.

2.4.6 REFLEXIONES FINALES

Los ecosistemas ribereños presentan características estructurales y funcionales que los hacen únicos. La geomorfología y diversidad de organismos de un sistema ribereño están intrínsecamente relacionadas con el agua como agente de disturbio. Por esta razón su manejo y conservación no puede ser considerado de forma aislada respecto a otros cuerpos de agua, sino que debe tener en cuenta que estos patrones son un aspecto fundamental de su funcionamiento.

Estos ecosistemas proveen importantes servicios a la sociedad humana. Almacenan agua y regulan su calidad, reducen la erosión, mitigan los efectos

de las inundaciones, recargan los acuíferos, proveen refugio y alimento para la fauna y una amplia gama de servicios culturales. Además, soportan una importante diversidad y conectan el territorio a varias escalas espaciales y temporales.

La mayor parte de la vegetación adyacente al río Lacantún y los arroyos es de tipo arbóreo o arbusivo; es indispensable protegerla y restaurarla para mantener sus funciones ecológicas y los servicios ecosistémicos que presta. La vegetación riparia conservada es claramente más rica y diversa que la que se encuentra en regeneración secundaria, y presenta un menor número de especies dominantes (mayor equitatividad).

A su vez, la vegetación riparia del Lacantún es más rica y diversa que la vegetación de los arroyos de menor orden, presenta una menor densidad de individuos y una composición de especies diferencial; las especies más abundantes e importantes en la ribera del Lacantún no son las mismas que en los arroyos. Estas diferencias son importantes a la hora de tomar decisiones de manejo y conservación. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que la densidad de individuos no es del todo comparable entre estos dos muestreos, dado que el criterio de inclusión de los individuos a medir fue diferente. En el río Lacantún los individuos fueron seleccionados por su altura, y en los arroyos por su diámetro.

En algunos transectos del Lacantún las densidades de las especies tuvieron valores altos, mientras que los valores de categoría diamétrica no lo fueron. Esto depende en parte de las alturas de los individuos, pues a menor altura los árboles tienden a tener áreas basales más pequeñas y aumenta la abundancia en un área determinada (Popma *et al.* 1988). En ambos tipos de vegetación las especies con mayor densidad, *Trichilia havanensis*, *Inga vera*, *Brosimum alicastrum* y *Castilla elástica*, presentaron la mayoría de sus individuos en la clases diamétricas más bajas. Esto coincide con los datos de van Breugel *et al.* (2006), quienes encontraron que las comunidades vegetales en los alrededores del ejido Boca de Chajul alcanzan grandes diámetros y áreas basales, pero disminuyen conforme avanza el pro-

ceso de sucesión. Los IIR más altos de las especies en la vegetación en regeneración estuvieron determinados tanto por valores altos de densidad como de área basal dependiendo de la especie, y también estuvieron mucho mejor distribuidos entre las especies que en la vegetación conservada.

En los arroyos, las especies más importantes son más variables entre los dos tipos de vegetación. En la vegetación conservada están presentes algunas especies típicas de selva madura, como *Dialium guianense*, *Cojoba arborea* y *Brosimum alicastrum*, mientras que en la vegetación secundaria las más importantes son especies típicamente pioneras, como *Croton schiedeana*, *Albizia leucocalyx* y *Cecropia peltata*. Las variaciones en la estructura también son más marcadas en los arroyos que en el río Lacantún; si bien la distribución de valores estructurales es similar (tendencia a valores bajos de frecuencia y densidad relativas), en la vegetación conservada existe una menor densidad de individuos de mayor tamaño, lo cual es típico de una selva conservada.

Considerar la estructura y la diversidad de estos ecosistemas resulta fundamental para la toma de decisiones en cuanto a actividades de conservación y restauración de la vegetación, ya que deberá considerarse que el número de especies es grande, y para lograr recuperar la selva el esfuerzo puede ser de gran magnitud. En el caso de riberas muy deterioradas son necesarias acciones como la implementación de obras de conservación de suelos y la introducción de una vegetación adecuada que promueva la estabilización de la margen. No obstante, más allá de las estrategias y técnicas de restauración concretas implementadas, siempre será imprescindible eliminar los factores que provocan la degradación de éstos.

Las riberas pueden ser incorporadas en las iniciativas agrosilvopastoriles y en los planes de manejo de los ecosistemas acuáticos, ya que son sistemas interdependientes. Muchas iniciativas de uso sustentable de recursos hídricos o ictícolas ignoran la necesidad de las riberas como sistemas indispensables para la provisión de estos mismos recursos.

REFERENCIAS

- Corenblit, D., J. Steiger, A.M. Gurnell, E. Tabacchi y L. Roques, 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors, *Earth Surface Process & Landforms* 34: 1790-1810.
- Francis, R., 2006. Allogenic and autogenic influences upon riparian vegetation dynamics, *Area* 38: 453-464.
- Gardali, T., A.L. Holmes, S.L. Small, N. Nur, G.R. Geupel y G.H. Golet, 2006. Abundance patterns of landbirds in restored and remnant riparian forests on the Sacramento River, California, U.S.A., *Restoration Ecology* 14: 391-403.
- Gregory S., V.F.J. Swanson, W.A. McKee, K.W. Cummings, 1991. An ecosystem perspective of riparian zones, *BioScience* 41: 540-551.
- Malanson, G.P., 1993. *Riparian landscapes*, Cambridge Studies in Ecology Series, Cambridge, Cambridge University Press.
- Maridet, L., J.G. Wasson, M. Philippe, C. Andros y R.J. Naiman, 1998. Riparian and morphological controls in structuring the macroinvertebrate stream community. *Archiv für Hydrobiologie* 144: 61-85.
- Meleason, M.A. y J.M. Quinn, 2004. Influence of riparian buffer width on air temperature at Whangapoua Forest, Coromandel Peninsula, New Zealand, *Forest Ecology and Management* 191: 365-371.
- Meli, P., M. Martínez-Ramos y J.M. Rey-Benayas, 2013a. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico, *Restoration Ecology* 21: 163-165.
- Meli, P., J.M. Rey Benayas, J. Carabias, L. Ruiz y M. Martínez-Ramos, 2013b. Restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México, en P. Laterra, A. Lara, R. Manson, G. Barrantes (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos: estudios de caso en América Latina y el Caribe*, Valdivia, Red ProAgua CYTED, pp. 39-58.
- Meli, P., M. Martínez-Ramos, J.M. Rey-Benayas y J. Carabias, 2014. Combining ecological, social, and technical criteria to select species for forest restoration, *Applied Vegetation Science* 17: 744-753.
- Naiman, R.J., y H. Décamps, 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones, *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 621-658.

- Naiman, R.J., H. Décamps y M. Pollock, 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity, *Ecological Applications* 3: 209-212.
- Naiman, R.J., H. Décamps y M.E. McClain, 2005. *Riparia. Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*, Londres, Elsevier Academic Press.
- NRC (National Research Council), 2002. *Riparian Areas*, Washington, National Academy Press, <www.nrcs.usda.gov/technical/streams.html>.
- Opperman, J.J., y A.M. Merenlender, 2004. The effectiveness of riparian restoration for improving instream fish habitat in four hardwood-dominated California streams, *North American Journal of Fisheries Management* 24: 822-834.
- Popma, J., F. Bongers y J. Meave, 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico, *Vegetatio* 74: 81-91.
- Ruiz, L., 2011. Herramientas legales para la conservación y restauración de la vegetación ribereña: un estudio de caso en la Selva Lacandona. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sabo, J.L., R. Sponseller, M. Dixon, K. Gade, T. Harms, J. Hefernan, A. Jani, G. Katz, C. Soykan, J. Watts y J. Welter, 2005. Riparian zones increase regional species diversity by harboring different, not more species, *Ecology* 86: 56-62.
- van Breugel, M., M. Martínez Ramos y F. Bongers, Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests, *Journal of Tropical Ecology* 22: 663-674.



Arroyo Lagarto. FAZ



2.5 LA ECOLOGÍA VEGETAL DEL DOSEL TROPICAL: FACTORES AMBIENTALES, ORGANISMOS Y PROCESOS

Ricardo Frías

2.5.1 INTRODUCCIÓN

El dosel se define como el estrato superior de un bosque o ecosistema con plantas leñosas, que consta de hojas, ramas de árboles y arbustos o ambos. Hasta hace muy pocos años, el conocimiento sobre el dosel se limitaba a observaciones realizadas desde el nivel del suelo. En estas observaciones, las herramientas acostumbradas eran binoculares o sierras que hacían caer el dosel al suelo. Es de esa forma como se comienza a conocer la complejidad biológica que este estrato ofrecía para futuras investigaciones.

No deja de ser interesante que, desde el punto de vista histórico, muchas de las ideas en ecología de bosques fueran generadas en sitios templados, mientras que la gran mayoría de los trabajos sobre el dosel han sido llevados a cabo en selvas tropicales. Probablemente parte de la razón que ha promovido esta tendencia sea la fragilidad y riesgo de conservación en el que actualmente se encuentran este tipo de sistemas biológicos. Además, las selvas tropicales son probablemente los sistemas biológicos más complejos desde el punto de vista ecológico y estructural. Son los ambientes terrestres con mayor productividad primaria lo que permite dar soporte a la mayor diversidad biológica del planeta.

Las estimaciones sobre el número de especies que pueden vivir en las selvas tropicales son muy variables, aunque todas excepcionalmente altas. En general se acepta que en el mundo se han descrito aproximadamente 1.8 millones de especies de organismos, de los cuales más de la mitad han sido encontrados en los trópicos (Stork 1988). A

manera de ejemplo que resalta esta importancia, se estima que más de 90% de las especies de artrópodos aún por describir se encuentran en las selvas tropicales (Erwin 1982). Este mismo autor calcula que 95% de las especies del planeta son artrópodos (principalmente insectos, arañas y ácaros) que habitan en la copa de los árboles de las selvas tropicales. Por otro lado, Gentry y Dodson (1987) encontraron en una selva húmeda que 63% de los individuos y 35% de las especies de plantas eran epífitas que solo podían ser encontradas en el dosel.

De todos los ambientes que componen las selvas tropicales, el dosel es con seguridad el menos explorado, y puede poseer los niveles más elevados de diversidad biológica en estos bosques. Una explicación de esta carencia de información puede ser la obvia dificultad para acceder a este ambiente. Algunas selvas tropicales poseen árboles que pueden llegar a alcanzar los 50 m de altura. Las copas de estos se sobreponen repetidamente y se encuentran conectadas por lianas y bejucos. Un solo individuo de *Entada monostachya*, un bejuco frecuente en las selvas, conectaba 64 copas de árboles en Barro Colorado, Panamá (Putz 1988), demostrando el nivel de complejidad que el dosel puede llegar a alcanzar en los sistemas tropicales.

El interés por la exploración de este ambiente ha motivado la colaboración entre profesionales de distintas disciplinas técnicas y diseñadores de equipo para facilitar a los investigadores interesados el acceso, al menos en parte, a las ramas altas de los árboles. Fruto de estas colaboraciones son una amplia gama de opciones metodológicas para

el ingreso al dosel, que van del uso de cuerdas sencillas de escalada para subir con muy limitado rango de acción, hasta el acondicionamiento de grúas de construcción muy costosas que permiten al investigador posicionarse en prácticamente cualquier parte de la copa del árbol o, más recientemente, por el análisis indirecto de este estrato, por medio de imágenes satelitales o por la tecnología LIDAR (Light Detection and Ranging o Laser Imaging Detection and Ranging).

Actualmente existen en el mundo aproximadamente 60 sitios en los cuales se realiza investigación en el dosel. Estos sitios están localizados en sistemas tropicales, templados, secos y alpinos de 22 países (Lowman y Wittman 1996). Las herramientas confeccionadas, muchas de ellas ingeniosas y sofisticadas, han surgido de la inquietud por explorar lo que para algunos científicos es la última frontera de la biología (Erwin 1983).

La evidente complejidad del dosel hace necesario pensar en algún tipo de clasificación de los estudios a realizar en este ambiente. Una primera propuesta (Lowman y Moffett 1993), es considerar tres categorías generales de investigación en el dosel basadas en los requerimientos logísticos y de diseño experimental diferentes para cada categoría:

- Estudios de organismos sésiles (plantas, lianas, epífitas y hemiepífitas)
- Estudios de organismos móviles (animales en general)
- Estudios de procesos en el dosel (fotosíntesis, herbivoría y ciclos de nutrientes, por ejemplo).

Es evidente que este tipo de caracterización es producto de la experiencia práctica; el estudio de los procesos ecológicos es el componente más complejo de los estudios en el dosel y que puede incluir en sus procedimientos a los dos agrupamientos previos. Posteriormente, uno de estos dos autores (Lowman) complementa la aproximación al estudio de los procesos en el dosel incorporando la interfase atmósfera-dosel como una de las líneas de estudio que en algún tiempo valdría la pena explorar (Lowman y Wittman 1996). La investigación a este nivel ha avanzado de forma importante en virtud

de los adelantos tecnológicos que permiten evaluar, cuantificar y comparar diferentes aspectos de esta interfase (González *et al.* 2010). De igual forma, las metodologías de muestreo en el dosel se han ido modificando pasando de simples colectas limitadas por la accesibilidad al estrato, a protocolos de muestreo rigurosos y sistemáticos. Diversos grupos de investigación e instituciones se han sumado a la exploración del dosel arbóreo en tiempos recientes. Esta área de estudio, cuyas líneas son cada vez más diversas y formales, ha permitido que sea considerado como un campo emergente del trabajo científico (Nadkarni *et al.* 2011).

Es así como se ha fortalecido el estudio del dosel como un área de la ecología que poco a poco va atrayendo mas adeptos (consultar por ejemplo la página de International Canopy Network <www.evergreen.edu/ican>).

De los 22 países que poseen sitios para el estudio del dosel, es Estados Unidos el de mayor número (19), seguido de Australia con seis, Japón con cuatro y Panamá, Costa Rica y Malasia con tres cada uno. Aunque México tiene una importante tradición en el estudio de las selvas húmedas, no

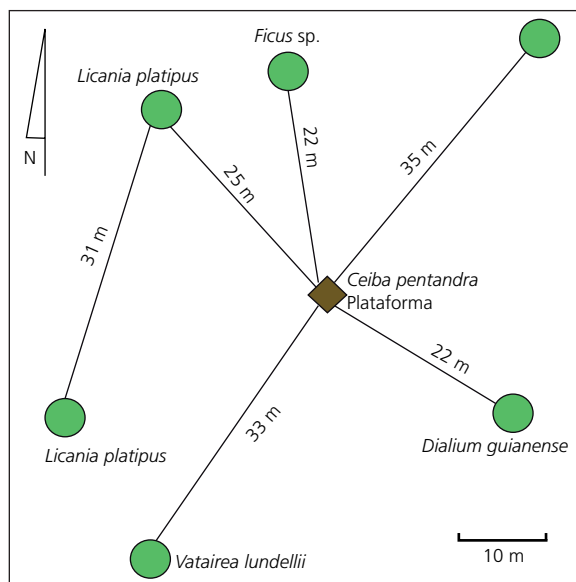


Figura 2.5.1 Esquema de la plataforma de la Estación Chajul.

ha contado con instalaciones para la exploración de su dosel y las interacciones que en éste se llevan a cabo. Ante esta carencia, y considerando el estudio del dosel como un área prometedora dentro de la investigación de los sistemas naturales mexicanos, durante el último trimestre de 1998 se inició la construcción de un sistema de exploración y estudios en el dosel que se integrara como parte de la infraestructura para investigación de la Estación Chajul en la Selva Lacandona. Dicho sistema de estudio fue, hasta donde conocemos, el primero que se estableció en el país. La construcción de este sistema quedó concluida en el primer trimestre de 1999.

El sistema se construyó en la selva que rodea la Estación Chajul, aproximadamente a 500 m de ésta, siguiendo la vereda que lleva a las ruinas de El Zapote. La vegetación que se encuentra en esta zona posee una marcada estructura arbórea de sel-

va madura, compuesta por árboles de hasta 50 m de altura (capítulo 2.3). El sistema permitió el acceso a un total de 285 individuos de más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) y de árboles trepadores o bejucos (252 árboles y 33 bejucos leñosos).

El sistema constó de una plataforma de observación de 16 m² ubicada a 30 metros sobre el nivel del piso de la selva, a la que se sube mediante un sistema de cuerdas de ascenso. De la plataforma parten seis corredores aéreos con una longitud total de 168 m, con una altura que va de 20 a 35 metros sobre el suelo de la selva, para el desplazamiento de los investigadores mediante el uso de un sistema especial de poleas. Las direcciones en las que parten los diferentes corredores aéreos dependieron estrictamente de la ubicación de árboles que pudieran ser utilizados como soporte para los sistemas (Fig. 2.5.1). Cada sistema consta de



Muestreos en el dosel de la selva.

dos cuerdas estáticas de escalada de alta resistencia y duración. El sistema de poleas corre sobre una de ellas que se encuentra tensa, utilizando la otra, más holgada, como sistema de seguridad. El observador va unido al sistema de poleas mediante un arnés que permite completa libertad de manos y movimientos de ascenso y descenso a cualquier parte del dosel por debajo y en las inmediaciones de los corredores. A estos últimos se accede desde la plataforma.

La plataforma es una construcción de madera de 4 × 4 m, diseñada especialmente para el sitio. Como árbol base se tomó una ceiba emergente de 45 metros de altura y con un diámetro por encima de los contrafuertes de 2.5 m. La plataforma se construyó usando diferentes tipos de madera de acuerdo con sus características y tomando en cuenta el tipo de estructura en la que iba a ser usada. La estructura de soporte fija al árbol se construyó de guapaque (*Dialium guianense*). Las partes de soporte fijas a la estructura se hicieron de guayacán (*Tabebuia guayacan*), y la duela de maderas tropicales comunes. Esta duela se tiene que cambiar con regularidad.

En la construcción del sistema participaron personal de la Estación Chajul y los responsables del proyecto. Se contó con la asesoría y seguimiento de personal técnico experto en construcción de estructuras de madera del Instituto de Ecología, A.C. y del equipo de montañismo y espeleología de la UNAM. El apoyo por parte del personal de la Estación fue muy importante sobre todo en las labores de transportación y ascenso de los materiales a las partes del dosel donde se llevó a cabo la construcción.

El objetivo del sistema para estudios en el dosel ubicado en la Estación Chajul fue el de permitir el acceso a esta parte de la selva a los investigadores interesados en su estudio. El proyecto fue financiado con el patrocinio de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), mediante el apoyo al proyecto R078 "Interacciones en el dosel de la selva húmeda tropical e implementación de un sistema de estudio en este ambiente" otorgado a Rogelio Macías y Ricardo

Frías, así como con el presupuesto operativo de la Estación Chajul.

2.5.2 GRUPOS DE ORGANISMOS Y PROCESOS

La copa de los árboles impone restricciones para su colonización por otro tipo de organismos. Entre estas restricciones se encuentran cambios en las concentraciones de temperatura, humedad y CO₂ en el dosel de la selva con respecto al suelo del bosque.

Las condiciones lumínicas que se establecen a través de la cubierta vegetal de una selva tropical limita el crecimiento a aquellas plantas que viven en los estratos más bajos (Fig. 2.5.2). En una selva tropical con árboles de 50 metros de altura solo 3.2% de la radiación lumínica proveniente del sol llega al suelo, y 60% es absorbida en los primeros 5 metros de la capa superior del dosel (Richards 1996). La necesidad de alcanzar estratos más altos donde sea más accesible la luz puede ser una ventaja para aquellas plantas que adopten la forma de vida epífita.

De los organismos sésiles que componen el dosel, los árboles representan el principal grupo y forman el mayor sustrato para el establecimiento de otros organismos tanto sésiles como móviles. Uno

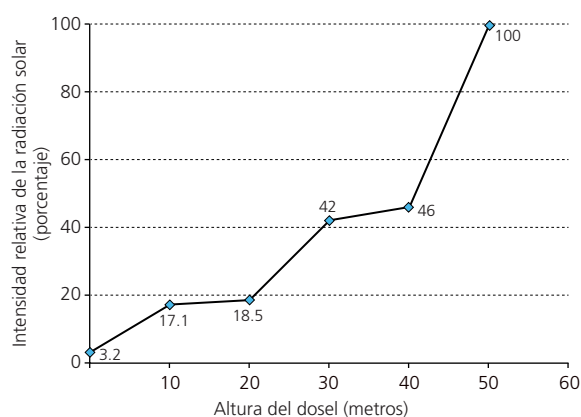


Figura 2.5.2 Perfil vertical de la radiación solar (como porcentaje del que incide directamente sobre el dosel) de un sitio de selva tropical en Malasia.

FUENTE: Modificado de Richards 1996.

de los primeros temas de estudio abordados en relación con los árboles como componentes del dosel fue su forma de crecimiento (Halle 1995). La arquitectura de los árboles en las selvas tropicales es muy compleja. Esta arquitectura tiene tal importancia que, además de definir la topografía superior del dosel, puede llegar a afectar la llegada de insectos que se mueven usando las corrientes de aire. La presencia de estos insectos regula las poblaciones de reptiles que los usan como alimento y que habitan en los árboles (Dial y Roughgarden 1995). Estudios realizados en el dosel de la Estación Chajul muestran que los depredadores (aves y reptiles principalmente), son más exitosos atrapando larvas de orugas —sus principales presas— en la copa de los árboles que el mismo gremio de depredadores en el sotobosque.

La arquitectura favorece condiciones microclimáticas contrastantes con otra parte más baja de la selva. Además de la luz, otro factor importante es la humedad. El estrés hídrico impone serias restricciones a la sobrevivencia y crecimiento en general de las plantas. Las condiciones de humedad presentes en el dosel cambian con respecto a la altura y la hora del día (que se relaciona directamente con la temperatura). En general, la humedad al nivel del suelo puede ser cercana a la saturación (por encima de 95%), mientras que en el dosel puede ser de 50 a 40% (Parker 1995). Además de la humedad ambiental, las raíces de las epífitas no tienen acceso directo a agua, presentándose condiciones similares de sequía a las que se encuentran en ambientes xéricos como los desiertos. No es de extrañar entonces, que muchas de las epífitas que se observan en las selvas tropicales tengan estrechas relaciones filogenéticas con representantes en sistemas secos como algunos desiertos. Estas semejanzas se identifican claramente tanto en morfología como en fisiología. Otro recurso importante para el exitoso desempeño vegetal es el CO_2 . Es de interés observar que en bosques tropicales la concentración de CO_2 a nivel del suelo es de 1 000 ppm como producto de la respiración de los organismos que ahí habitan. Un metro por encima del suelo, la

concentración de este recurso cambia a poco más de 500 ppm, valor que prácticamente no cambia a mayores alturas. Las plantas en estratos superiores fotosintetizan a concentraciones de 150 a 200 ppm de CO_2 (Medina *et al.* 1986), motivo por el cual probablemente no existe limitación en las tasas fotosintéticas como consecuencia de una disminución en las concentraciones de este recurso a causa de la altura.

La combinación de estos tres factores restringe el hábito epífita, y en particular en las selvas tropicales. La colonización de este tipo de ambientes por plantas diferentes a los árboles que componen el dosel, representa un paso evolutivo espectacular que involucra adaptaciones fisiológicas y morfológicas por parte de las plantas colonizadoras, además de la diversidad de interacciones biológicas que conlleva la aparición de esta forma de vida. Una de las adaptaciones fisiológicas más importantes es la implementación de fotosíntesis CAM en una considerable mayoría de epífitas entre las que destacan bromelias, cactáceas y orquídeas. Este tipo de fotosíntesis es típica de plantas desérticas.

A la fecha han sido descritas más de 23 000 especies de epífitas que constituyen aproximadamente 10% de las especies de plantas vasculares conocidas. Estas especies representan 876 géneros y 84 familias (Benzing 1990), información que nos permite suponer que el epifitismo ha sido una forma de vida que ha surgido en repetidas ocasiones en el reino vegetal. La biomasa generada por estas especies en sitios como las selvas tropicales puede llegar a ser de 50% del material foliar arbóreo, pudiendo ser mayor en algunos bosques de niebla en los trópicos, sitios de donde probablemente divergieron estas formas de vida (Lüttge 1989). Sin ser necesariamente parásitas, en algunos casos la colonización es muy intensa. Cuando esto ocurre, las epífitas pueden afectar negativamente a sus hospederos, compitiendo por luz o imponiendo agobio físico y mecánico. En algunos casos, el incremento de peso soportado por los hospederos puede aumentar sustancialmente debido al agua que se acumula en estructuras como las brácteas

de las bromelias. Estas cisternas en el dosel de las selvas constituyen un ambiente único y complejo para el establecimiento de una serie de interacciones de organismos que habitan por encima del suelo del bosque.

Desde este punto de vista, el epifitismo ha sido definido como un parasitismo por espacio (Lüttge 1989). La distribución espacial de epífitas también denota una clara especialización a diferentes condiciones existentes (Fig. 2.5.3). La presencia de estas plantas genera condiciones que alteran directamente los valores de diversidad en el dosel de un bosque. Resulta interesante analizar, al nivel de los diferentes grupos de organismos, la incidencia de interacciones que se generan entre estas plantas y sus visitantes. A pesar de la dificultad de monitorear la actividad de muchos vertebrados y su relación con las epífitas, existe al menos un trabajo que analiza en detalle el uso y explotación de epífitas por aves. Nadkarni y Matelson (1989) observaron paseriformes y colibríes que forrajearon sobre epí-

fitas en una selva tropical en Costa Rica. En este estudio quedó de manifiesto el valor que las epífitas tienen como alimento; 33 de las 56 especies de aves observadas forrajearon sobre epífitas, ocho de las cuales invirtieron más de 40% del tiempo de forrajeo en este tipo de plantas.

Un reflejo de que los procesos biológicos son determinantes de la complejidad ecológica del dosel al estar favoreciendo la diferenciación de interacciones y de especies en el dosel, es la estratificación de polinizadores. En Finca la Selva, Costa Rica, Donald Perry (1985) encontró una clara estratificación vertical en cuatro especies de abejas. *Euglossa hemichlora* y *Eulaema polychroma* fueron dos especies asociadas a estratos bajos del dosel y del sotobosque; *Centris fusciventris* sólo se encontró en las partes más altas del dosel, mientras que *Epicharis albofasciata* estuvo presente en las capas intermedias del dosel. Este tipo de distribución, sugiere el autor, incrementa la diversidad de las especies que habitan en las copas de los árboles al evitar el intercambio polínico, aislando así el acervo genético de los grupos y forzando el desarrollo de nuevas especies, lo que recuerda el efecto de las barreras geográficas. Los síndromes de polinización de árboles componentes del dosel y de bromelias epífitas involucran mamíferos, aves e insectos, interacciones que aumentan el grado de interés en la biología reproductiva de estas plantas.

Además de la polinización, existen otros procesos que definen la complejidad que presenta el dosel de las selvas tropicales. Uno de estos procesos que ha sido estudiado intensamente en diferentes tipos de ambientes y con distintos modelos biológicos es la herbivoría: el daño foliar infligido a una planta por insectos, mamíferos y patógenos (Coley y Barone 1996). Los resultados obtenidos en estas investigaciones han permitido la formulación de diversas teorías y modelos ecológicos (Crawley 1983; Coley y Barone 1996).

La herbivoría es particularmente importante en los trópicos ya que son los mayores reservorios de biota del planeta y contienen la mayor diversidad

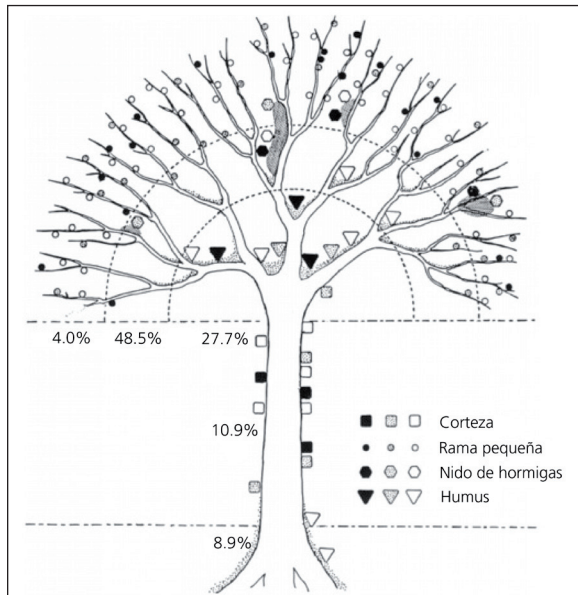


Figura 2.5.3 Especialización en el uso del recurso lumínico por parte de una familia de epífitas (Bromeliaceae) en un bosque tropical. Otra característica es la formación de microambientes producto de la captación de humus. FUENTE: Benzing 1995.

de plantas e insectos que son los principales protagonistas de este tipo de interacción. En la isla de Barro Colorado en Panamá, se estimó que 72% del consumo foliar anual es realizado por insectos, a pesar de que la biomasa de herbívoros vertebrados es del doble de los insectos que consumen follaje. Al parecer, una limitante que hace poco frecuente el consumo de material vegetal por parte de los vertebrados es el acceso al dosel (Bodmer 1989), que es el estrato con mayor abundancia de alimento en una selva tropical. Este hecho contrasta con ambientes como las sabanas en las que los vertebrados se alimentan sin esta restricción. En estos sitios, la biomasa de vertebrados herbívoros por unidad de área es aproximadamente 20 veces mayor que en las selvas tropicales (Karanth y Sunquist 1992). No obstante, se ha observado que los vertebrados arborícolas pueden llegar a ser importantes depredadores de semillas, impacto que puede llegar a tener un efecto decisivo en la reproducción de algunas especies de plantas (Gathua 2000) así como en la estructura del bosque. Otro aspecto que resalta la importancia de los insectos es el cálculo de que 95% de éstos se alimentan de una sola especie de planta (Leight 1997). Este hecho habla de procesos de especialización muy complejos entre los herbívoros y sus hospederos que podrían estar ocurriendo en la copa de los árboles.

Salvo algunas excepciones (Paige y Whitham 1987; Cargill y Jefferies 1984; Whitham *et al.* 1991), se considera que la herbivoría tiene un impacto negativo sobre las plantas. Cuando esta interacción ocurre representa una pérdida de material vegetal o una disminución en la eficiencia con la que el tejido atacado contribuye fotosintéticamente. Este proceso se ha documentado ampliamente en plántulas o brinzales de árboles componentes del dosel (Coley y Barone 1996) pero su importancia en el estrato arbóreo ha sido poco investigado. No obstante, los pocos estudios en este nivel de la selva han detectado que parece existir una tendencia a que los niveles de herbivoría en el dosel de varias selvas tropicales sean menores que en el

sotobosque (Lowman 1985; Barone 1994; Gilbert 1995; Wright y Samaniego 1994). Puede ser relevante estudiar este fenómeno, ya que la mayor cantidad de follaje en un bosque se encuentra en el dosel, y un porcentaje importante de los herbívoros (principalmente insectos) habitan en las copas de los árboles (Erwin 1995). Explorar las posibles causas de este patrón puede representar una primera aproximación al estudio de las interacciones en este estrato. En principio se puede pensar en al menos tres posibles explicaciones de este patrón: 1) existen diferencias o cambios en la defensa de las plantas, o en el valor nutricional de las mismas para los herbívoros, de manera que el follaje del dosel es más resistente o de menor calidad que el del sotobosque; 2) los niveles de daño son menores en el dosel, dado que las condiciones microclimáticas presentes en el mismo son menos apropiadas y afectan más a los herbívoros que en el sotobosque; 3) los enemigos naturales de los herbívoros (depredadores y parasitoides), tienen una mayor actividad e impacto en el dosel. Estas hipó-



Figura 2.5.4 Daño por herbívoros acumulado en hojas de dos especies al inicio de la medición y 30 días después.

tesis han sido puestas a prueba en el sistema de estudios en el dosel de la Estación Chajul.

Para esto, medimos el daño por herbívoros en hojas de varios individuos de seis especies vegetales (*Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Guarea excelsa*, *Licania platypus* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*). Se marcaron hojas desde su aparición en la yema apical (punta de rama) al azar, cuando se encontraban sin daño alguno. Se tomaron imágenes digitales de estas hojas a intervalos de tiempo regulares. Se hicieron posteriormente las comparaciones del daño acumulado en hojas tanto del dosel como del sotobosque (Fig. 2.5.4). Las imágenes de las hojas a lo largo del tiempo fueron analizadas con un programa de computadora que medía los niveles de herbivoría en cada ocasión. Así, pudimos saber cómo se acumuló el daño a lo largo del desarrollo de las hojas en cada uno de los estratos. Los resultados encontrados mostraron varias cosas:

- El porcentaje mayor de daño en ambos ambientes se presenta aproximadamente durante los primeros tres meses de vida de las hojas.
- Los principales herbívoros que causan el daño tanto en el dosel como en el sotobosque son insectos.
- Los mayores niveles de daño que se detectaron en las seis especies fueron en las hojas de los individuos del sotobosque.

Estos resultados son consistentes con la información existente para otros sitios. Esto es, que los niveles de herbivoría en una selva tropical, en este

caso, la Selva Lacandona, son mayores en el sotobosque que en el dosel de la misma.

La búsqueda de las causas de esta tendencia son, desde el punto de vista ecológico y evolutivo, un fascinante desafío.

El patrón de daño descrito para las selvas tropicales no parece ser el mismo en bosques templados. En estos últimos se presentan diferencias en la calidad nutricional de las hojas de los diferentes estratos además de poseer densidades similares de herbívoros (Le Corff y Marquis 1999). Este tipo de datos contrastan significativamente con lo encontrado en las selvas tropicales. Los niveles de herbivoría en las selvas son considerablemente mayores que en otros bosques (Landsberg y Ohmart 1989). Analizando los datos de varios trabajos en los dos principales biomas tropicales (bosque tropical húmedo y bosque templado), Coley y Barone (1996) encontraron que las tasas de herbivoría en las selvas húmedas son mayores que en las selvas secas, que a su vez son mayores que en los bosques templados (cuadro 2.5.1). Además, los mayores niveles de daño en hojas ocurren cuando éstas se encuentran en expansión (*i.e.*, hojas jóvenes), en contraste con lo que ocurre con las hojas de los bosques templados (cuadro 2.5.1).

Medir la cantidad de daño por herbívoros en la Lacandona ha permitido profundizar en el conocimiento que teníamos sobre los niveles de defoliación reales a los que puede estar sometida una selva tropical.

Cuadro 2.5.1 Comparación de tasas de herbivoría en bosques templados y tropicales

	Prop. anual		Hojas maduras		Hojas jóvenes		Jóvenes/total	
	%	N	%/d	n	%/d	n	%	n
Templados	7.1	13					27	
Selva tropical húmeda								
Tolerantes	11.1	21	0.03	10	0.71	10	68.3	31
Heliófitas	48.0	4	0.18	37	0.65	37	47.3	30
Selvas tropicales secas	14.2	4	0.07	78	0.15	61	28.7	62

NOTA: **Prop. anual** es el porcentaje promedio por año, y **N** indica el número de estudios (cada estudio incluye muchas especies). Las tasas de herbivoría diarias se presentan para hojas jóvenes y maduras (**%/d**). **Jóvenes/total** indica el porcentaje del tiempo de vida en el cual ocurrió el daño mientras las hojas se encontraban expandiéndose; **n** indica el número de especies. Los datos de **Jóvenes/total** para la zona templada es el promedio para un bosque entero (modificado de Coley y Barone 1996).

2.5.3 LA INCESANTE CARRERA ENTRE PLANTAS Y HERBÍVOROS

Se ha propuesto que las modificaciones fenológicas son una forma de escapar temporalmente de los herbívoros (Aide y Londoño 1989; Aide 1992; Aide 1993; van Schaik, Terborgh y Wright 1993), así como el retraso en el reverdecimiento que hace menos atractiva a la hoja nueva mientras alcanza una mayor dureza (Kursar y Coley 1992), entre muchos otros tipos de defensa. La interpretación evolutiva de los efectos en los diferentes gremios de herbívoros sobre los que actúan estas defensas han sido ampliamente descritas (Olf et al. 1999). A su vez, los herbívoros han desarrollado estrategias adaptativas que les permiten acceder a los recursos vegetales defendidos. El enrollamiento de las hojas disminuye la incidencia de luz, lo que a su vez provoca una significativa disminución en la alocación de defensas químicas y el endurecimiento de las hojas (Sagers 1992). Por otra parte la producción de oxidasas de función múltiple (Brattsten 1979) en el tracto digestivo de algunos vertebrados actúa sobre diferentes metabolitos secundarios tóxicos. Estos son sólo un par de ejemplos de mecanismos que les permiten a los herbívoros aventajar a las defensas vegetales.

La calidad del follaje

Las diferencias en niveles de daño encontradas entre dosel y sotobosque podrían tener sustento en mecanismos defensivos diferenciales entre plantas de estos dos ambientes. La defensa química por metabolitos secundarios podría ser la fuerza de selección principal que explicara estas diferencias, así como la evolución de las características alimentarias de los herbívoros (Schultz 1988; Jaenike 1990). Si esto fuera cierto, lo que se esperaría encontrar entre plantas de estos dos ambientes serían claras diferencias en los componentes químicos defensivos o algunas características asociadas a la calidad nutricional de la hoja. Se ha

reportado que las hojas expuestas al sol (como las presentes en el dosel) son más pequeñas, más duras y contienen una mayor concentración de fenoles que las hojas sombreadas, comunes en el sotobosque (Lowman 1985).

En este sentido, se han detectado algunas características en las hojas que están asociadas al tipo de ambiente en el que están creciendo (como dureza, contenido de fenoles, concentración proteica y de fibras). Estas diferencias explican hasta 70% de la variación en los niveles de herbivoría en diferentes especies de una selva en Panamá (Coley 1983). Otro estudio demostró que las hojas sombreadas de cinco especies de una selva tropical en Australia mostraron significativamente más daño que aquellas que se encontraban expuestas al sol en el dosel (Lowman 1992). Este tipo de efecto podría ser explicado desde la perspectiva de que las hojas expuestas al sol podrían disponer de mayor cantidad de recursos para la generación de defensas, en comparación con las hojas sombreadas (Coley et al. 1985).

En el caso de la Selva Lacandona, estudios de palatabilidad llevados a cabo de manera controlada entre hojas de varias especies que crecen en el sotobosque y en el dosel, han mostrado claras diferencias en la aceptación de herbívoros generalistas. En este caso se utilizaron orugas del género *Spodoptera*. A estos organismos les ofrecimos fragmentos de un tamaño igual de hojas de cada una de las seis especies usadas para evaluar la herbivoría en el campo. La oruga de *Spodoptera* tenía acceso libre a cada fragmento de tal manera que pudiera aceptar o rechazar, después de probarlos, los fragmentos de hojas de dosel o sotobosque. Los resultados mostraron que las hojas que crecen en el sotobosque son más aceptadas y consumidas que las hojas de la misma especie que se encuentran en el dosel. Esto es consistente con los datos encontrados en otras selvas y acorde con las ideas arriba descritas. La razón por la cual se presentan estas diferencias en aceptación y consumo pueden estar relacionadas con la calidad del follaje o por las diferencias en el nivel de defensa.

*Los herbívoros se pueden ver afectados
por el ambiente físico*

Por otra parte, las características ambientales contrastantes entre los ambientes del dosel y el sotobosque podrían tener alguna influencia en los niveles de daño. Algunos trabajos desarrollados en sistemas tropicales han arrojado información relevante sobre la importancia de los insectos como los principales herbívoros en estos ecosistemas. De la Cruz y Dirzo (1997) analizaron los niveles y tipos de daño en 52 especies de la selva de Los Tuxtlas, encontrando que los insectos son los consumidores de aproximadamente 10% del follaje estudiado. Otros estudios han puesto de manifiesto que en las selvas tropicales los insectos son quizá los principales herbívoros (Coley y Barone 1996), y probablemente en algunos otros tipos de bosques (Landsberg y Ohmart 1989; Le Corff y Marquis 1999). Existen pruebas de que los cambios climáticos provocados por perturbaciones físicas afectan significativamente al gremio de insectos herbívoros en elementos de su sobrevivencia y/o preferencia de ciertos ambientes (Schowalter 1994). Estos cambios en las características ambientales y de ataque por herbívoros pueden estar determinados por un efecto en la distribución natural de la especie hospedera. Una misma especie vegetal distribuida a lo largo de un gradiente altitudinal (con temperaturas más frías en las partes más altas y más calidas en los sitios más bajos), mostró diferentes patrones de daño, siendo mayores en ambientes que garantizaran una mayor probabilidad de sobrevivencia para el herbívoro (Lowman 1992). De manera similar sabemos que las condiciones microclimáticas en una selva tropical cambian rápidamente en relación con la distancia de la copa de los árboles. La radiación lumínica disminuye, la temperatura no presenta cambios drásticos y la humedad es mayor conforme se está más cerca del suelo (Richards 1996). Dichas condiciones afectan a los insectos herbívoros (como la deshidratación) que viven en los estratos más altos. Este tipo de evidencia podría sugerir la estratificación de la comunidad de herbí-

voros respecto a la altura del bosque. De ser consistente este patrón, debería existir potencialmente un tipo de fauna herbívora diferente para cada estrato y pocas especies que se alimentan en el dosel, se alimentarían de las plántulas y juveniles que crecen en el sotobosque (Basset *et al.* 1999). Este podría ser un tema de enorme interés en el área de la ecología y la evolución de las interacciones de plantas y sus herbívoros.

Una condición que puede imitar los cambios que se pueden presentar en el dosel es la fragmentación. La pérdida de cobertura vegetal y de continuidad del bosque cambia drásticamente las condiciones microambientales en el fragmento. Estas diferencias se acentúan más a medida que el fragmento es menor. La entrada de luz lateral, así como el cambio en las corrientes de aire propiciadas por un borde vertical pronunciado, alteran las condiciones de temperatura y humedad del fragmento. Así, las condiciones que se establecen se vuelven similares a las presentes en el dosel de una selva continua. Se ha observado que estas condiciones tienen un efecto sobre la disminución de la riqueza de especies de herbívoros chupadores y sobre la abundancia de parasitoides, aunque los depredadores y los herbívoros mordedores no se vieron afectados. De igual forma, los escarabajos coprófagos del dosel fueron mas frecuentes en fragmentos modificados para uso agrícola que en selva primaria en la Selva Lacandona. En diferentes años, realizamos trampeos de escarabajos coprófagos con la finalidad de detectar diferencias en la diversidad de especies de estos organismos entre fragmentos y selva continua. Estos organismos son excelentes indicadores del grado de perturbación. Aunque estos insectos no son herbívoros, pueden recurrir a rangos de plasticidad a lo largo de los cuales pueden sobrevivir. Por otra parte, diversos estudios evidencian que las condiciones ambientales pueden afectar de manera indirecta a los artrópodos del dosel al incidir sobre otros organismos (por ejemplo epífitas) importantes en alguna etapa de su desarrollo.

La evidencia encontrada apunta en la dirección de que las condiciones ambientales contrastantes

entre dosel y sotobosque pueden moldear el grado en el que interactúan plantas y animales. Por ello, resulta importante la realización de estudios que profundicen en estos temas.

2.5.4 LAS INTERACCIONES DE TERCER NIVEL: LOS DEPRADADORES, SUS PRESAS Y EL IMPACTO SOBRE LAS PLANTAS

Los enemigos naturales de los herbívoros han sido considerados por algunos como la mayor fuerza selectiva para los herbívoros (Bernays y Graham 1988). Esta afirmación contrasta claramente con la idea previa de que la química vegetal como sistema de defensa podía ser el mecanismo que de forma más importante mediaba la interacción entre las plantas y sus consumidores. Desde esta nueva óp-

tica, se afirma, la defensa química sólo puede moldear algunos aspectos del comportamiento de los herbívoros. Este tipo de afirmaciones han provocado polémicas y serias respuestas por parte de algunos científicos (Special Feature-Insect Host Range en *Ecology* 69(4)1988).

Los enemigos naturales (agrupados principalmente en depredadores y los parasitoides) podrían estar limitando las posibilidades de sobrevivencia de los herbívoros que se alimentan sobre el dosel de la selva. El desafío que impone esta idea es probar que existen una mayor cantidad de interacciones antagónicas en esta dirección en el dosel con respecto al sotobosque. Existen muy pocos trabajos que han abordado este problema, y no responden cuál podría ser el impacto real de estas interacciones sobre los niveles de herbivoría presentes. Uno de los pocos trabajos experimentales que han



Mono araña. JME

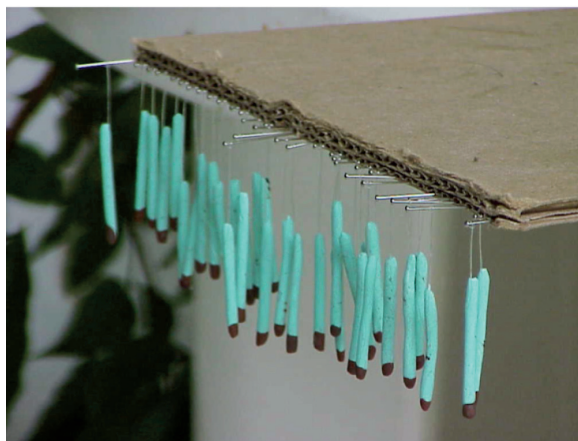


Figura 2.5.5 Modelos de herbívoros sintéticos y daño presentado por la exposición a depredadores en dosel y sotobosque.

buscado evaluar el papel de los enemigos naturales en el control de los herbívoros y a su vez el efecto sobre los niveles de daño en plantas en el dosel es el realizado por Dial y Roughgarden (1995). Estos investigadores excluyeron los reptiles insectívoros del dosel (lagartijas) en una selva de Puerto Rico, encontrando que esta eliminación provocó un aumento significativo en la abundancia de artrópodos de >2 mm de largo, así como un aumento en los niveles de daño sobre las hojas jóvenes. Estos resultados muestran un efecto directo de los insectívoros sobre las plantas hospederas. Este tipo de interpretaciones resaltan la importancia de las interacciones de tres niveles en sistemas naturales. Estudios posteriores han demostrado el relevante papel que las lagartijas tienen en la disminución de los niveles de herbivoría en una especie de planta en sistemas insulares (Spiller y Schoener 1997). Otros estudios han demostrado la eficiencia de las aves en la disminución de la abundancia de insectos herbívoros y en particular sobre la ecología de insectos agalleros. En la Selva Lacandona hemos detectado desde el sistema para estudios en el dosel que las aves son más activas y frecuentes de observar alimentándose en la copa de los árboles que en plantas del sotobosque. Además, se ha reportado que algunos recursos presentes en el dosel (particularmente plantas epífitas) representan una fuente importante de alimento y materiales de construcción para las aves. Otros trabajos resaltan la importancia de las aves como depredadores de insectos herbívoros. Por su parte, los insectos herbívoros contribuyen significativamente a la sobrevivencia y crecimiento de las aves y sus nidadas (Naef-Daenzer y Keller 1999). Este tipo de evidencia sugiere que si existiera una depredación importante sobre los herbívoros del dosel que se reflejara en la disminución de los niveles de daño, posiblemente las aves podrían tener un papel importante en este control.

Como una forma de profundizar en la comprensión de estas interacciones, realizamos experimentos que buscaban evidenciar el grado de actividad sobre los herbívoros en el dosel y el so-

tobosque. Fabricamos modelos de orugas similares a las que comúnmente es posible encontrar en el sitio. Estos modelos fabricados con plastilina fueron colocados y dejados la misma cantidad de tiempo en el dosel y el sotobosque. Posteriormente medimos la cantidad de ataques sufridos en ambos ambientes, los cuales quedan evidenciados claramente como mordidas o picotazos en el modelo de plastilina (Fig. 2.5.5). Las diferencias fueron claras. Los modelos de herbívoros colocados en el dosel sufrieron significativamente mayor cantidad de ataques. Así pues, las interacciones entre depredador y presa podrían tener un impacto diferente en los herbívoros dependiendo del estrato en donde se alimentan.

2.5.5 CONCLUSIONES

La complejidad estructural y ecológica del dosel puede estar definida por sus características ambientales, pero sin duda más significativamente por los procesos biológicos que en éste se presentan.

El estudio de las interacciones en el dosel de las selvas se encuentra actualmente en una etapa inicial. Nuevas tecnologías y métodos adaptados de otras disciplinas, hacen posible trabajar en las copas de los árboles con relativa facilidad y seguridad.

La exploración de las fuerzas evolutivas que regulan las interacciones en el estrato más diverso y productivo de la selva podría ser una de las líneas de investigación futuras de mayor demanda. Una de las áreas con potencial de verse beneficiada por este tipo de estudios es la conservación biológica. Sería de particular interés la evaluación de los cambios que se presentan cuando la selva es fragmentada. Por ejemplo, se sabe que las aves pueden extender su territorio verticalmente como una forma de compensar el efecto de fragmentación. Este tipo de modificaciones en la conducta podrían significar cambios en los niveles de depredación y de herbivoría en los fragmentos. Las consecuencias de esto último, y de todos los cambios que vinieran ligados, son aspectos que en la actualidad estamos aún lejos de predecir.

Esta evidencia ha impulsado la exploración del estrato del dosel de la selva como una forma de ampliar el conocimiento sobre los procesos que regulan el funcionamiento y estructura tridimensional de ese ecosistema. Ha sido fundamental para Natura y Ecosistemas Mexicanos facilitar el acceso y exploración de este nivel de la selva. Su mayor conocimiento permitirá profundizar en el conocimiento integral de la Selva Lacandona.

REFERENCIAS

- Aide, T.M., y E.C. Londoño, 1989. The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore, *Oikos* 55: 66-70.
- Aide, T.M., 1992. Dry season leaf production: An escape from the herbivory, *Biotropica* 24: 532-537.
- Aide, T.M., 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community, *Ecology* 74: 455-466.
- Barone, J.A., 1994. First International Canopy Conference In Herbivores and Herbivory in the Canopy and Understory on Barro Colorado Island, Panama. En Selby Botanical Garden, Sarasota, Florida (resumen).
- Basset, Y., E. Charles y V. Novotny, 1999. Insect herbivores on parent trees and conspecific seedlings in a Guyana rain forest, *Selbyana* 20(1): 146-158.
- Benzing, D.H., 1990. *Vascular epiphytes*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Benzing, D.H., 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies, *Selbyana* 16: 159-168.
- Bernays, E.A., y M. Graham, 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods, *Ecology* 69: 886-892.
- Bodmer, R.E., 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian rain forests, *Oecologia* 81: 547-550.
- Brattsten, L.B., 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivore against plant allelochemicals, en G.A. Rosenthal y D.H. Janzen (eds.), *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, Nueva York, Academic Press.
- Cargill, S.M., y R.L. Jefferies, 1984. The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt-marsh, *J. Appl. Ecology* 21: 669-686.

- Coley, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest, *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Coley, P.D., J.L. Bryant y F.S. Chapin III, 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense, *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D., y J.A. Barone, 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests, *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Crawley, M.J., 1983. *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- De la Cruz, M., y R. Dirzo, 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest, *Biotropica* 19 (2): 98-106.
- Dial, R., y J. Roughgarden, 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: Direct and indirect effects, *Ecology* 76 (6): 1821-1834.
- Erwin, T.L., 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species, *Coleopterists Bulletin* 36 (1): 74-75.
- Erwin, T.L., 1983. Tropical forest canopies: The last biotic frontier, *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 29: 14-19.
- Erwin, T.L., 1995. Measuring arthropod biodiversity in the tropical forest canopy, en M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, Nueva York, Academic Press.
- Gathua, M., 2000. The effects of primates and squirrels on seed survival of a canopy tree, *Azelia quanzensis*, in Arabuko-Sosok forest, Kenya, *Biotropica* 32(1): 127-132.
- Gentry, A.H., y C.H. Dodson, 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes, *Annals of Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Gilbert, G.S., 1995. Rain forest plant diseases: The canopy-understory connection, *Selbyana* 16 (1): 75-77.
- Golden, D.M., y T.O. Crist, 1999. Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: Community, guild and species responses", *Oecologia* 118: 371-380.
- González, P.G., P. Asner, J.J. Battles, M. Lefsky, K.M. Waring y M. Palace, 2010. Forest carbon densities and uncertainties from Lidar, QuickBird, and field measurements in California, *Rem. Sens. Environ.* 114: 1561-1575.
- Hallé, F., 1995. Canopy architecture in tropical trees: A pictorial approach, en M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, San Diego, Academic Press, pp. 27-44.
- Holmes, R.T., J.C. Schultz y P. Nothnagle, 1979. Bird predation on forest insects: An enclosure experiment, *Science* 206: 462-463.
- Jaenike, J., 1990. Host specialization in phytophagous insects, *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.
- Karanth, K.U., y M.E. Sunquist, 1992. Population structure, density and biomass of large herbivore in the tropical forest of Nagarhole, India, *Journal of Tropical Ecology* 8: 21-35.
- Kursar, T.A., y P.D. Coley, 1992. Delayed greening in tropical leaves: An antiherbivore defense?, *Biotropica* 24: 256-262.
- Landsberg, J., y C.P. Ohmart, 1989. Levels of defoliation in forests: Patterns and concepts, *Trends in Ecology and Evolution* 4: 96-100.
- Le Corff, J., y R.J. Marquis, 1999. Differences between understory and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri, *Ecological Entomology* 24: 46-58.
- Leigh, E.G. Jr., 1997. *Ecology of Tropical Forest: The View From Barro Colorado*, Nueva York, Oxford University Press.
- Lowman, M.D., 1985. Temporal and spatial variability in insects grazing of the canopies of five Australian rain forest tree species, *Australian Journal of Ecology* 10: 7-24.
- Lowman, M.D., 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain forest canopy trees, *Journal of Ecology* 80: 433-447.
- Lowman, M.D., y H. Heatwole, 1992. Spatial and temporal variability in defoliation of Australian eucalypts, *Ecology* 73: 129-142.
- Lowman, M.D., y M. Moffett, 1993. The ecology of tropical rain forest canopies, *T.R.E.E.* 8: 104-107.
- Lowman, M.D., y P.K. Wittman, 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions, *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 55-81.
- Lüttge, H., 1989. Vascular epiphytes: Setting the scene, en H. Lüttge (ed.), *Vascular Plants as Epiphytes*, Berlín, Springer-Verlag, pp. 1-14.
- Marquis, R., y C.J. Whelan, 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects, *Ecology* 75: 2007-2014.
- Medina, E., G. Montes, E. Cuevas y Z. Rokzandic, 1986. Profiles of CO₂ concentration and $\delta^{13}\text{C}$ values in tropical rain

- forest of the upper Rio Negro Basin, Venezuela, *J. Trop. Ecol.* 2: 207-217.
- Nadkarni, N.M., y T.J. Matelson, 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees, *The Condor* 91: 891-907.
- Nadkarni, N.M., G.G. Parker y M.D. Lowman, 2011. Forest canopy studies as an emerging field science, *Annals of Forest Science* 68: 217-224.
- Naef-Daenzer, B., y L.F. Keller, 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight, *Journal of Animal Ecology* 68: 708-718.
- Olf, H., V.K. Brown y R.H. Drent (eds.), 1999. *Herbivores: Between Plants and Predators*, Oxford, Blackwell Science.
- Paige, K.N., y T.G. Whitham, 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten, *Am. Nat.* 129: 407-416.
- Parker, G.G., 1995. Structure and microclimate of forest canopies, en M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, San Diego, Academic Press, pp. 73-106.
- Perry, D.R., 1985. Ecología de la selva tropical húmeda", *Investigación y Ciencia* 64-73.
- Putz, F.E., 1988. Woody vines and tropical forests, *Fairchild Trop. Gardens Bull.*, 43: 5-13.
- Richards, P.W., 1996. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Sagers, C.L., 1992. Manipulation of host plant quality: Herbivores keep leaves in the dark, *Functional ecology* 6: 741-743.
- Schowalter, T.D., 1994. Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo, *Biotropica* 26 (3): 312-319.
- Schultz, J.C., 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central, *Ecology* 69 (4): 896-897.
- Spiller, D.A., y T.W., Schoener, 1997. Folivory on islands with and without insectivorous lizards: An eight-year study, *Oikos* 78: 15-22.
- Stork, N.E., 1988. Insect diversity: Facts, fiction, and speculation", *Biological Journal of the Linnean Society* (35): 321-337.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh y S.J. Wright, 1993. The phenology of tropical forest: Adaptive significance and consequences for primary consumers, *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Whitham, T.G., J. Maschinski, K.C. Larson y K.N. Paige, 1991. Plant responses to herbivory: The continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms, en P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Berson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, Nueva York, John Wiley and Sons.
- Wright, S.J., y M. Samaniego, 1994. Herbivory, en *Accessing the Canopy: Assessment of Biological Diversity and Microclimate of Tropical Forest Canopy: Phase I*. Report for the United Nations Environment Programme/Smithsonian Tropical Research Institute.



2.6 MAMÍFEROS DE LA SUBCUENCA DEL LACANTÚN

Valeria Towns, Rodrigo León-Pérez, Javier de la Maza, Santiago Morató

2.6.1 LA MASTOFAUNA DE LA SELVA LACANDONA

Los mamíferos desempeñan funciones relevantes para los ecosistemas como dispersores, controladores de especies vegetales y depredadores. Se estima que entre 51 y 98% de los árboles en las selvas tropicales de Centroamérica son dispersados por mamíferos y aves (Howe y Smallwood 1982). Los monos, murciélagos, roedores, ungulados e incluso los carnívoros facilitan la dispersión y el establecimiento de árboles como el ramón (*Brosimum alicastrum*), el guapaque (*Dialium guianensis*) o el jobo (*Spondias* spp.) (Dirzo y Miranda 1991). De igual manera, al consumir un gran número de semillas y plántulas, los mamíferos controlan el tamaño de las poblaciones de diversas especies vegetales y tienen un efecto directo en la estructura y composición de la selva (Dirzo y Miranda 1991). Por otra parte, los depredadores desempeñan un papel de gran importancia en mantener el funcionamiento natural del ecosistema al regular el tamaño de las poblaciones de herbívoros (Ray 2005).

Las perturbaciones ocasionadas por actividades humanas, como la deforestación y la cacería, han tenido un efecto negativo en la abundancia, riqueza y distribución espacial de los mamíferos en las selvas húmedas (Ramírez-Mejía y Mendoza 2010), alterando la estructura de las poblaciones de herbívoros y la dinámica social de los grandes carnívoros (Karanth y Sunquist 1995; Hill *et al.* 1997; Wright *et al.* 2000). Las áreas naturales protegidas (ANP) tienen como función conservar la biodiversidad, incluyendo la mastofauna. Sin embargo, aunque la vegetación en estas áreas se encuentre en buenas condiciones, los bosques “vacíos” en los

que los mamíferos de talla mayor han sido cazados, tienen serias y profundas alteraciones en el funcionamiento y estructura del ecosistema (Dirzo y Miranda 1991).

Por ejemplo, la pérdida de la cobertura forestal y la cacería ilegal en los ecosistemas de Los Tuxtlas, Veracruz, provocó la reducción gradual de las poblaciones de mamíferos de talla mayor, como el tapir y el jaguar, hasta llegar a su desaparición. De ahí que la abundancia de ciertas especies, la riqueza y la composición de la comunidad de mamíferos pueden ser elementos indicadores de la calidad del ecosistema, de su estado de conservación y de su fragilidad y estabilidad (Boddicker *et al.* 2002).

Además, muchas especies de mamíferos son sumamente carismáticas y han sido utilizadas como especies bandera para promover la conservación de las regiones tropicales (Ray 2005). Por ello, su estudio puede ser considerado como una herramienta importante para los programas de conservación de las selvas tropicales en el país.

En México existen 475 especies de mamíferos terrestres (Ramírez-Pulido *et al.* 2005), de las cuales 24% habita en la Selva Lacandona. En la región, se han registrado un total de 114 especies de mamíferos: siete de tlacuaches (orden Didelphimorphia), 64 de murciélagos (orden Chiroptera), dos de monos (orden Primates), dos de oso hormiguero (orden Pilosa), dos de armadillos (orden Cingulata), una de conejo (orden Lagomorpha), una de musaraña (orden Scandentia), 17 de roedores (orden Rodentia), 13 de carnívoros (orden Carnivora), dos de venados y dos de pecaríes (orden Artiodactyla), y la única especie de tapir (orden Perissodactyla) en México (Medellín 1994). Además, entre

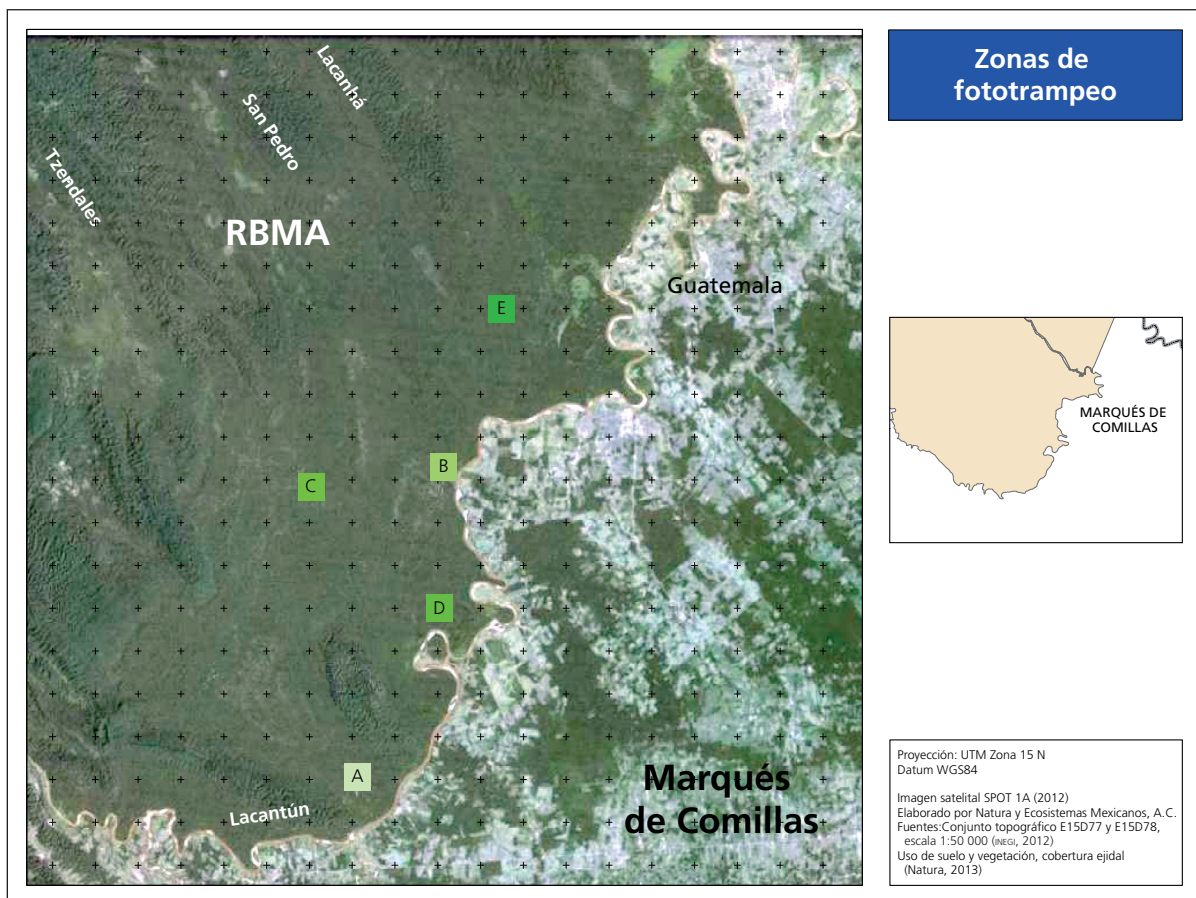


Figura 2.6.1 Localización de las cinco zonas donde se han colocado cámaras-trampa en el sur de la RBMA.

estas especies se encuentran algunas de las últimas poblaciones importantes de jaguar (*Panthera onca*), pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y tapir (*Tapirus bairdii*) del país (Medellín 1994; Naranjo y Bolaños 2001).

2.6.2 RIQUEZA Y COMPOSICIÓN DE LA MASTOFAUNA

Desde 2010 Natura y Ecosistemas Mexicanos implementó el Programa de monitoreo de mamíferos terrestres indicadores de la calidad del hábitat (tapir, jaguar, temazate y pecarí de labios blancos) en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA). El objetivo de este programa es evaluar el estado de conservación de los ecosistemas terrestres dentro de

la RBMA, mediante el conocimiento del estado actual y las tendencias poblacionales de las especies de mamíferos indicadores, así como los cambios en la composición y la riqueza de la mastofauna.

Durante cuatro años se han colocado, de manera sistemática, cámaras fotográficas que se activan con un sensor de movimiento y calor (cámaras-trampa). Las cámaras se han situado separadas al menos un kilómetro entre sí, a lo largo de transectos, en abrevaderos y puntos donde se identificaron rastros en cinco áreas de muestreo al sur de la RBMA y en su colindancia con la Reserva de la Biosfera Lacantún (RBL) (Fig. 2.6.1). Estas cámaras han operado diariamente durante diferentes periodos en cada uno de los sitios. El muestreo se ha dividido en cuatro periodos primarios anuales de tres meses cada uno.

Se consideró como registro independiente cada evento de muestreo en un día (cada 24 horas) por cámara-trampa. Es decir, si durante un día se tomaron quince fotografías de una especie en una cámara, solamente se consideraron como una detección, a menos que se tuviera evidencia concreta de que se trata de dos o más individuos diferentes; por ejemplo, si un individuo macho y otro hembra de una misma especie fueron detectados en una misma cámara en un día, entonces se consideraron como dos detecciones independientes.

A la fecha se cuenta con 4000 registros independientes, de los cuales 3 185 son de mamíferos.

El 80% son registros fotográficos o de video de mamíferos medianos y grandes (mayores de 10 kg) y 50% de ellos corresponden a registros de los cuatro mamíferos indicadores de la calidad del hábitat. El 20% restante corresponde a registros incidentales de aves terrestres y reptiles. Esta base de datos crece día a día.

En total se han identificado 28 especies de mamíferos terrestres, medianos y grandes (cuadro 2.6.1). Las especies que aparecen con mayor frecuencia (más de 200 fotografías) son el tapir (*Tapirus bairdii*); el venado temazate (*Mazama temama*); el jaguar (*Panthera onca*); el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el

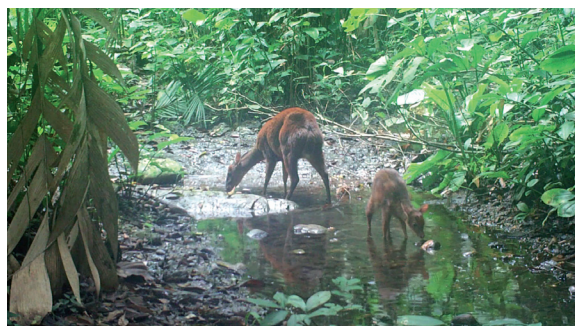
Cuadro 2.6.1 Listado de especies de mamíferos registrados por las cámaras-trampa y número de registros por área

Orden	Nombre científico	Nombre común	Área					Total general
			A	B	C	D	E	
Didelphimorphia	<i>Didelphis marsupialis</i>	Tlacuache común	1	9	6	6	0	22
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Tlacuache cuatro ojos	2	0	0	0	0	2
	<i>Caluromys derbianus</i>	Tlacuache lanudo	0	0	1	0	0	1
	<i>Chironectes minimus</i>	Tlacuache acuático	0	1	0	0	0	1
Rodentia	<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	62	210	78	23	19	392
	<i>Dasyprocta punctata</i>	Huaqueque	3	28	0	0	0	31
	<i>Sciurus diepperi</i>	Ardilla común	1	3	1	6	0	11
Pilosa	<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero	2	0		0	0	2
Cingulata	<i>Dasybus novemcinctus</i>	Armadillo de nueve bandas	11	60	5	1	1	78
Lagomorpha	<i>Sylvilagus floridanus</i>	Conejo	0	5	8	4	0	17
Carnivora	<i>Canis latrans</i>	Coyote	0	0	1	0	0	1
	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	31	126	37	24	2	220
	<i>Leopardus wiedii</i>	Tigrillo	2	16	0	3	1	22
	<i>Panthera onca</i>	Jaguar	79	168	13	12	2	274
	<i>Puma concolor</i>	Puma	51	62	7	4	5	129
	<i>Puma yagouaroundi</i>	Jaguarundi/leoncillo	1	0	1	1	0	3
	<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo nariz de cerdo	3	4	1	0	0	8
	<i>Eira barbara</i>	Viejo de monte	9	18	3	3	1	34
	<i>Nasua narica</i>	Coatí	11	21	17	6	2	57
	<i>Procyon lotor</i>	Mapache	0	2	0	0	0	2
	<i>Mazama temama</i>	Temazate	64	506	36	41	12	659
	<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado cola blanca	1	151	12	6	0	170
Artiodactyla	<i>Pecari tajacu</i>	Pecarí de collar	48	85	33	22	6	194
	<i>Tayassu pecari</i>	Pecarí de labios blancos	0	0	9	48	0	57
	<i>Tapirus bairdii</i>	Tapir/danta	180	521	48	34	13	796
Total general			562	1996	317	244	64	3 183

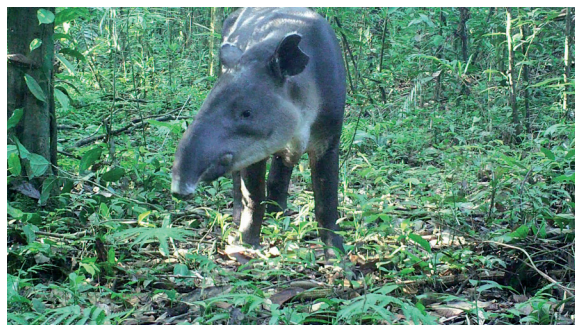
Número de capturas independientes de las especies de mamíferos terrestres medianos (> 1 kg) y grandes (> 10 kg) identificadas en las fotografías. El arreglo taxonómico está basado en lo propuesto por Ramírez-Pulido *et al.* (2005).



Pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*).



Venado temazate (*Mazama temama*).



Tapir o danta (*Tapirus bairdii*).

tepezcuintle (*Cuniculus paca*). Estas especies son típicas de una selva del neotrópico bien conservada y todas muestran una preferencia por los sitios con vegetación primaria (IUCN 2015).

Las especies menos fotografiadas (menos de 10 fotografías) son el mapache (*Procyon lotor*), el zorrillo (*Conepatus semistriatus*), el jaguarundi (*Puma yagouaroundi*), el oso hormiguero o tamandúa (*Tamandua mexicana*) y los marsupiales (*Didelphis marsupialis*, *Metachirus nudicaudatus* y *Caluromys derbianus*) (cuadro 2.6.1). Tanto el tamandúa como los marsupiales suelen ocupar los estratos arbóreos, lo cual puede explicar la baja frecuencia de registro de estas especies. Sin embargo, especies como el jaguarundi, el mapache e incluso aquellas que no se detectaron como la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*), suelen encontrarse en mayor abundancia en bosques de vegetación secundaria y en sitios perturbados del municipio Marqués de Comillas (Medellín 1994; Falconi 2011; Garmendia 2013).

Se fotografiaron las cinco especies de ungulados registradas para la zona (pecarí de collar, tapir, venado cola blanca, venado temazate y pecarí de labios blancos). Las cuatro primeras presentan índices de abundancia relativa que coinciden con lo reportado previamente por la literatura (Naranjo 2001; Falconi 2011). En particular el tapir y el venado temazate (ambas consideradas indicadoras de la calidad del hábitat) son abundantes en los sitios con vegetación riparia en la RBMA (Townes 2013). Sin embargo, solamente las cámaras colocadas en el área denominada laguna Jacana (Fig. 2.6.1-Área D) han capturado la presencia de pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*). En esta área se han registrado piaras de más de 100 individuos y es el único sitio donde se ha fotografiado la especie todos los años durante la época de secas.

La ausencia del pecarí de labios blancos en otras áreas y con un esfuerzo de muestreo tan grande puede resultar alarmante, en especial tomando en cuenta que la RBMA se considera uno de los últimos remanentes que conservan poblaciones viables de esta especie en el país. Por ello, a partir de esta in-

formación se puede considerar que la laguna Jacana es una zona prioritaria para la conservación del pecarí de labios blancos. Este sitio es un meandro abandonado del río Lacantún rodeado de una selva perennifolia asociada a palmas del género *Bactris* y que permanece inundada al menos tres meses al año.

En cuanto a los depredadores, hemos identificado 30 individuos de jaguar que usan como parte de su ámbito hogareño las áreas monitoreadas y que representan cerca de 26% de la población estimada para la Selva Lacandona (recuadro 2.6.1). Además se han identificado 13 especies de carnívoros (Townes *et al.* 2013) y de ellas todas las especies de felinos reportadas para la región, siendo las más abundantes dentro de la RBMA el puma, el jaguar y el ocelote. Esto podría darse por una relación con la abundancia de presas disponibles para la especie (Falconi 2011; De la Torre 2009), lo cual a su vez es un indicador del buen estado de conservación del ecosistema (Boddicker *et al.* 2002).

Además, se cuenta con el primer registro de coyote (*Canis latrans*) para el interior de la RBMA. Esta especie fue detectada con un esfuerzo de muestreo mayor de 8 000 días-trampa en las cámaras colocadas sobre la ribera del Tzendales (Fig. 2.6.1-Área C) un área alejada de los asentamientos humanos y que es considerada poco perturbada (Townes *et al.* 2013). Los coyotes son especies oportunistas que se han asociado a zonas abiertas y perturbadas en la zona ejidal que circunda la RBMA (Falconi 2011), por lo que es posible que el individuo registrado sea un transeúnte que no forma parte de la comunidad de carnívoros dentro de la reserva. Sin embargo, la presencia de esta especie es un reflejo del efecto que tiene el disturbio que circunda a la RBMA sobre la composición de la comunidad de mamíferos dentro de zonas altamente conservadas.

Los resultados de cinco años de monitoreo en el sur de la RBMA sugieren que las poblaciones de mamíferos de talla mayor se encuentran en buen estado de conservación. El esfuerzo de muestreo

RECUADRO 2.6.1 MONITOREO DEL JAGUAR COMO CASO DE ESTUDIO**Valeria Towns, Antonio de la Torre¹**

El jaguar (*Panthera onca*) es una de las especies más emblemáticas que habitan la Selva Lacandona. Para las culturas mayas representa un emblema de poder, asociado con la fertilidad y el agua; rector del tiempo; señor de la noche; soberano del inframundo. Esta especie se encuentra en peligro de extinción en México de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana (NOM-ECOL-059-2010); las principales amenazas para su supervivencia son la pérdida y transformación de su hábitat, así como la cacería directa de la especie y la de sus presas.

El jaguar es considerado una especie sombrilla, que por ocupar grandes territorios, su conservación conlleva la protección de ecosistemas enteros. Por ello, estudiar las poblaciones de jaguar es una herramienta útil para diseñar estrategias de conservación. Sin embargo, dada su conducta esquiva, los jaguares son una especie difícil de estudiar. Recientemente la implementación de nuevas tecnologías como el fototrampeo, han facilitado el entendimiento de algunos parámetros poblacionales e incluso de su comportamiento. Mediante las fotografías es posible identificar individuos, pues las manchas arrosadas son únicas en cada jaguar. Esto facilita estudios poblacionales de la especie.

En 2007, investigadores del Instituto de Ecología de la UNAM llevaron a cabo estudios para estimar la densidad poblacional de la especie en las ANP de la Selva Lacandona. Basados en los resultados se estima que al menos 115 individuos de jaguar habitan las áreas forestadas de la Selva Lacandona (De la Torre y Medellín 2009). A partir de 2010, Natura y Ecosistemas Mexicanos implementó un programa de monitoreo permanente de jaguar en cinco áreas dentro de la RBMA (Fig. 2.6.1). Como resultado se han identificado 30 individuos que representan 26% de la población estimada. Gracias al largo plazo del proyecto, algunos de ellos han sido fotografiados por las cámaras-trampa ocupando un área durante más de siete años. Así, es posible estimar la edad de algunos individuos y sabemos que al menos una hembra tiene más de 12 años habitando en las selvas que circundan la Estación Chajul. De este modo se ha podido documentar historias de vida de algunos machos residentes y hembras.

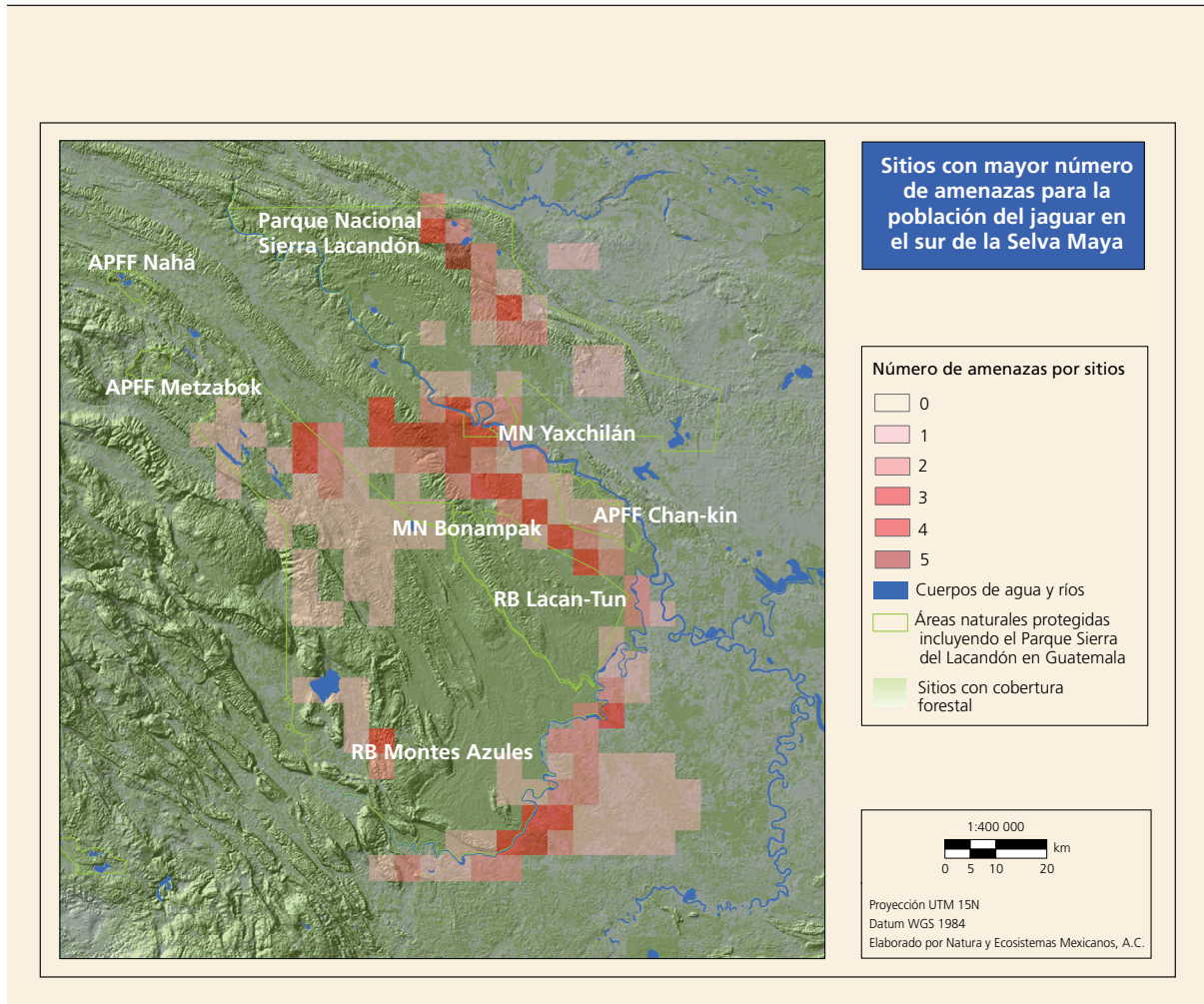
Se cuenta con pocos estudios sobre el comportamiento de los jaguares en vida libre. Como parte del esfuerzo de monitoreo hemos logrado documentar conductas poco conocidas en el medio silvestre. Por ejemplo, la comunicación entre individuos que frecuentemente rasguñan y marcan árboles en sitios estratégicos, particularmente durante los eventos de apareamiento. Además hemos detectado cambios en la frecuencia de registros de la especie en diferentes sitios a lo largo del tiempo. En gran medida las variaciones en el número de individuos entre los sitios han sido asociadas a eventos de apareamiento y se han detectado cambios en la frecuencia de detección entre las estaciones del año, siendo más frecuentes durante la época de transición entre la temporada de lluvias/secas (noviembre a marzo).

La presencia y la abundancia estimada de la especie dentro de las ANP de la Selva Lacandona nos indican que en esta región habita una de las poblaciones de jaguar más importantes en México (De la Torre y Medellín 2009). Cabe mencionar que a partir de estudios en los que se ha utilizado la técnica de telemetría (De la Torre, en prensa), se reconoce que la población de la Selva Lacandona es una metapoblación que aún mantiene flujo con el resto de las áreas forestadas en la Selva Maya (Petén en Guatemala y Belice, Calakmul en Campeche y la región Selva Lacandona). En su conjunto, ésta representa la población más grande de jaguar en Mesoamérica.

Actualmente, como parte del Programa de conservación de especies en riesgo de la Conanp (Procer), los grupos de vigilancia comunitaria han recibido talleres sobre el uso de las cámaras-trampa y han sido equipados para realizar el monitoreo de la especie a largo plazo. La idea es diseñar un esquema participativo que recopile información de la especie en todas las ANP de la Selva Lacandona, así como en los sitios donde aún se conserva la cubierta forestal y que potencialmente mantienen el hábitat para la supervivencia de la especie. Además, se han llevado a cabo talleres con los investigadores que trabajan en la región, con la finalidad de identificar los sitios donde hay vacíos de información, definir las amenazas que enfrenta la especie (véase el mapa) y priorizar las medidas de mitigación de estas amenazas.

A partir de los estudios realizados y el esfuerzo de conjuntar los resultados de las investigaciones llevadas a cabo, hemos logrado un mejor entendimiento del jaguar en la región de la Selva Lacandona. Esta información no solamente nos ha permitido conocer la biología y ecología de esta especie tan difícil de estudiar en el medio silvestre, sino que también ha dado pie al perfeccionamiento y consolidación de los planes de manejo, monitoreo y conservación tanto del jaguar como de la Selva Lacandona. Las acciones y los esfuerzos para preservar al jaguar simultáneamente impulsan la conservación de la biodiversidad, nuestro patrimonio natural.

¹ Instituto de Ecología, UNAM.



realizado no tiene precedentes y es el primer estudio que busca estimar abundancias poblacionales en áreas dentro de la reserva.

La composición de la comunidad es la típica de la selva perennifolia centroamericana. El número de registros de especies de talla mayor como el tapir, el venado temazate y depredadores como el jaguar y el puma, está relacionada con su alta abundancia en la RBMA, mientras que la baja frecuencia de registros de mapache, coyote y jaguarundi, entre otras, consideradas especies oportunistas (IUCN 2015), son un reflejo de su baja abundancia y es de esperarse que no sean comunes en sitios con selva primaria bien con-

servada como la porción sur de la RBMA. Sin embargo, la ausencia de detecciones del pecarí de labios blancos en la mayoría de las áreas de estudio es un indicador de que la cacería y la pérdida del hábitat han mermado las poblaciones de esta especie.

2.6.3 OCUPACIÓN Y ABUNDANCIA

Con los datos de las cámaras-trampa de tres de las áreas (A, B y C) que fueron monitoreadas entre 2012 y 2013 (Fig. 2.6.1), se construyeron modelos de ocupación para calcular la probabilidad de ocu-

rrencia de las especies de mamíferos de talla mayor detectadas durante el estudio: tapir, venado cola blanca, temazate, pecarí de collar, jaguar y puma (Townes 2013).

Dichos modelos utilizan la presencia/ausencia de las especies en muestreos repetidos para estimar la abundancia poblacional, tomando en cuenta el sesgo producido por la heterogeneidad en la probabilidad de detección (MacKenzie *et al.* 2003). El razonamiento para el uso de las estimaciones de ocupación, como sustituto de la abundancia, reside en que ambas variables están correlacionadas positivamente; es decir que los valores de ocupación deben aumentar conforme la abundancia se incrementa y viceversa (MacKenzie y Nichols 2004).

En general, los índices de abundancia de temazate y pecarí de collar en el área B son bajos, lo cual puede estar relacionado con la alta abundancia de jaguar en el mismo sitio (cuadro 2.6.2), el cual depreda ambas especies (IUCN 2015) y posiblemente esté regulando sus poblaciones. Lo contrario se observa en las áreas A y C, donde el jaguar es menos abundante y ambas especies de ungulados presentan una abundancia mayor. Con el tapir ocurre lo contrario, siendo más abun-

dante en el área B comparado con las áreas A y C (cuadro 2.6.2). Dichos resultados son consistentes con las observaciones empíricas y la identificación, mediante marcas o señas en la piel y orejas, de al menos ocho individuos de tapir en el área B, lo cual sugiere que la especie es más abundante en esta zona de la RBMA.

En cuanto al venado cola blanca, nuestros resultados coinciden con las bajas densidades y abundancias reportadas históricamente para la región sur de la RBMA (Naranjo y Bolaños 2001; Falconi 2011). Estos datos son un indicador contundente de su baja abundancia en esta porción de la reserva, que puede ser explicada por la preferencia de la especie a habitar sitios perturbados con vegetación secundaria (Ceballos y Oliva 2005; IUCN 2012).

Finalmente, respecto a los depredadores, resulta interesante la observación de que el área A, con la menor abundancia de jaguar, es a su vez el área con mayor abundancia de puma y se observa lo contrario en las áreas B y C (cuadro 2.6.2). A pesar de que se ha observado que ambos depredadores coexisten (Scognamillo *et al.* 2003), estos resultados podrían indicar que las especies se evitan y está documentado que incluso pueden modificar

Cuadro 2.6.2 Índices de ocupación para las especies de mamíferos de talla mayor

Especie		Área		
		A	B	C
<i>Tapirus bairdii</i>	Abundancia relativa (Ψ)	0.48	0.83	0.5
	Error estándar	0.26	0.15	0.2
<i>Pecari tajacu</i>	Abundancia relativa (Ψ)	0.6	0.5	0.66
	Error estándar	0.34	0.2	0.19
<i>Mazama temama</i>	Abundancia relativa (Ψ)	0.8	0.16	0.96
	Error estándar	0.32	0.1	0.19
<i>Odocoileus virginianus</i>	Abundancia relativa (Ψ)	0	0.07	0.009
	Error estándar	0	0.03	0.03
<i>Panthera onca</i>	Abundancia relativa (Ψ)	0.19	0.67	0.5
	Error estándar	0.1	0.5	0.2
<i>Puma concolor</i>	Abundancia relativa (Ψ)	0.99	0.001	0.001
	Error estándar	0.005	0.01	0.04

Abundancia relativa de las especies de mamíferos de talla mayor fotografiados en el estudio. Las abundancias fueron calculadas utilizando los modelos de ocupación y representan la proporción de área ocupada (Ψ) por cada una de las especies en cada una de las áreas de muestreo.



Tigrillo (*Leopardus wiedii*).



Jaguar (*Panthera onca*).

su dieta para prevenir la competencia (Aranda y Sánchez-Cordero 1996).

Es necesario considerar que estos resultados corresponden a una ventana temporal de un año y que, en el curso de cuatro años de monitoreo utilizando cámaras-trampa, hemos observado fluctuaciones en la ocupación de las especies, principalmente del jaguar (recuadro 2.6.1). Ello, sin duda, es una muestra de la importancia de dar continuidad al programa de monitoreo, para detectar tendencias poblacionales en el tiempo. Además, las estimaciones obtenidas en este trabajo representan el primer esfuerzo para calcular un índice confiable de abundancia de especies de mamíferos de talla mayor en la RBMA.

2.6.4 EFECTOS DE LA PRESENCIA HUMANA

Las actividades humanas como la cacería e incluso el simple tránsito de personas en un área, son con-

sideradas un disturbio que puede tener efectos en la ecología y conducta de los animales y por ende en la dinámica del ecosistema (Griffiths y Van Schaik 1993; Redford 1992). Los cambios conductuales de algunas especies en respuesta al disturbio humano pueden tener como consecuencia el aumento o disminución de las poblaciones de especies de depredadores, presas o competidoras, por lo que el impacto de la presencia humana puede ser de largo alcance (Griffiths y Van Schaik 1993).

La mayor parte de los estudios de los efectos del disturbio humano están enfocados a aquellos fácilmente identificables, conocidos como "disturbio agudo" (grandes áreas deforestadas, fragmentación y cambio de uso de suelo (Martorell y Peters 2005). De modo contrastante, las formas de "disturbio crónico", son aquellas más sutiles, en las que los pobladores constantemente remueven una porción de la biomasa forestal, como leña, productos no maderables y fauna (Myers 1995). El problema con el disturbio crónico es que frecuentemente

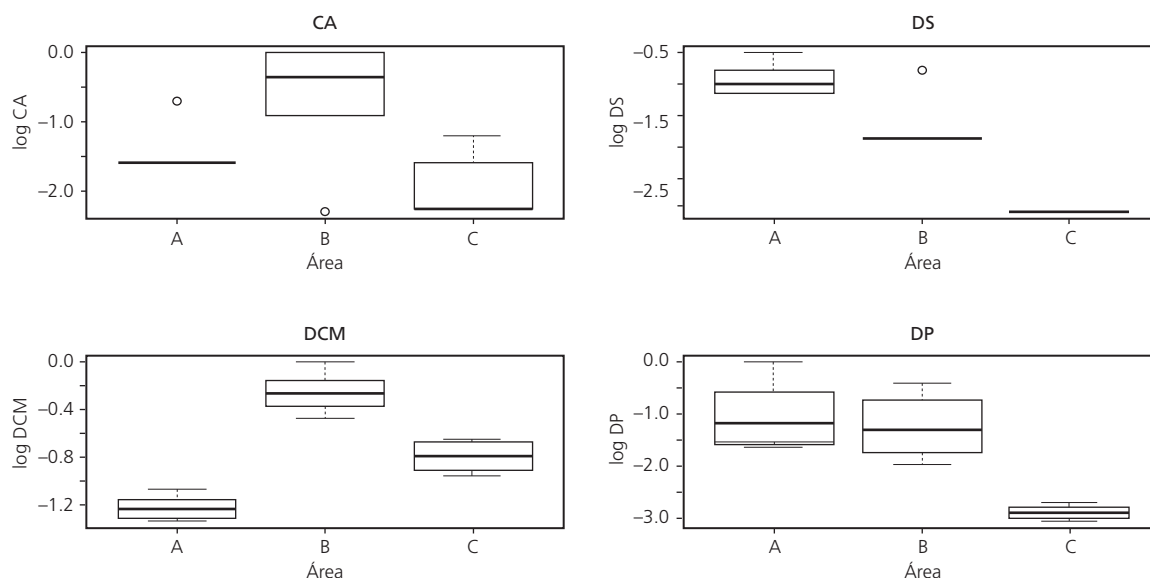
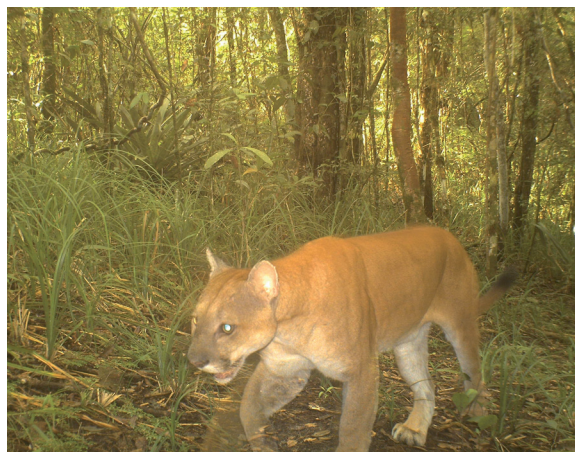


Figura 2.6.2 Gráficas de diferencias en las variables indicadoras de actividad humana.

CA, cacería; DS, densidad de senderos humanos; DCM, distancia a la cabecera municipal; DP, distancia al poblado más cercano, en las tres áreas de estudio: A, B y C. Los valores del eje Y son las transformaciones logarítmicas de las variables. La cabecera municipal es el poblado de Zamora Pico de Oro; los poblados más cercanos según el área son Boca de Chajul (A), Reforma Agraria (B) y López Mateos (C). La diferencia de DCM ($F=50.9$; $GI=20.7$; $p<0.05$), CA ($F=19$; $GI=20.9$; $p<0.05$) y DS ($F=19$; $GI=20.7$; $p<0.05$) entre las áreas es estadísticamente significativa. La diferencia es marginalmente significativa para DP ($F=5.04$; $GI=20.4$; $p<0.1$).



Ocelote (*Leopardus pardalis*).



Puma (*Puma concolor*).



Jaguar (*Panthera onca*).

las poblaciones no tienen la oportunidad de regenerarse, provocando efectos adversos en la dinámica natural de los ecosistemas. Este tipo de disturbio se conoce como la forma más común de destrucción en los países en desarrollo, pues sus efectos son acumulativos (Rapport y Whitford 1999).

Determinar el grado de disturbio en sitios como el interior de la RBMA, donde las modificaciones antrópicas del ambiente no son fáciles de identificar, es una tarea compleja pero necesaria para establecer una línea base que oriente los futuros estudios y que pueda ser útil para el manejo y conservación de las especies de fauna silvestre.

Con el propósito de evaluar el efecto que algunos indicadores indirectos de las actividades humanas tienen sobre las poblaciones de mamíferos de talla mayor que habitan en la RBMA se utilizó la información generada por los modelos de ocupación (inciso anterior) y se construyeron modelos lineales para encontrar la relación de la presión de cacería, la cercanía a los poblados, la densidad de senderos humanos y la cercanía a la cabecera municipal con la abundancia de mamíferos (Townes 2013).

Los indicadores de actividad humana difieren entre las áreas de estudio (Fig. 2.6.2). El área B es la que presenta una mayor incidencia de cacería, de acuerdo con entrevistas realizadas a guardaparques y pobladores de la región. El área con mayor

número de senderos humanos es el área A, seguida del área B y por último el área C, donde no hay caminos. La distancia entre las cámaras y el poblado más cercano no es muy diferente entre las áreas A y B, que están a distancias similares (entre 2 y 8 km) de los poblados de Boca de Chajul y Reforma Agraria, respectivamente; mientras que en el área C, las cámaras se ubican a más de 16 km del poblado López Mateos. Por su parte, el área B es la más cercana a la cabecera municipal, seguida del área C y por último el área A.

Los resultados indican que diferentes especies responden de manera distinta a cada indicador indirecto de presencia humana (cuadro 2.6.3). Sin embargo, todas las especies responden de forma negativa a la cercanía con la cabecera municipal, donde existe una importante demanda de carne de animales silvestres que genera alta presión de cacería dentro de la RBMA. Como era de esperarse, las especies de ungulados más buscadas por su carne (venado y pecarí de collar) son especialmente susceptibles a la presión de cacería (cuadro 2.6.3). Por otro lado, los grandes depredadores, principalmente los pumas, se benefician de la existencia de senderos humanos, aumentando su abundancia en el área A.

A partir de estos resultados inferimos que en sitios con elevada presión de caza y cercanos a la

Cuadro 2.6.3 Respuesta a las variables de presencia humana

<i>Especie</i>	<i>Número de senderos humanos 1 km a la redonda (DC)</i>	<i>Distancia al poblado, km (DP)</i>	<i>Distancia a la cabecera municipal, km (DCM)</i>	<i>Cacería (CA)</i>
<i>Tapirus bairdii</i>	A ($p > 0.05$)	D ($p > 0.05$)	A ($p < 0.05$)	A ($p < 0.05$)
<i>Mazama temama</i>	D ($p > 0.05$)	A ($p > 0.05$)	A ($p > 0.05$)	D ($p > 0.05$)
<i>Pecari tajacu</i>	NR	A ($p > 0.05$)	A ($p < 0.05$)	D ($p > 0.05$)
<i>Odocoileus virginianus</i>	A ($p > 0.05$)	D ($p > 0.05$)	A ($p < 0.05$)	D ($p < 0.05$)
<i>Panthera onca</i>	A ($p > 0.05$)	D ($p > 0.05$)	A ($p > 0.05$)	A ($p > 0.05$)
<i>Panthera concolor</i>	A ($p < 0.05$)	A ($p > 0.05$)	A ($p > 0.05$)	A ($p > 0.05$)

Tendencias de relación entre las variables indicadoras de actividad humana y la abundancia de las especies de mamíferos de talla mayor. A se refiere a un aumento en la abundancia y D a una disminución conforme aumenta la distancia al poblado más cercano (DP) y a la cabecera municipal (DCM). En las otras variables, A se refiere a un aumento conforme aumenta el índice de cacería (CA) o el número de senderos (DC) y D se refiere a una disminución. En negritas se resalta aquellas tendencias que fueron estadísticamente significativas para los modelos lineales mixtos (ANOVA $p < 0.05$).

Recuadro 2.6.2 FOTOTRAMPEO: UNA HERRAMIENTA PARA LA DIFUSIÓN DE LA CIENCIA Y LA CONSERVACIÓN**Valeria Towns, Javier de la Maza**

Hoy día, una de las herramientas más utilizadas para el estudio de la fauna silvestre es el “fototrampeo”, que consiste en la colocación, en sitios estratégicos, de cámaras especiales (llamadas cámaras-trampa) que se activan con un sensor térmico y de movimiento, retratando al instante al animal que pasa por delante de ella. Esta técnica puede ser utilizada en cualquier ecosistema, pero es de gran utilidad en lugares donde las especies son evasivas, difíciles de observar directamente, o de hábitos nocturnos, como es el caso de las selvas tropicales.

Los estudios con cámaras-trampa pueden resultar en historias de captura para especies cuyos individuos se pueden diferenciar, así como para especies que no se pueden identificar individualmente. En ambos casos, dependiendo de los objetivos del estudio, cada tipo de datos puede ser utilizado para estimar el tamaño de una población, la riqueza, la ocupación de un sitio o las abundancias relativas.

El uso de la fotografía para el estudio de la fauna silvestre se ha vuelto imprescindible, ya que además de facilitar el trabajo de los investigadores, se minimiza significativamente la perturbación a los animales que son el objeto de estudio, a diferencia de otros métodos utilizados para monitorear a la fauna como el uso de collares y la colocación de trampas de captura.

Natura y Ecosistemas Mexicanos ha realizado estudios utilizando cámaras-trampa para comprender la dinámica de las poblaciones de los mamíferos terrestres de talla mayor que viven en el sur de la RBMA. Los casos de especies como el jaguar y del tapir son especialmente importantes pues se encuentran enlistadas dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 como especies en peligro de extinción.

Con el tiempo, las cámaras-trampa se han convertido en nuestros ojos. El uso de tecnología fotográfica ha revolucionado la forma de entender y estudiar los mamíferos dentro de un ecosistema, minimizando la alteración del comportamiento natural de los animales y permitiendo observar lo que sucede en las selvas mientras nosotros no estamos ahí. Gracias al uso de cámaras-trampa se ha logrado determinar la presencia de las especies de interés y con la información obtenida hacer un estimado de su abundancia, la riqueza de la comunidad y la interacción de estas y otras variables. Aun más, mediante el uso de cámaras de video ha sido posible comenzar a descifrar el comportamiento de los grandes depredadores y sus presas.

Las cámaras-trampa de video han resultado una herramienta sumamente importante para la comprensión de la etología de algunas especies, como el tapir y el jaguar. Con estos videos se están analizando los datos a nivel ecológico, pero también se utilizaron para realizar breves cápsulas de difusión que tienen el objetivo de transformar la información a un lenguaje accesible para todo el público. Dichas cápsulas se pueden ver en la dirección web <<https://vimeo.com/70806265> y <https://vimeo.com/70089955>>.

Las estrategias de comunicación son un requisito indispensable para influir en la opinión pública y las agendas del gobierno. La comunicación genera visiones colectivas y referentes comunes, moldea las percepciones y contribuye al entendimiento y la definición del problema a nivel público. Estos videos, producto de metodologías científicas como el fototrampeo, pueden ser utilizados como una estrategia de comunicación y una herramienta para la educación ambiental que tiene como objetivo otorgar valor ecológico, estético, económico y científico a cada recurso. Además, es un paso introductorio para el planteamiento de estrategias de conservación, pues es posible utilizar al jaguar y al tapir como especies “bandera” para generar recursos para las organizaciones, los científicos y el gobierno, así como para promover la conservación de los ecosistemas donde habitan.

cabecera municipal pueden darse condiciones desfavorables para la supervivencia de las poblaciones de mamíferos a largo plazo, incluso dentro de las ANP (Towns 2013). Además, resultados preliminares del monitoreo en la región noroeste de la reserva parecen indicar que se está dando un proceso

de defaunación, debido a la incidencia de cazadores comerciales provenientes de comunidades al norte de la RBMA (obs. pers.).

Aún falta calcular las tasas de tránsito humano, la densidad de senderos y los niveles de presión de cacería que tienen como consecuencia un cambio

drástico en la abundancia y composición de la comunidad de mamíferos de talla mayor, con el objetivo de diseñar programas que eviten un impacto irreversible en la zona, como lo es la extinción local de poblaciones de especies amenazadas. Por ello, es sumamente importante llevar a cabo un mayor número de estudios que nos permitan tener un mejor entendimiento del efecto de la presencia humana en este ecosistema.

2.6.5 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Como conclusión general de este trabajo tenemos que es necesario implementar medidas de conservación urgentes para evitar la extinción de algunas especies animales en la región. Además, hemos identificado áreas dentro de la RBMA y regiones colindantes que son vitales para la supervivencia de especies de mamíferos emblemáticas como el jaguar, el tapir y el pecarí de labios blancos. Una prioridad es mantener los ecosistemas remanentes en la región; la Reserva Comunal de la Cojolita y las selvas de Marqués de Comillas son áreas clave que permiten la conectividad de dichas poblaciones silvestres.

Otra prioridad para la conservación de las especies de fauna en la Selva Lacandona es mantener la conectividad entre las ANP de la región y aquellas que conforman la Selva Maya. Por ello, es de particular importancia llevar a cabo un diagnóstico sobre el estado de las poblaciones de especies de fauna indicadoras y amenazadas, que nos permita emitir recomendaciones para la formalización legal del corredor biológico RBMA/RBL-Yaxchilán-Sierra del Lacandón (Guatemala)-Cañón del Usumacinta.

Consideramos que se debe invertir un gran esfuerzo en conservar el hábitat de estas especies por medio de figuras legales como la de "hábitat crítico" y de la implementación y continuidad de programas gubernamentales como el Pago por Servicios Ambientales.

Por otro lado, es fundamental que las autoridades competentes, Conanp y Profepa, refuercen la

protección y vigilancia de sitios específicos como el área denominada laguna Jacana, ya que es prioritaria para la conservación de las poblaciones remanentes de pecarí de labios blancos.

Por último, resaltamos la importancia de los programas de monitoreo a largo plazo para el mejor entendimiento de las dinámicas poblacionales de los mamíferos y la posibilidad de detectar cambios relacionados con el disturbio humano. Además los resultados pueden ser utilizados como una excelente herramienta de educación ambiental (recuadro 2.6.2); los protocolos se pueden implementar en colaboración con los habitantes de la región (recuadro 2.6.1) y así se contribuye a la formación de capacidades locales.

REFERENCIAS

- Aranda, M., y V. Sánchez-Cordero, 1996. Prey spectra of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Felis concolor*) in tropical forests of Mexico. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 31: 65-67.
- Boddicker, M., J. Rodríguez y J. Amanzo, 2002. Indices for assessment and monitoring of large mammals within an adaptive management framework. *Environmental Monitoring and Assessment* 76: 105-123.
- Ceballos, G., y G. Oliva, 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. México, Fondo de Cultura Económica.
- Dirzo, R., y A. Miranda, 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest: A case study of the possible contemporary defaunation, en P.W. Price *et al.* (eds.), *Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Nueva York, John Wiley.
- Falconi, F., 2011. *Densidad y abundancia relativa de aves y mamíferos en el sector sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y comunidades adyacentes de la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de maestría, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Garmendia, A., V. Arroyo-Rodríguez, A. Estrada, E.J. Naranjo y K.E. Stoner, 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29: 331-344.

- Griffiths, M., y C.P. Van Schaik, 1993. The impact of human traffic on the abundance and activity periods of Sumatran rain forest wildlife. *Conservation Biology* 6: 623-626.
- Hill, K., J. Padwe, C. Bejyvagi, A. Bepurangi, F. Jakugi, R. Tykuarangi y T. Tykuarangi, 1997. Impact of hunting on large vertebrates in Mbaracayu Reserve, Paraguay, *Conservation Biology* 6: 1339-1353.
- Howe, H.F., y J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- IUCN, 2015. *International Union for Conservation of Nature. Red List of Threatened Species. Version 2015.2.* Disponible en <<http://www.iucnredlist.org>>.
- Karanth, K.U., y M.E. Sundquist, 1995. Prey selection by Tiger, Leopard and Dhole in tropical forests. *The Journal of Animal Ecology* 64: 439-450.
- MacKenzie, D.I., y J.D. Nichols, 2004. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation* 27.1: 461-467.
- MacKenzie, D.I., J.D. Nichols, J.E. Hines, M.G. Knutson y A.B. Franklin, 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200-2207.
- Martorell, C., y E.M. Peters, 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199-207.
- Myers, N., 1995. Environmental unknowns. *Science* 269: 358-360.
- Medellín, R., 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8: 780-799.
- Naranjo, E.J., y J.E. Bolaños, 2001. *Correlación entre índices de abundancia y densidades poblacionales de mamíferos en la selva Lacandona, México*, en *Proceedings of the fifth International Congress on Wildlife Management in Amazonia and Latin America*, Bogotá, Fundación Natura.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo, 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 21(1): 21-82.
- Ramírez-Mejía, D., y E. Mendoza, 2010. El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas* 12(1): 8-13.
- Rapport, D.J., y W.G. Whitford, 1999. How ecosystems respond to stress. *BioScience* 49: 193-203.
- Ray J., 2005. Large carnivorous animals as tools for conserving biodiversity: Assumptions and uncertainties, en J.C. Ray, K.H. Redford, R.S. Steneck y J. Berger (eds.), *Large Carnivores and Conservation of the Biodiversity*. Washington, Island Press, pp. 34-35.
- Redford, K., 1992. The empty forest. *BioScience* 42(6): 412-422.
- Scognamillo, D., I.E. Maxit, M. Sundquist y J. Polisar, 2003. Coexistence of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela llanos. *Journal of Zoology* 259: 269-279.
- Towns, V., 2013. Monitoreo poblacional de algunas especies de mamíferos de talla mayor en la selva alta perennifolia del estado de Chiapas, México. Tesis de maestría, UNAM.
- Towns, V., R. León, J. de la Maza y V. Sánchez-Cordero, 2013. Aportaciones al listado de los mamíferos carnívoros del sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. *Therya* 4(3): 627-6240.
- Wright, S.J., H. Zeballos, I. Domínguez, M.C. Gallardo, M.C. Moreno y R. Ibáñez, 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.



2.7 AVES DE LA SUBCUENCA DEL LACANTÚN

Javier de la Maza, Jorge Alfonso Mátuz, Agni Sosa-Aranda,
Rodrigo León-Pérez, Diego Noriega

2.7.1 GENERALIDADES

México es uno de los países con mayor diversidad de aves con alrededor de 1 060 especies (Navarro y Sánchez-González 2003), de las 9 720 conocidas en el mundo (Dickinson 2003). Esto se debe a su ubicación geográfica que representa la transición entre la región neártica y la neotropical, además de ser considerado como punto estratégico de migración de aves (Cooperrider *et al.* 1986).

Chiapas es uno de los estados con mayor riqueza de avifauna, con 697 especies. En particular, en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA) se encuentran 464 especies de aves (Berlanga *et al.* 2008) que representan 44% de las del país, por lo que dicha área natural protegida es de importancia estratégica para la conservación de la biodiversidad de avifauna en México.

En la RBMA se encuentran aves emblemáticas, enlistadas en la categoría de especies en peligro de extinción de acuerdo con la norma oficial mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010), como el águila harpía (*Harpia harpyja*), la guacamaya roja (*Ara macao cyanoptera*), el manaquín de cabeza roja (*Pipra mentalis*) y el águila monera (*Morphnus guianensis*). La subcuenca del río Lacantún es de los últimos refugios en donde estas especies pueden encontrar las condiciones necesarias para su supervivencia.

El conocimiento de la comunidad de aves de la subcuenca puede ser útil para evaluar el estado de conservación de los ecosistemas, ya que existen distintas especies que se encuentran sólo en condiciones particulares y son sensibles a cambios en el hábitat (Ramírez-Albores 2006).

2.7.2 AVES RIPARIAS

Natura y Ecosistemas Mexicanos ha llevado a cabo recorridos para el muestreo de presencia/ausencia de aves, que nos han permitido identificar 183 especies de las zonas riparias. A pesar de que este tipo de análisis requiere mayor tiempo y esfuerzo de investigación, las especies identificadas son útiles para conocer la composición y estructura de la comunidad en la ribera del Lacantún.

Algunas especies son avistadas en pocas ocasiones, como son la garza agami (*Agamia agami*), el zopilote rey (*Sarcoramphus papa*) y el águila elegante (*Spizaetus ornatus*). Otras especies destacan por ser avistadas con mayor frecuencia, en casi todos los recorridos realizados en el muestreo, como las garzas (*Egretta thula*, *E. caerulea*, *Bubulcus ibis*, *Ardea herodias* y *Tigrisoma mexicanum*), los martin pescadores (*Megaceryle torquata*, *Chloroceryle amazona*, *Ch. americana* y *Ch. aenea*), la pea (*Psilorhinus morio*), la oropéndola (*Psarocolius montezuma*), los pericos (*Eupsittula nana*, *Amazona fari-nosa* y *A. autumnalis*), la golondrina (*Tachycineta albilinea*), el vencejo (*Streptoprocne zonaris*), el tucán real (*Ramphastos sulfuratus*) y la pava cojolita (*Penelope purpurascens*).

Por otro lado, existen casos de especies que no estaban reportadas para la Selva Lacandona y cuyos avistamientos recientes han sido motivo de interés por su significado ecológico; tal es el caso de la cigüeña jabirú (*Jabiru mycteria*) y el águila monera (*Morphnus guianensis*).

El primer avistamiento de la cigüeña jabirú fue de un individuo el 28 de diciembre de 2012 en la ribera

Águila monera (*Morphnus guianensis*). JME



Penelope purpurascens.



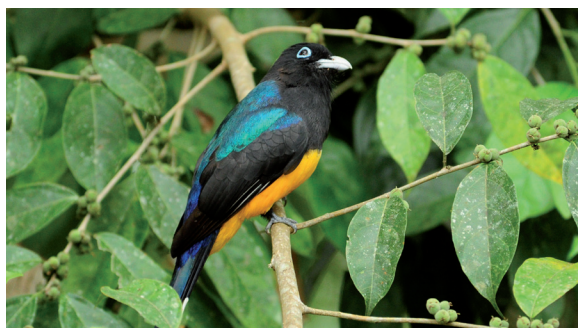
Phaethornis longirostris.



Aramides cajanea.



Thraupis abbas.



Trogon melanocephalus.



Pteroglossus torquatus.



Heliornis fulica.



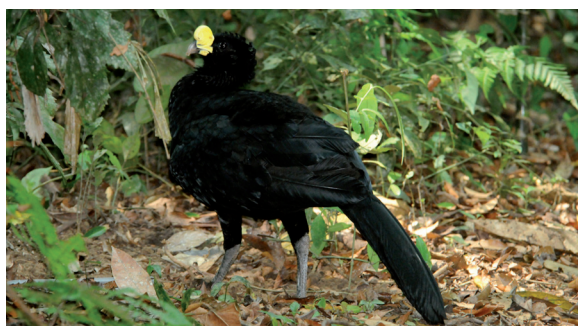
Cochlearius cochlearius.



Tigrisoma mexicanum.



Tangara larvata.



Crax rubra.



Ardea herodias.



Mycteria americana.



Agamia agami.



Sarcoramphus papa.



Himantopus mexicanus.



Mycteria americana.



Pseudoscops clamator.



Momotus momota.

del Lacantún. En los años subsiguientes (2013 y 2014) se obtuvo el registro de una pareja también durante los meses de invierno y la localización de un nido, el cual, de acuerdo con información de los pobladores locales, fue exitoso produciendo una cría.

Este nido se localizó en una parcela (UTM 740323 y 1809132, a 132 msnm) en un árbol de cantemó (*Acacia glomerosa*), a 29.5 m de altura. A finales de 2014 el nido volvió a ser ocupado, pero fue abandonado unos meses después, durante los primeros días de enero del 2015. Desconocemos la causa y sólo podemos afirmar que observamos la presencia de zopilotes (*Coragyps atratus*) días anteriores al suceso.

Recientemente, durante los meses de mayo y junio de 2015, se ha registrado la presencia de jabirúes (dos adultos y un juvenil) alimentándose en cuerpos de agua temporales poco profundos y en las playas del Lacantún en compañía de otras especies como garzas, chorlitos, playeros, martines pescadores y la cigüeña común (*Mycteria americana*). Esto sugiere que esta especie ha utilizado esta zona como sitio de reproducción en los últimos años.

Cabe destacar que la presencia de jabirú no la hemos registrado en cuerpos de agua similares dentro de la RBMA, con ecosistemas naturales bien conservados, sino que se ha establecido en la porción del municipio Marqués de Comillas que ha sido transformada a pastizales y sembradíos por las actividades agropecuarias. En esta zona existe una gran variedad de cuerpos de agua superficiales (lagunas y lagunetas) que por la modificación de la selva original se han convertido en un paisaje con vegetación tipo sabanoide similar al de los grandes humedales de Tabasco. Dichas perturbaciones antropogénicas, en sinergia con otros fenómenos como el cambio climático, podrían estar favoreciendo el establecimiento de la especie en la subcuenca del Lacantún.

En el caso del águila monera o águila crestada (*Morphnus guianensis*), ésta fue registrada por primera vez para México en la subcuenca del Lacantún en el año 2004 (Grosselet y Gutiérrez 2007) y posteriormente, en septiembre de 2013, los autores realizamos un segundo registro en la estación Tzendales.

Los estudios preliminares de la comunidad de aves en la subcuenca del Lacantún desarrollados por Natura y Ecosistemas Mexicanos permiten conocer la composición y estructura de dicha comunidad en la zonas riparias y ha sentado las bases para realizar el monitoreo de este grupo en la zona. Sin embargo, es necesario realizar recorridos terrestres dentro de la RBMA y en los fragmentos de Marqués de Comillas para poder tener un entendimiento completo de la comunidad de aves en la región.

2.7.3 LA GUACAMAYA ROJA EN MÉXICO; CONOCIMIENTO DE LA ÚLTIMA POBLACIÓN SILVESTRE

La guacamaya roja (*Ara macao*) es un ave perteneciente a la familia de los psitácidos a la cual también pertenecen, en América, los pericos y cotorros (AOU 1983; Howell y Webb 1995). Esta especie se



Jabirú (*Jabiru mycteria*). JME



distingue por la belleza de su plumaje de color rojo escarlata, amarillo y azul en sus alas. Esta ave habita principalmente en los bosques tropicales húmedos (Wiedenfeld 1994); donde prefiere zonas riparias e inundables por debajo de los 400 msnm (Renton 2002).

Actualmente se reconocen dos subespecies de guacamaya roja: *Ara macao cyanoptera* y *Ara macao macao* (Wiedenfeld 1994). Las diferencias fenotípicas entre las dos subespecies son perceptibles en la configuración de los colores de las alas: *A. macao macao* presenta una coloración verde, claramente visible, mientras que dicho color en *A. macao cyanoptera* es poco visible en la unión del amarillo y el azul del ala. De acuerdo con estudios genéticos realizados por Schmidt y Amayo en 2008 se reconocen las dos subespecies señaladas por Wiedenfeld.

Históricamente *A. macao cyanoptera* se distribuía desde el norte de México hasta el sur de Nicaragua, mientras que *A. macao macao* se distribuía desde Panamá hasta la zona del Mato Grosso en Brasil (Forshaw 1989). La zona del centro de Nicaragua así como Costa Rica son consideradas áreas de contacto de las dos subespecies (Iñigo 1992; Wiedenfeld 1994).

La guacamaya roja se alimenta de una gran variedad de frutos y semillas de al menos 56 especies vegetales a lo largo de su rango de distribución (Renton y Monterrubio-Rico 2005), por lo que es considerada un importante depredador de frutos y dispersor de semillas, lo cual puede influir en la dinámica de los ecosistemas (Mijal 2001).

Era considerada como un ave monógama (que tiene una sola pareja a lo largo de su vida); sin embargo, observaciones recientes indican que las guacamayas pueden llegar a tener varias parejas a lo largo de su vida (Rony García com. pers.). En la Selva Lacandona la temporada de anidación comienza en el mes de noviembre, cuando las parejas se cortejan, aparean y exploran sitios potenciales para anidar. Generalmente ponen entre uno y tres huevos por nidada aunque se han encontrado nidadas de hasta cuatro huevos (obs. pers.), los cua-

les incuban entre 28 y 35 días (Renton 2003). La eclosión ocurre en los meses de febrero a mayo (obs. pers.); el éxito de las nidadas es de 0.6 a 1.3 crías por pareja (Iñigo-Elías 1996; Carreón-Arroyo 2006), a las cuales los padres alimentan hasta que logran completar su plumaje y así emprender el vuelo. Las crías abandonan el nido durante los meses de mayo a julio, entre los 57 y 65 días de edad, permaneciendo varios meses con sus padres (Renton 2000). Los adultos llegan a medir de 85 a 96 cm de cabeza a cola (Howell y Webb 1995), con un peso aproximado de 1 kg (Renton 2002).

Se estima que tan solo 20% de la población silvestre se reproduce cada año (Gomez *et al.* 2012). Además, existe un bajo porcentaje de éxito en la anidación de esta especie: sólo entre 46 y 48% sobrevive (Iñigo-Elías 1996; Carreón-Arroyo 2006; Renton y Brightsmith 2009). La causa principal de esta baja sobrevivencia es la pérdida de huevos y crías por depredadores naturales, así como por factores ambientales como tormentas y el saqueo de los pollos para el tráfico ilegal (capítulo 4.4). En conjunto estos factores hacen que esta población sea altamente vulnerable.

En México su distribución histórica comprendía los estados de Chiapas, Tabasco, Oaxaca y Veracruz y su distribución más norteña era el sur del estado de Tamaulipas. Para 1992 se reconoce la existencia de dos poblaciones silvestres en el país: una pequeña localizada en la zona de los Chimalapas, Oaxaca, con un número estimado de 50 individuos; y una segunda, de 200 parejas, en la Selva Lacandona, Chiapas (Iñigo-Elías 1996). Actualmente sólo está confirmada la presencia de la población silvestre en la subcuenca del río Lacantún y el alto Usumacinta, considerada el último relictos para la conservación de esta especie en México (De la Maza 2010).

Respecto a la existencia de la guacamaya roja en Oaxaca, la información actualizada con la que contamos, obtenida durante el desarrollo de nuestras actividades y referida por los pobladores de la selva en los Chimalapas, indica que aún podría existir una pequeña población remanente en esta región. Sin



embargo, las prospecciones que estamos realizando en la zona aún no han verificado su presencia.

La situación de conservación que enfrenta la guacamaya roja en México es alarmante. Las poblaciones han desaparecido y disminuido por causa de diversos factores antropogénicos. El crecimiento de la frontera agropecuaria y el establecimiento de asentamientos humanos ha provocado la disminución de su hábitat potencial en un 86% desde 1967 (Navarro Sigüenza 2009). Aunado a la pérdida de cobertura forestal, las poblaciones de la especie han sido fuertemente impactadas por el tráfico ilegal, para su venta como aves de ornato desde los años setenta (Renton 2000). Actualmente la especie se encuentra enlistada en la Norma Oficial Mexicana dentro de la categoría “en peligro de extinción” (NOM-059-SEMARNAT-2010).

Debido a que la población de guacamaya roja que habita en la subcuenca del Lacantún es de importancia estratégica para la conservación de la

especie en México, desde 1979 algunos de los integrantes de Natura y Ecosistemas Mexicanos han llevado a cabo importantes esfuerzos para proteger el hábitat de esta especie dentro de las ANP de la Selva Lacandona y en los remanentes de selva del municipio Marqués de Comillas. Además, con el propósito de generar una línea base de conocimiento de la especie, en los años ochenta y noventa se apoyó la realización de estudios biológicos y de poblaciones en la región. A partir del año 2003 se inicia con el “Proyecto de conservación y recuperación de la guacamaya roja en la subcuenca del río Lacantún”, basado en seis líneas estratégicas (De la Maza 2010), enumeradas a continuación y que se vinculan con diversas acciones que lleva a cabo Natura y Ecosistemas Mexicanos en la Selva Lacandona: investigación (capítulo 2.3); protección del hábitat (capítulo 5.1); protección de los árboles de anidamiento (capítulo 5.9); rescate y rehabilitación (capítulo 5.9); difusión y edu-

cación ambiental (capítulo 5.11), y fortalecimiento a la vigilancia (capítulo 4.4).

Programa de Monitoreo de la guacamaya roja en la subcuenca del río Lacantún

Por la crítica situación en la que se encuentra la población silvestre de guacamaya roja en nuestro país, para el desarrollo de la línea estratégica de investigación, el equipo de Natura y Ecosistemas Mexicanos llevó a cabo un muestreo poblacional de la especie en la subcuenca del Lacantún. El objetivo del muestreo fue conocer el estado actual de la población en la subcuenca y sentar las bases para un programa de monitoreo que nos permita detectar cambios y tendencias en el futuro. Dicha infor-

mación es de vital importancia para la toma de decisiones y el desarrollo de programas de conservación *in situ* de la especie y su hábitat.

La metodología para el estudio poblacional se diseñó con el asesoramiento de la NABCI (North American Bird Conservation Initiative), de la Conabio y como parte del Programa de Conservación de Especies en Riesgo (Procer) de la Conanp.

El muestreo cubrió 120 km del río Lacantún, subdivididos en cinco transectos de 24 km (triansecto 1 al 5) y dos transectos de aproximadamente 20 km en los ríos Tzendales y Lacanjá (triansectos A1 y A2), ambos afluentes del Lacantún (Fig. 2.7.1).

Los transectos se muestrearon mensualmente en dos pulsos de muestreo. En el primer pulso se recorrieron los transectos 1, 3, 5 y A1 y al día

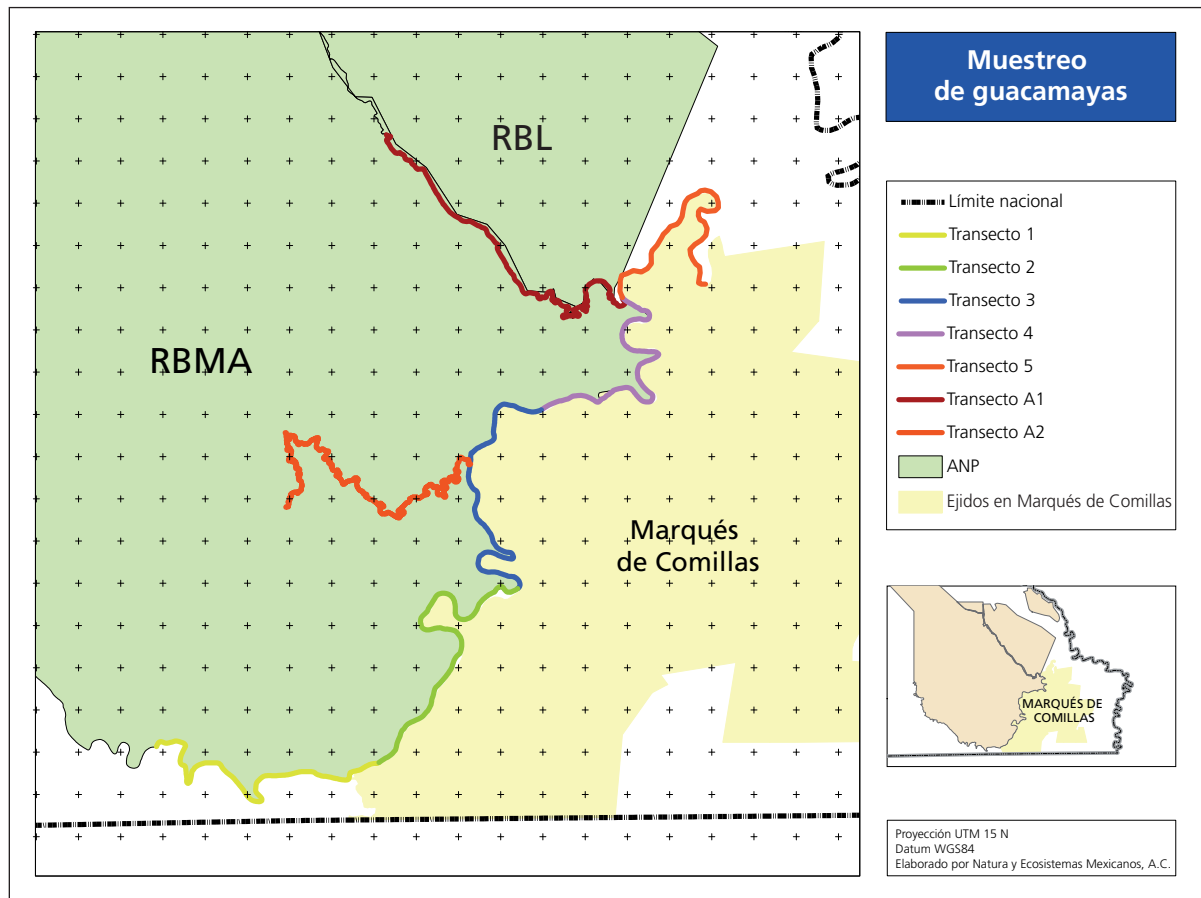


Figura 2.7.1 Transectos de muestreo de guacamaya roja.

siguiente, en el segundo pulso, los transectos 2, 4 y A2. Este método intercalado permitió separar geográficamente los transectos, ya que de este modo la probabilidad de que los conteos de individuos en cada pulso sean independientes, es mayor. Los recorridos se hicieron en lancha al amanecer, que es cuando las aves presentan mayor actividad.

Se realizaron un total de 24 pulsos de muestreo en 12 meses: de septiembre de 2013 a marzo de 2014; de agosto a octubre de 2014 y de diciembre de 2014 a enero de 2015. En cada pulso se registró la ubicación geográfica de los individuos de guacamaya avistados y se identificó al resto de las especies de aves observadas en el recorrido.

De acuerdo con lo que hemos observado en estos 12 meses, el resultado más evidente es la

ocupación territorial de la guacamaya roja en la subcuenca del Lacantún. Dos aspectos fundamentales son el número de veces que vemos a la especie (número de registros) y el número de individuos vistos.

En promedio se avistaron 105 individuos de guacamaya mensualmente. La mayoría de los registros corresponden, al menos, a una pareja de individuos y regularmente se observaron parvadas de entre 7 y 10 individuos. Sin embargo, en ocasiones se llegaron a registrar parvadas de 20 y hasta 46 individuos.

Considerando la suma de todos los individuos avistados en el muestreo, observamos que la abundancia de la especie aumenta hacia el transecto 5 que corresponde a la porción media de la subcuen-

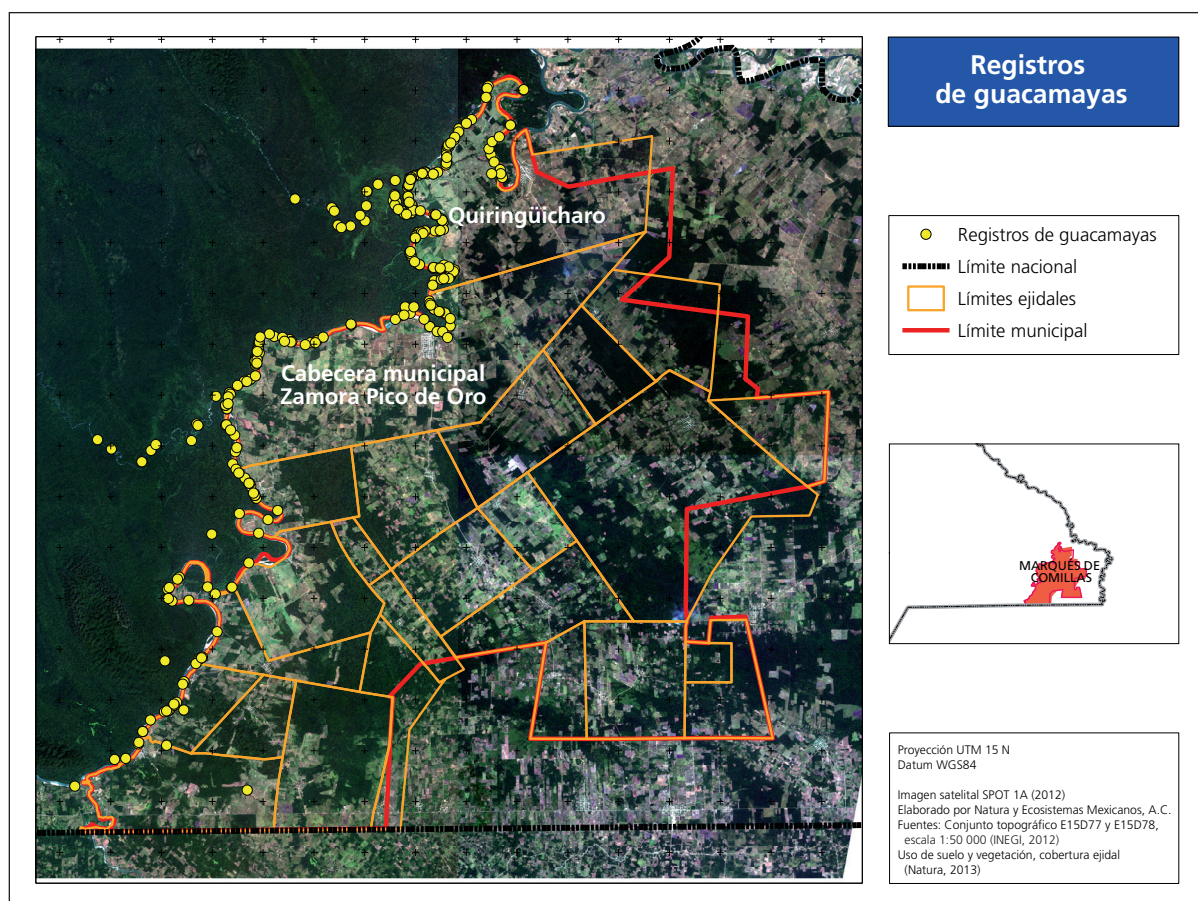


Figura 2.7.2 Mapa de registros de guacamaya roja.

ca y disminuye hacia el transecto 1 que corresponde a la porción alta de la subcuenca (Fig. 2.7.2).

En el caso del número de registros por transecto esta relación se mantiene, con excepción del transecto 4, que presentó mayor número de registros que el transecto 5 (Fig. 2.7.3); esto quiere decir que aunque en el transecto 4 se observaron guacamayas más veces, en el transecto 5 se observaron parvadas más grandes. De hecho, en este último transecto se registró a la parvada más grande de todo el muestreo que fue de 46 individuos, mientras que en el transecto 4 la parvada de mayor tamaño fue de 33 individuos. En la porción alta de la cuenca, hacia el río Ixcán (transectos 1 y 2), el tamaño de las parvadas es menor de 10 individuos y tanto en los afluentes (ríos Tzendales y Lacanjá) como en la zona de transición entre la porción alta y media de la subcuenca (transecto 3), las parvadas de mayor tamaño no exceden los 15 individuos.

De lo anterior podemos inferir que la población de guacamaya roja en la subcuenca del río Lacantún está presente principalmente en las zonas más planas, bajas e inundables donde se forman grandes meandros en las riberas adyacentes a los ejidos de Quiringüicharo y Zamora Pico de Oro. Esto puede deberse a que en esta zona abunda la palma de corozo (*Attalea liebmanni*), cuyo fruto es consumido por la guacamaya roja de manera regular.

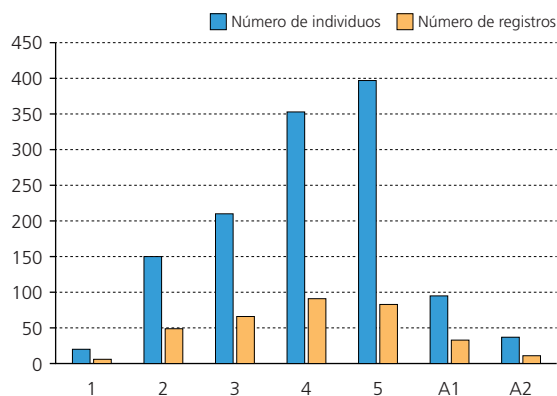


Figura 2.7.3 Registros e individuos avistados por transecto.

Por otro lado, hacia el río Usumacinta, la presencia de guacamayas es escasa a pesar de existir condiciones similares a los transectos en donde más se concentran. Esto lo hemos confirmado con un muestreo que comenzó en el mes de octubre de 2014, en la subcuenca del alto Usumacinta. Se sabe que hace más de 30 años, en la parte baja de la subcuenca del Lacantún, donde hoy se localiza el ejido Benemérito de las Américas, con frecuencia se observaban grandes parvadas de la especie (De la Maza obs. pers). Consideramos que el factor que determina esta disminución es el alto grado de degradación ambiental y el cambio de uso de suelo que ha ocurrido en esta región (capítulo 4.1). Estos factores han repercutido negativamente en la disponibilidad de hábitat y recursos para la guacamaya.

Hasta el momento sabemos que existen por lo menos 138 individuos de guacamaya en la subcuenca del Lacantún. Esto resulta del número máximo de individuos avistados en un solo pulso de muestreo, el cual corresponde al mes de diciembre de 2014. Dado que este registro se realizó en un solo pulso en transectos separados geográficamente, podemos asegurar que no hay recuento de individuos. Es notable que el pulso con el menor número de individuos registrados fue el segundo pulso del mismo mes, con 17 individuos (Fig. 2.7.4). Con la suma de ambos pulsos del mes de diciembre de 2014, se obtuvo el número máximo mensual de 155 individuos, contrario a lo observado en el mes de marzo de 2015, cuando el total de individuos avistados en los dos pulsos de muestreo fue de 63.

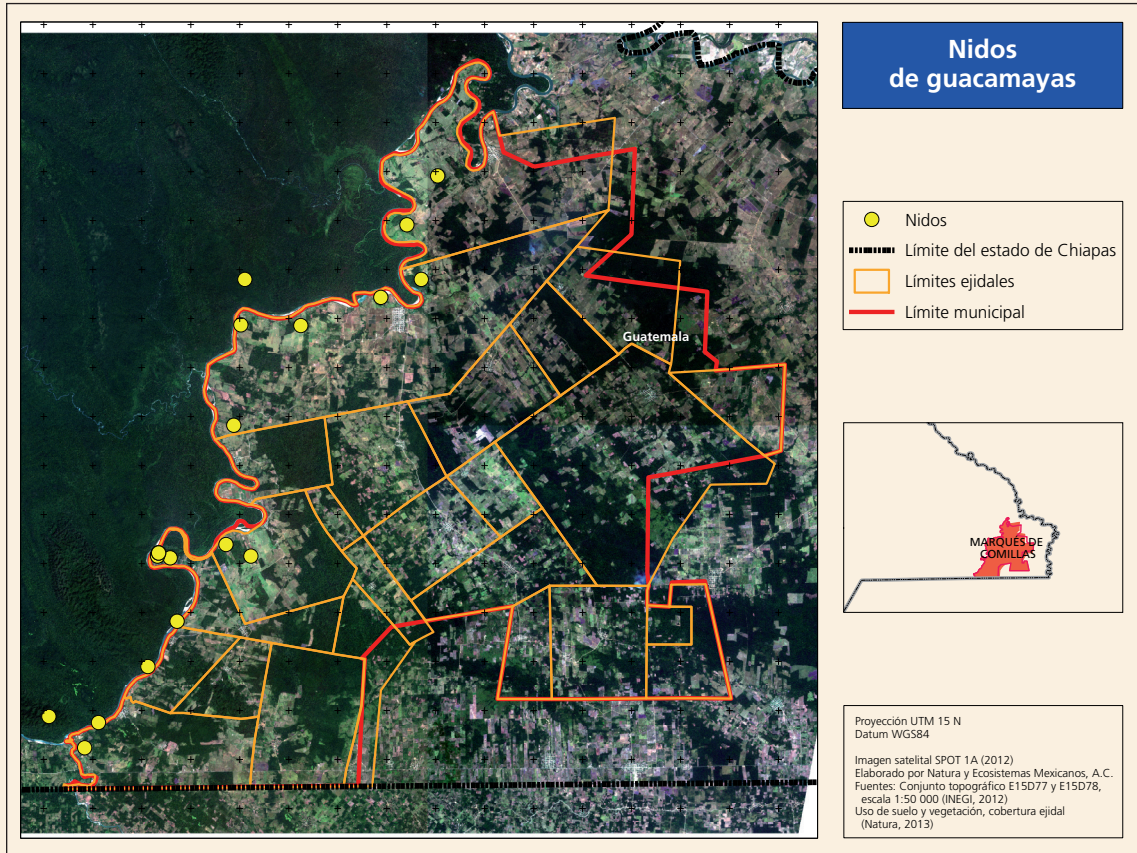
Aún no contamos con los datos suficientes para hablar de la dinámica temporal de la población silvestre de guacamaya roja. Hasta ahora no encontramos diferencias en el número de guacamayas avistadas a lo largo del año. Esto puede ser consecuencia de que la población es residente y las migraciones no afectan el número promedio de individuos registrados mensualmente. Una excepción es la ligera disminución de avistamientos en los meses de febrero y marzo (Fig. 2.7.5), la cual atribuimos

Recuadro 2.7.1 MONITOREO DE NIDOS DE GUACAMAYA ROJA

Como parte de las líneas estratégicas de investigación, conservación y recuperación de la guacamaya roja que se refieren a protección del hábitat, protección de los árboles de anidamiento, fortalecimiento de la vigilancia y rescate y rehabilitación, se realizó el monitoreo de nidos de guacamaya roja en la subcuenca del río Lacantún. El objetivo del estudio es conocer la dinámica poblacional y la distribución espacial de los nidos, para desarrollar estrategias de conservación de la guacamaya roja.

La búsqueda de nidos se ha realizado desde el año 2003 hasta la fecha. Durante los meses de noviembre y diciembre se llevan a cabo recorridos en la ribera del Lacantún, sus afluentes y en ejidos ribereños de Marqués de Comillas. Se identifican nidos potenciales de guacamaya roja mediante la localización de árboles con un hueco de tamaño adecuado para anidación de la especie. Posteriormente se monitorean dichos huecos para verificar su ocupación por parejas en cortejo y durante todo el proceso de anidamiento. En algunas ocasiones la presencia de las guacamayas nos llevó a localizar la ubicación de nidos.

Otro medio para localizar nidos es la colaboración de los pobladores de Marqués de Comillas, quienes en el marco del “Plan de recuperación de la guacamaya roja” (capítulo 5.9), participan reportando nidos en sus parcelas y comprometiéndose a conservar el árbol en pie y vigilar el nido hasta que los polluelos vuelen o, en su caso, dándonos acceso para recuperar las nidadas vulnerables y ser manejados *in situ*.



Actualmente se tiene registro de 28 nidos de guacamaya roja, localizados en la RBMA y en su zona de influencia, Marqués de Comillas (véase mapa). Se ha observado que la mayor concentración de nidos se encuentra en áreas cercanas al río Lacantún, lo que indica una fuerte dependencia de la especie respecto a los ecosistemas riparios. Sin embargo, existen algunos nidos que se han registrado hasta a 10 km del río.

Durante el monitoreo se han detectado nidos en la RBMA y en los ejidos de Marqués de Comillas. Estos últimos son los más evidentes y constituyen la mayoría de los nidos registrados, mientras que en la RBMA tenemos menos registros de nidos. Esto último lo atribuimos a que la vegetación primaria en la RBMA genera un dosel cerrado que dificulta la detección de los nidos, en contraste con los nidos en los ejidos que resultan fáciles de avistar a consecuencia del aislamiento de los árboles ocupados por la especie.

Además, se ha observado que algunos nidos no son utilizados todos los años, mientras que otros pueden llegar a ser ocupados hasta dos veces en la misma temporada. En ocasiones los nidos son abandonados cuando la estructura del árbol se ve afectada por fenómenos como la inundación del nido durante la época de lluvias, la cicatrización de la oquedad, el ocultamiento por quedar debajo de epífitas, al quedar inmersos en un dosel cerrado o la caída del propio árbol.

A lo largo del monitoreo se observó que el macho y la hembra buscan y seleccionan el hueco juntos y en la mayoría de los casos, como señala Íñigo (1992), son huecos trabajados previamente por otras aves como tucanes, loros y carpinteros.

Del lado de la RBMA las guacamayas seleccionan árboles emergentes al borde de la selva con orientación al río Lacantún o sus afluentes y buscan un panorama abierto que les permita tener una visión amplia del terreno. La altura de los nidos oscila entre 14 y 36 metros.

Las especies de árboles más utilizadas por la guacamaya roja en la subcuenca del Lacantún son el amargoso (*Vatairea lundellii*), la ceiba (*Ceiba pentandra*), el jobo (*Spondias mombin*), el luín (*Ampelocera hottlei*), el plumillo (*Schizolobium parahyba*) y la palma de corozo (*Attalea liebmanni*). De estos, la ceiba es el árbol que se utiliza con mayor frecuencia. En contraste con este estudio, dentro de la misma Selva Maya, en la República de Guatemala, la especie ocupa en el 99% de los casos el árbol cantemó (*Acacia glomerosa*) para anidar (Rony García 2015 com. pers.). En cuanto a la orientación de las oquedades, a diferencia de lo señalado por Íñigo en 1992 sobre la preferencia de orientación hacia el sureste, nuestros datos no indican que los nidos tengan una orientación determinada.

Se han identificado algunas causas de decesos en la nidada, por ejemplo la depredación por otras aves, como el halcón guaco (*Micrastur semitorquatus*) y el tucán (*Ramphastos sulfuratus*); el ataque por colmoyotes (larvas de mosca parásita) y la inundación del nido. Sin embargo, destaca la presión de origen antrópico como la mayor causa de pérdida de las nidadas.

La pérdida de la vegetación primaria provocada por el avance de la frontera agropecuaria en Marqués de Comillas ha presionado de tal forma que las guacamayas tienen que utilizar árboles que colindan con acahuales jóvenes, zonas de cultivos e incluso en árboles aislados en medio de potreros. Estos sitios de anidamiento dejan a la población vulnerable ante disturbios y perturbaciones naturales pero principalmente los nidos con estas características son saqueados frecuentemente para su comercio ilegal.

El monitoreo continuo de los nidos y el seguimiento de las nidadas de la guacamaya roja nos ha permitido conocer más a fondo la dinámica de la población silvestre, así como las amenazas naturales y antropogénicas en la región sur de la Selva Lacandona. Además se ha generado información importante sobre el ciclo de vida de la especie.

La localización de los nidos permitió identificar a la vegetación riparia como sitios en donde existe mayor presencia de guacamayas; por lo tanto, es posible desarrollar estrategias puntuales de conservación en estos ecosistemas. Por lo anterior, consideramos fundamental dar prioridad al programa de Pagos por Servicios Ambientales en ejidos ribereños y dar continuidad al programa de restauración de riberas que Natura y Ecosistemas Mexicanos lleva a cabo, como parte de la estrategia para la conservación de la especie.

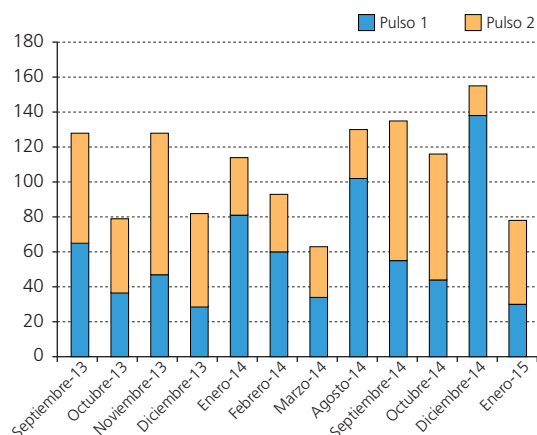


Figura 2.7.4 Número de individuos registrados por pulsos.

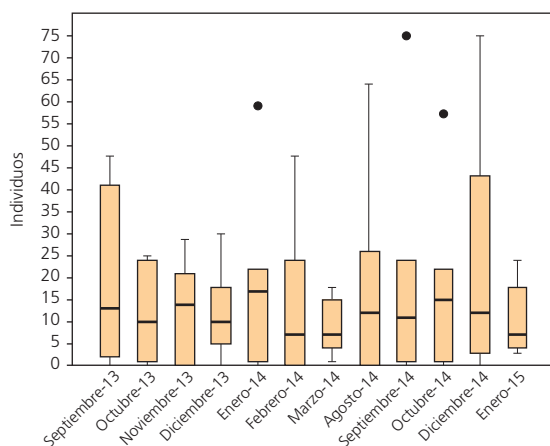


Figura 2.7.5 Promedio del número de individuos registrados por mes.

a que es el periodo reproductivo de la especie y muchos individuos permanecen ocupados en el cuidado de la nidada.

En comparación con el resto de las aves, la frecuencia de avistamiento de la guacamaya es de 7%, siendo una de las cinco especies más avistadas, al igual que la pea (*Psilorhinus morio*) con 5%, la oropéndola (*Psarocolius montezuma*) con 6%, el perico (*Eupsittula nana*) con 7% y la garza garrapatera (*Bubulcus ibis*) con 12%. Cabe aclarar que el diseño del muestreo está dirigido a la guacamaya roja, por lo que sólo considera especies conspicuas (de fácil detección); se descartan un gran número

de aves, sobre todo las de menor tamaño y las que no reproducen cantos o llamados, debido a la velocidad del recorrido y a que la distancia a la ribera no permite identificar fácilmente las especies.

Como recomendaciones finales, es necesario realizar un monitoreo a largo plazo de la población, para entender la dinámica temporal de la población, es decir, identificar si la población silvestre disminuye, aumenta o se mantiene. Otro objetivo importante será identificar patrones de migración entre la población del Lacantún y las poblaciones de los países vecinos (Bélica y Guatemala). Actualmente, Natura y Ecosistemas Mexicanos se encuentra colaborando con organizaciones dedicadas a la conservación de la guacamaya roja en ambos países.

REFERENCIAS

- AOU, 1983. American Ornithologists' Union. *Check-list of North American Birds*, 7th ed., Washington. Disponible en <<http://www.aou.org>>.
- Berlanga, H., V. Rodríguez-Contreras, A. Oliveras de Ita, M. Escobar, L. Rodríguez, J. Vieyra, V. Vargas, 2008. Red de conocimientos sobre las aves de México (AVESMX), México, Conabio. Disponible en <http://avesmx.conabio.gob.mx/lista_region?tipo=estado>.
- Carabias, J., J. Sarukhán, J. de la Maza y C. Galindo, 2010. *Patrimonio natural de México. Cien casos de éxito*. México, Conabio.
- Carreón-Arroyo, G., 2006. Ecología y biología de la conservación de la guacamaya roja (*Ara macao*) en la selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Chesser, R. Terry, R. C. Banks, C. Cicero, J.L. Dunn, A.W. Kratter, I.J. Lovette, A.G. Navarro-Sigüenza, P.C. Rasmussen, J.V. Remsen Jr., J.D. Rising, D.F. Stotz y K. Winker, 2014. Fifty-Fifth Supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *The Auk: Ornithological Advances* 131: CSI-CSxv.
- Dickinson, E.C. (ed.), 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*, Revised and enlarged 3rd ed., Londres, Christopher Helm.

- Forshaw, J.M., 1989. *Parrots of the World*. Melbourne, Lansdowne Editions.
- Grosselet, M., y D. Gutiérrez Carbonel, 2007. Primera observación confirmada del águila crestada, *Morphnus guianensis*, para México. *Cotinga* 28: 74-75.
- Howell, S.N.G. y S. Webb, 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Nueva York, Oxford University Press.
- Íñigo-Elías, E.E., 1996. Ecology and breeding biology of the Scarlet Macaw (*Ara macao*) in the Usumacinta drainage basin of Mexico and Guatemala. Tesis de doctorado, Gainesville, The Florida Museum—University of Florida.
- IUCN, 2015. International Union for Conservation of Nature. *Red List of Threatened Species*. Version 2015.2. Disponible en <<http://www.iucnredlist.org>>.
- Mijal, M., 2001. "Ara macao" (on-line), Animal Diversity Web. Disponible en <http://animaldiversity.org/accounts/Ara_macao/>.
- Navarro Sigüenza, A., y L.A. Sánchez-González, 2003. La diversidad de las aves, en H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.), *Conservación de aves, experiencias en México*. México.
- Ramírez-Albores, J.E., 2006. Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropica* 6 (2).
- Renton, K., 2000. Scarlet Macaw, en R.P. Reading y B.J. Miller (eds.), *Endangered Animals: A Reference Guide to Conflicting Issues*. Westport, Greenwood Press, pp. 253-257.
- Renton, K., 2002. Seasonal variation in occurrence of Macaws along a rainforest river. *Journal of Field Ornithology* 73(1): 15-19.
- Renton, K., 2006. Diet of adult and nestling Scarlet Macaws in southwest Belize, Central America. *Biotropica* 38: 280-283.
- Renton, K., y D.J. Brightsmith, 2009. Cavity use and reproductive success of nesting Macaws in lowland forest of southeast Peru. *Journal of Field Ornithology* 80: 1-8.
- Renton, K., P. Oropeza, E. Rendón y L. Araujo (eds.), 2009. *Programa de acción para la conservación de la especie. Guacamaya roja (Ara macao cyanoptera)*, México, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Renton, K., T.C. Monterrubio-Rico, G. Carreón-Arroyo y E.E. Íñigo-Elías, 2003. *Guacamaya roja (Ara macao cyanoptera)*. Ficha para el libro rojo de las aves de México y el Método de Evaluación de Riesgo.
- Ríos-Muñoz, C.A., y A.G. Navarro-Sigüenza, 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitología Neotropical* 20: 491-509.
- Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre de 2010.
- Wiedenfeld, D.A., 1994. A new subspecies of Scarlet Macaw and its status and conservation. *Ornitología Neotropical* 5: 99-104.



2.8 ANFIBIOS Y REPTILES DE LA SUBCUENCA DEL LACANTÚN

Antonio Ramírez, Rodrigo León-Pérez, Diego Noriega

2.8.1 GENERALIDADES

La herpetofauna mexicana comprende alrededor de 1 165 especies conocidas en la actualidad, de los cuales 361 son anfibios y 804 reptiles (Flores-Villela *et al.* 2004). La Selva Lacandona constituye una de la regiones tropicales más ricas en especies de anfibios y reptiles en nuestro país. Actualmente se tienen registradas 119 especies en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), de las cuales 35 corresponden a anfibios y 84 a reptiles, y potencialmente se estima la presencia de cuando menos otras cinco especies de anfibios y siete de reptiles.

Durante los últimos tres años, Natura y Ecosistemas Mexicanos ha realizado el monitoreo de la herpetofauna en la subcuenca del Lacantún para conocer la riqueza de especies de la zona. Esto se realizó mediante recorridos sistemáticos mensuales, diurnos y nocturnos, empleando el método de búsqueda dirigida e intensiva en siete transectos en la porción sur de la RBMA cercanas a las estaciones Chajul y Tzendales (Fig. 2.8.1).

Se ha registrado un total de 34 especies de anfibios (apéndice 4): 28 ranas y sapos que pertenecen al orden Anura y seis salamandras del orden Caudata, entre las cuales se ha documentado la presencia de la salamandra *Bolitoglossa dofleini*, lo cual representa un nuevo registro para México. Además se confirma la presencia de la salamandra *Bolitoglossa mexicana*, anteriormente reportada por otros autores como especie probable.

En el caso de los reptiles se ha podido constatar la presencia de 70 especies de las 85 reportadas para la zona (cuadro 2.8.1): 25 lagartijas y 37 serpientes (orden Squamata), siete tortugas (Testudi-

nes) y un cocodrilo (Crocodylia) (recuadro 2.8.1). De los registros realizados se amplía la distribución regional de dos especies: la tortuga *Claudius angustatus* y la lagartija *Sceloporus serrifer*. Asimismo, se han realizado dos nuevos registros para México: la culebra *Clelia clelia* y la lagartija *Lepidophyma maya* conocida su distribución anteriormente sólo para Guatemala y Belice. Si bien se sospechaba de la presencia potencial en la zona de estas especies (Lazcano-Barrero *et al.* 1992), hasta ahora no se había documentado su presencia.

2.8.2 MONITOREO DE LA COMUNIDAD DE ANFIBIOS

Los anfibios representan uno de los grupos más vulnerables a la perturbación, debido a que sus ciclos reproductivos son sumamente dependientes del estado de conservación del hábitat y la gran mayoría de las especies requieren sistemas acuáticos. Además, la característica biológica de tener piel desnuda y permeable los hace susceptibles a los contaminantes propagados por el agua que se acumulan en el tejido a mayor tasa que en otros vertebrados (Bosch 2003). Todas estas características hacen de los anfibios uno de los grupos de vertebrados más importantes como indicadores del estado de conservación del ecosistema.

Los anfibios enfrentan un gran problema que es la posible presencia de enfermedades emergentes (Collins y Strofer 2003). Por ello hemos aplicado el protocolo de muestreos cutáneos para la detección del hongo quitridio (*Batrachochytrium dendrobatidis*) en la comunidad de anfibios de la subcuenca del Lacantún. Hasta el momento no se han encontrado

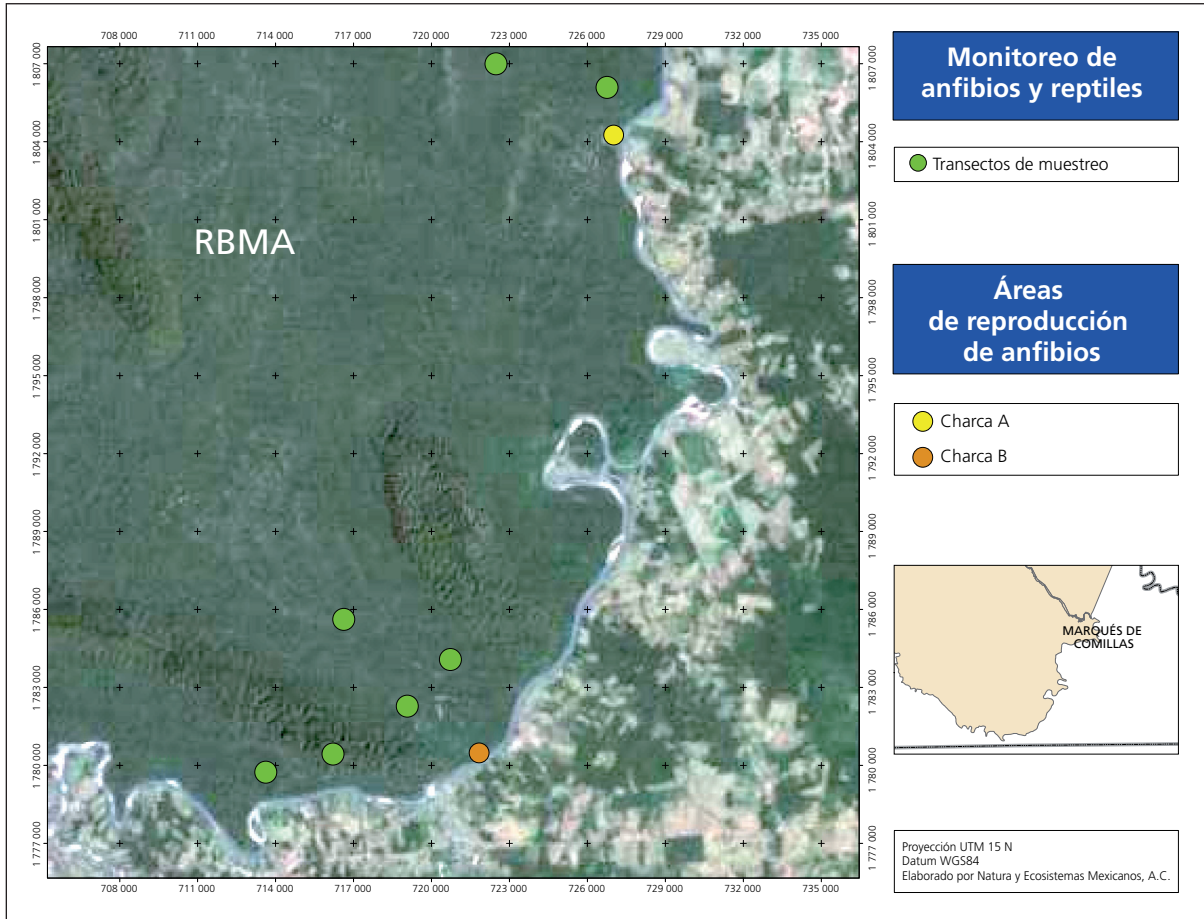


Figura 2.8.1 Ubicación de transectos de muestreo de herpetofauna.

indicios de dicha enfermedad en renacuajos, o bien, casos de muertes masivas que afecten las poblaciones de adultos localmente.

Hemos realizado estudios en sitios de reproducción de anuros (sapos y ranas), con el objetivo de conocer la riqueza de especies y las fluctuaciones de las poblaciones a lo largo del tiempo. Desde 2013 hemos monitoreado anualmente, durante la época de lluvias (junio a septiembre), dos sitios de reproducción (Fig. 2.8.1). Se han identificado dos charcas en la RBMA, una cercana a la Estación Chajul (A) y la segunda a 200 m de la Estación Tzendales (B). El estudio hace suponer que dicha composición está estrechamente relacionada con el tipo de vegetación presente en cada sitio (cuadro 2.8.1).

Cuadro 2.8.1 Listado de especies de anuros registrados en amplexo en charcas estudiadas

Especie	Chajul	Tzendales
<i>Agalychnis callidryas</i>	X	X
<i>Trachycephalus typhonius</i>	X	X
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	X	X
<i>Smilisca baudinii</i>	X	X
<i>Dendrosophus microcephalus</i>	X	
<i>Dendrosophus ebraccatus</i>	X	X
<i>Tlalocohyla picta</i>	X	
<i>Incillius campbelli</i>	X	X
<i>Rhinella marina</i>	X	
<i>Lithobates vaillanti</i>		X

Recuadro 2.8.1 EL CASO DEL COCODRILO DE PANTANO**Rodrigo León-Pérez, Antonio Ramírez, Diego Noriega**

México cuenta con tres especies del orden Crocodylia, dos de ellas pertenecientes a la familia Crocodylidae, *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*, y una especie más perteneciente a la familia Alligatoridae, *Caiman crocodilus*.

Durante los 25 años de existencia del proyecto y más de 10 años de monitoreo de la especie, así como en los recorridos realizados por el río Lacantún y sus afluentes, se ha registrado solamente la especie *Crocodylus moreletii*, la cual se caracteriza por alcanzar una talla intermedia de 2.5 a 3 metros (excepcionalmente hasta 4 metros). Es de cuerpo rollizo y coloración pardo-amarillenta o gris-olivácea con pequeñas manchas negras irregulares distribuidas desde el cuello hasta la cola, principalmente hacia los costados del cuerpo. Los caracteres morfológicos más útiles para distinguir a *C. acutus* de *C. moreletii* son las diferencias que existen en la cabeza y el cráneo. En general, la cabeza de *C. acutus* es más alargada y delgada que la de *C. moreletii* (Schmidt 1924). Otra diferencia radica en la elevación (joroba) preorbital media, la cual es más pronunciada en *C. acutus* que en *C. moreletii* (Álvarez del Toro 1974; Thorbjarnarson 1989). Sin embargo, ya que estas características se pueden traslapar con frecuencia entre ambas especies por factores como la edad, el dimorfismo sexual y la variación geográfica entre las poblaciones, no son de utilidad para la identificación confiable de las especies. Por lo anterior, Platt y Rainwater (2005) concluyeron que el patrón de escamas subcaudales es el mejor y más utilizado criterio diagnóstico para diferenciar a ambas especies. Se trata de las escamas presentes en la superficie lateral y ventral de la cola. *Crocodylus moreletii* tiene grupos irregulares de escamas en la región subcaudal (King y Brazaitis 1971; Brazaitis 1973) que no están presentes en *C. acutus*.

Históricamente, *Crocodylus moreletii* es la única especie con distribución amplia en los distintos ecosistemas hidrológicos de la zona, esto es, tanto en sistemas lóticos (ríos) como lénticos (lagos). En estudios recientes (Lazcano-Barrero *et al.* 1992 y Hernández *et al.* 2014) se ha reportado y afirmado la presencia de *Crocodylus acutus* en la región; sin embargo, esto parece derivarse de una interpretación equivocada relacionada con el nombre común con el que se identifica en la literatura a cada una de las especies del género, y que distingue a ambas especies como habitantes de ecosistemas muy específicos: la de pantano (*C. moreletii*) y la de río (*C. acutus*). Hasta ahora y con el trabajo que se realiza de monitoreo de la herpetofauna de la zona no existe evidencia de la existencia de *C. acutus* y su presencia es dudosa.

De acuerdo con las observaciones realizadas, la población de *C. moreletii* en la subcuenca del río Lacantún se encuentra en buen estado, encontrándose individuos de todas las edades y ubicando principalmente a las crías y juveniles en arroyos menores y lagunas.



JME

*Dendropsophus microcephalus.**Agalychnis callidryas.*

La charca A es un sistema léntico estacional aunque en ocasiones es alimentado por aguas del Lacantún cuando se desbordan. Está rodeada de vegetación en estado de sucesión natural que fue parcialmente intervenida hace varias décadas. Durante la época reproductiva las especies de anfibios en amplexo más abundantes son *Smilisca baudinii* y *Rhinophrynus dorsalis*, las cuales tienen eventos reproductivos masivos que a veces llegan a durar varios días. Otras especies como *Dendropsophus ebraccatus* y *D. microcephalus* también pueden ser encontradas en la charca A, aunque con menos abundancia que las primeras.

*Rhinophrynus dorsalis.*

La charca B es un sistema léntico estacional alimentado en su totalidad por agua de lluvia. La especie predominante durante la época de reproducción es *Agalychnis callidryas*, así como *Dendropsophus ebraccatus* en menor proporción, aunque se han encontrado otras especies en el sitio. La vegetación que la rodea es característica de una selva inundable, donde predomina la palma de tallo espinoso *Bactris* spp. y en el estrato herbáceo *Calathea* sp.

*Gastrophryne elegans.*

El monitoreo de las poblaciones de anfibios permite conocer la composición y la dinámica de la comunidad y las fluctuaciones de las poblaciones, así como las diferencias que existen en cada uno de los sitios.

En el futuro se planea realizar los mismos monitoreos de anfibios en sitios de características similares en la región de Marqués de Comillas y comparar los resultados con las composiciones de la comunidad encontrados en la RBMA.

*Bolitoglossa mulleri.*



Norops biporcatus.



Ameiva festiva.



Coleonyx elegans.



Anolis l. bourgeaei.



Claudius angustatus.



Plestiodon sumichrasti.



Leptophis ahaetulla.



Bothrops asper.

2.8.3 EL CASO DE *DERMATEMYS MAWII*

Dermatemys mawii, conocida en la región como tortuga grande de río, es la tortuga de mayor talla en aguas continentales del norte de Centroamérica (Álvarez del Toro *et al.* 1979). Para los habitantes mayas esta era la gran tortuga “nohoch aak” (nohoch, grande; aak, tortuga). Esta especie debió constituir una parte sustancial de la base alimentaria, ritual y comercial de las poblaciones humanas, como lo revelan los hallazgos de sus restos en basureros asociados a estructuras domésticas prehispánicas (Götz 2008).

D. mawii es el único representante de la familia Dermatemydidae que data de hace 65 millones de años. Está considerada en la categoría “en peligro crítico” en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2015). El Fondo de Conservación de Tortugas (TCF) y otras organizaciones internacionales la incluyen en la lista de las 25 especies de mayor importancia frente a la crisis de supervivencia que enfrentan las tortugas de agua dulce en todo el mundo.

Las legislaciones ambientales de los países mesoamericanos en los que se distribuye esta especie (México, Guatemala y Belice), establecen su protección en la más alta categoría, y la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) regula su aprovechamiento, colocando a *D. mawii* en el Apéndice II. Sin embargo, la aplicación local de esas regulaciones no siempre es posible y las presiones por sobreexplotación y degradación del hábitat afectan gravemente las poblaciones de la especie en todo su rango de distribución.

Por otro lado, las pocas publicaciones sobre el desarrollo de esta especie carecen de información en varios aspectos, principalmente los relacionados con el ritmo de desarrollo de las crías hasta la edad adulta, que es quizás uno de los aspectos más importantes para entender y planificar la implementación de un programa de conservación y manejo de la especie *in situ*.

Durante la temporada de lluvias, en el mes de septiembre de 2011, se registró un nido de *D. mawii* en las inmediaciones de la desembocadura del río Tzendales. El nido fue encontrado en un sustrato arcillo-limoso dentro de una cavidad abierta, con una entrada de entre ocho a diez centímetros. En el interior se pudieron observar huevos que se encontraban apilados y distribuidos en tres y cuatro capas irregulares, en parte cubiertos con tierra lodosa poco compacta. La cavidad tenía una profundidad de entre 15 y 26 centímetros.

Los huevos fueron recolectados e incubados artificialmente debido a que se encontraban en una zona vulnerable; la nidada se encontraba sumamente expuesta y cerca de un embarcadero. Se extrajeron catorce huevos cuyas medidas variaron entre 57x39 mm y 62x40 mm. Ante la ausencia del anillo germinal y de manchas en los cascarones provocadas por pigmentos minerales o debido a los taninos disueltos en el agua, se determinó que se trataba de una puesta no mayor a cinco días. Además, dadas las fluctuaciones en el nivel del río durante ese periodo, pudimos inferir que la hembra realizó la puesta sobre el talud inundado de la cuenca, cuando el agua aún cubría esa área.

Durante el proceso de incubación artificial se realizó el monitoreo de los rangos de temperatura subterránea en dos sitios aledaños al río en los que se observaron condiciones similares al lugar del nido rescatado. Las fluctuaciones observadas permitieron inferir la confiabilidad del método de incubación adoptado para la puesta, el cual se describirá más adelante. El nivel del río en el sitio



de anidación, del 5 de septiembre de 2011 al 18 de febrero de 2012, tuvo un descenso de más de 5 metros del nivel vertical y un desplazamiento mayor de 8 metros lineales del talud, con un desarrollo de vegetación herbácea recubriendo casi la totalidad del mismo. Se observaron fluctuaciones en la temperatura del subsuelo que iban de 21.5 a 25.8°C.

Los huevos fueron colocados en una caja plástica en un sustrato de grava de río con un espesor de 1 a 5 cm. Se hizo una perforación de 3 mm en una de las superficies laterales de la caja para permitir la ventilación, y fue cubierta con cinta micro-poro para evitar la intromisión de insectos parásitos. En el primer trimestre de incubación los huevos se mantuvieron alojados en una pequeña habitación en la que resultó difícil el control de las bajas temperaturas del invierno, se detectaron picos de bajas temperaturas (23 a 20°C); por lo que se reubicaron en un compartimento cerrado, utilizando como fuente de calor un foco de 10 watts, lo cual permitió tener control de la temperatura.

En el segundo trimestre la temperatura ambiental aumentó y durante las seis semanas previas a la eclosión fue necesario apagar el foco durante los días calurosos, ya que se registraron picos de altas temperaturas de 32 a 34°C dentro de la caja de incubación. Se agregaron 250 ml agua para incrementar la humedad relativa ya que había descendido hasta 75 a 85%. En general, el rango promedio de la temperatura de incubación fue de 24.5 a 29°C y una humedad relativa de 90 a 98% coincidiendo con los rangos registrados en los sustratos monitoreados en la ribera del Lacantún durante todo el ciclo de incubación.

Tras un intervalo de seis meses (190 a 192 días) de incubación, 13 huevos eclosionaron el 17 de marzo de 2012. Se realizaron medidas y pesaje mensual de las crías para conocer el ritmo de crecimiento durante el primer año y posteriormente se realizaron medidas cada seis meses hasta el momento de su liberación en el medio silvestre.

Se sabe que las crías de una puesta de *D. mawii* no eclosionan simultáneamente. Es posible que





luego de eclosionar, algunas crías permanezcan en el nido en espera de condiciones apropiadas (Polisar 1996). Vogt y Flores-Villela (1992a) reportaron estivación embrionaria en *Dermatemys* sp., lo que podría disuadir el nacimiento y emersión hasta que las condiciones sean suficientemente húmedas y consecuentemente adecuadas para esta especie de tortuga altamente acuática. En el caso de *D. mawii* la emersión de la nidada en condiciones naturales parece coincidir con el comienzo de la temporada de lluvias en junio y julio (Polisar 1996).

Aunque nuestros datos tienen poco valor estadístico, seguramente el estudio de la termodinámica del subsuelo en donde potencialmente pueden ocurrir las posturas de estas tortugas, podrían revelar *in situ* el momento y las fluctuaciones que determinan el sexo de las crías. Vogt y Flores Villela (1992a) reportan que la determinación sexual de *D. mawii* depende de la temperatura de incubación. Señalan que a una temperatura por debajo de los

28°C se producen machos; a los 28°C se producen ambos sexos y a los 20°C se producen hembras. Los tiempos de incubación van de 115 a 223 días para huevos incubados a temperatura constante entre los 25 y 30°C (Vogt y Flores-Villela 1992b).

Se dio seguimiento al ritmo de crecimiento de esta puesta, y durante los primeros seis meses de vida el tamaño y peso de las crías se duplicó. También se observó que no siempre el más grande de los neonatos tiene un crecimiento mayor, pues las fluctuaciones de medidas y peso pueden ser aleatorios entre los individuos de la misma nidada, posiblemente dependientes de la cantidad de alimento consumido, de factores ambientales y genéticos de cada individuo. El umbral de la talla adulta o de madurez sexual es alcanzado entre los 30 y 35 cm; en el caso de la nidada rescatada esta talla fue alcanzada a los 33 meses de edad a partir de la eclosión, tiempo tras el cual fueron liberados en el sitio denominado laguna Jacana.

Esta experiencia aporta valiosa información para el desarrollo de programas de conservación y manejo *in situ* de la especie que permitan la repoblación de los cuerpos de agua a lo largo de su rango de distribución, debido a que actualmente es una especie sumamente codiciada ya que su carne tiene una alta demanda para su consumo y comercio ilegal sobre todo en la época de cuaresma.

REFERENCIAS

- Álvarez del Toro, M., 1974. *Los Crocodylia de México: estudio comparativo*. México, Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.
- Álvarez del Toro, M., R.A. Mittermeier y J.A. Iverson, 1979. River Turtles in danger. *Oryx* 15: 170-173.
- Bosch, J., 2003. Nuevas amenazas para los anfibios: enfermedades emergentes. *Suplemento Munibe* 16: 56-73.
- Brazaitis, P., 1973. The identification of living Crocodilians. *Zoologica* 58: 59-88.
- Collins P.J. y A. Strofer, 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9: 89-98.
- Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez, 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 20(2): 115-144.
- Götz, C.M., 2008. Coastal and inland patterns of faunal exploitation in the prehispanic northern Maya lowlands. *Quaternary International* 191(1): 154-169.
- Hernández-Ordóñez, O., M. Martínez-Ramos, V. Arroyo-Rodríguez, A. González-Hernández, A. González-Zamora, D.A. Zárate y V.H. Reynoso, 2014. Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: An update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science* 7(1): 1-25.
- IUCN, 2015. International Union for Conservation of Nature. *Red List of Threatened Species*. Version 2015.2. Disponible en <<http://www.iucnredlist.org>>.
- King, W.F., y P. Brazaitis, 1971. Species identification of commercial Crocodilian skins. *Zoologica* 56: 15-70.
- Lazcano-Barrero, M.A., E. Góngora-Arones y R.C. Vogt, 1992. Anfibios y reptiles de la Selva Lacandona, en M.A. Vázquez-Sánchez y M.A. Ramos (eds.), *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. *Publ. Esp. Ecosfera* 1: 145-171.
- Platt, S.G., y T.R. Rainwater, 2005. A review of morphological character useful for distinguishing Morelet's Crocodile (*Crocodylus moreletii*) and American Crocodile (*Crocodylus acutus*) with emphasis on populations in the coastal zone of Belize. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 40: 25-29.
- Polisar, J., 1996. Reproductive biology of a flood-season nesting freshwater Turtle of the northern neotropics: *Dermatemys mawii* in Belize. *Chel. Cons. Biol.* 2: 13-25.
- Schmidt, K.P., 1924. Notes on Central American Crocodiles. *Fieldiana* 12: 79-92.
- Thorbjarnarson, J.B., 1989. Ecology of the American Crocodile, *Crocodylus acutus*, en *Crocodiles. Their ecology, management, and conservation*. IUCN Publication New Series, pp. 228-259.
- Vogt, R.C., y O. Flores-Villela, 1992a. Effects of incubation temperature on sex determination in a community of neotropical freshwater Turtles in southern Mexico. *Herpetologica* 48: 265-270.
- Vogt, R.C., y O. Flores-Villela, 1992b. Aspectos de la ecología de la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*) en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en M.A. Vázquez-Sánchez y M.A. Ramos (eds.), *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación*. *Chiapas, México*. San Cristóbal de Las Casas, Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, *Publ. Esp. Ecosfera*, pp. 221-231.



2.9 LA FAUNA DE MARIPOSAS (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) DEL RÍO LACANTÚN

Javier de la Maza, Roberto G. de la Maza

En el año de 1970 se inició el inventario de la fauna de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de la región del río Lacantún con colectas en el nacimiento del río, confluencia de los ríos Jataté (rual del Colorado) e Ixcán. Posteriormente, entre 1979 y 1984, se realizaron muestreos sistemáticos en el área del ejido Boca del Chajul (Marqués de Comillas), que arrojó un resultado de 545 especies de Papilionoidea y Hesperioidea (De la Maza y De la Maza, 1985). A partir de 1989 se continuó con muestreos en un área más amplia, en ambas márgenes del río y río abajo, que incluyó los ejidos de Playón de la Gloria y El Pirú, así como en río Tzendales y Boca Lacanjá. Esto permitió incrementar el inventario de la zona a 769 especies: Papilionidae (31), Pieridae (36), Lycaenidae (115), Riodinidae (103), Nymphalidae (242) y Hesperidae (242); que representan 38.5% de la lepidopterofauna de México (apéndice 5), y también se pudo caracterizar mejor esta fauna en ambos lados de la ribera y en las áreas de selva inundable río abajo.

En el año 2010, debido a la gran transformación que han sufrido los ecosistemas naturales de la región por las actividades agropecuarias (fuera de la Reserva de la Biosfera Montes Azules), se inició un proyecto de monitoreo de las especies características del área cuya distribución consideramos exclusiva, en México, de los terrenos aluviales y lomeríos de Marqués de Comillas (De la Maza y De la Maza 1985b).

Principalmente se puso énfasis en la presencia de las especies particulares registradas para la región (indicadoras) y consideradas sus poblaciones como “presionadas” por la disminución de su hábitat e incluso propuestas para Chiapas en la cate-

goría de “en peligro de extinción” (De la Maza y De la Maza, 1993), como es el caso de *Agrias aedon rodriquezi*, *A. amydon lacandona* (Charaxinae), *Baeotus beotus* ssp. nov. (Nymphalinae), *Antirrhea philarettes casta* (Satyrinae) entre otras, para conocer la viabilidad de su conservación en los fragmentos remanentes del ecosistema original.

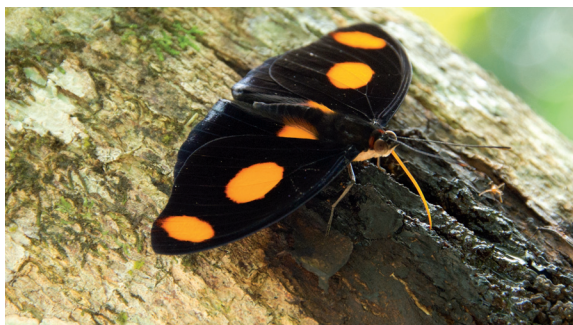
Al mismo tiempo y con la información obtenida como uno de los soportes técnicos, Natura y Ecosistemas Mexicanos empezó a trabajar con los ejidos para poder implementar acciones que permitan conservar estas selvas remanentes para mantener la diversidad encontrada mediante instrumentos como son el programa de Pago por Servicios Ambientales (Conafor) y el establecimiento de Unidades de Manejo para Conservación de la Vida Silvestre (Semarnat) (capítulos 5.2 y 5.5).

Entre los resultados obtenidos hasta el momento podemos mencionar que para las especies ligadas a selvas de tierras bajas inundables, las más transformadas por las actividades agropecuarias en Marqués de Comillas, como son *Baeotus beotus* ssp. nov. y *Antirrhea philarettes casta*, parece que el impacto ha sido muy importante ya que no se han vuelto a registrar.

En el caso de las dos especies del género *Agrias* cuyo hábitat son las selvas medianas en los lomeríos de suelos pobres, vinculados a lo que localmente se conoce como vegetación sabanoide y petatilleras, y que aún subsisten de manera relictual, ha sido muy difícil su relocalización. Mediante el método de captura, registro fotográfico y liberación sólo se tiene un registro de *A. aedon rodriquezi* en una sola localidad (ejido El Pirú) y un registro de *A. amydon lacandona* en la localidad tipo



Caligo uranus.



Catonephele numilia.



Evenus regalis.



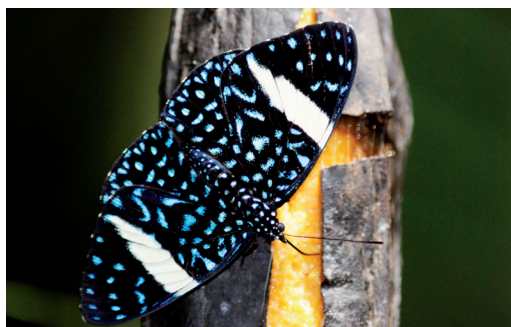
Mechanitis lysimnia.



Heliconius cydno galanthus.



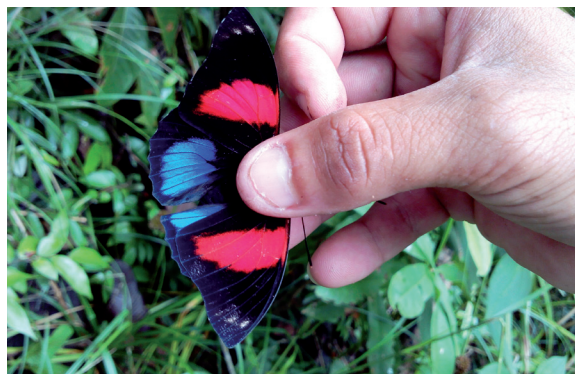
Papilio astyalus.



Hamadryas laodamia.



Morpho helenor.

*Agrias amydon lacandona*Captura, marcado y liberación de *Agrias amydon lacandona*

(zona conocida como “mariposera” en el ejido Boca de Chajul); por esta razón que se considera que su subsistencia es precaria.

En el año de 2013 se realizaron investigaciones sobre la planta de alimentación potencial de las larvas de los *Agrias*: *Erytroxylum* spp., tanto para la localización de estadios inmaduros de estas mariposas como para conocer su posibilidad de reproducirlas en viveros para su repoblamiento. Hasta el momento no se tiene ningún resultado positivo, a pesar de que estas especies de *Agrias* son multivoltinas de acuerdo con las observaciones de De la Maza *et al.* (1999).

Lo anterior se puede explicar por la gran deforestación sucedida en la región de Marqués de Comillas durante los últimos 20 años (capítulo 4.1), que ha eliminado una gran parte de la cobertura forestal original, a lo cual se suma el impacto de incendios forestales frecuentes. Por ejemplo, en 1998 (año del fenómeno de El Niño) ocurrieron una gran cantidad de incendios causados por una sequía atípica que duró cinco meses y el mal uso del fuego para actividades agropecuarias por los pobladores. Estos incendios afectaron miles de hectáreas de selva, entre ellas los fragmentos conservados donde fueron originalmente descubiertas las especies arriba mencionadas, lo cual redujo sus poblaciones de forma importante y, en alguno de los casos, se podría pensar hasta en una posible extinción local.

Cabe hacer notar que ninguna de las especies mencionadas ha sido registrada en la margen iz-

quierda del río Lacantún, área con suelos calizos y selvas altas en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, por lo que su conservación, al parecer, sólo puede darse en las selvas medianas remanentes de Marqués de Comillas que se desarrollan sobre suelos aluviales (De la Maza *et al.* 1999).

Por otra parte, la transformación de la selva en terrenos de cultivo, potreros, acahuales y huertos familiares ha ocasionado la proliferación de vegetación secundaria, ruderal y exótica, que ha permitido el establecimiento de especies de mariposas típicas de estos hábitats antropogénicos, y que en el primer muestreo en 1979-1981 se habían registrado como ocasionales o simplemente no se habían registrado, como es el caso de *Danaus plexippus*, *Adelpha melanthe*, *Leptophobia aripa* y *Priamides torquatus*, entre otras.

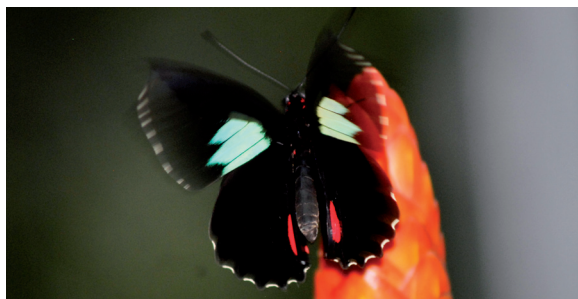
También hemos observado que en el caso de algunas especies propuestas en peligro de extinción para Chiapas (De la Maza y De la Maza 1993), que se habían encontrado establecidas en ambas márgenes del río Lacantún (Reserva de la Biosfera Montes Azules y Marqués de Comillas) no se han vuelto a registrar recientemente. A pesar de que el ecosistema original no ha sufrido cambios en el área de la RBMA, la ausencia de registros de estas especies pudiera deberse a varias causas, por ejemplo: la existencia de brotes muy abundantes pero no frecuentes (decenas de años); brotes menores frecuentes (alrededor de cinco años), o a largos tiempos de diapausa presentando, de forma intermitente, emer-



Myscelia cyaniris.



Pierella luna.



Parides sesostris zestos.



Jemadia pseudognetus.



Mariposas heliconidas y piéridas alimentándose de las secreciones de un cocodrilo de Morelet. JME

gencia de los adultos en ciertos años. Esto puede ser el caso de *Ceratinia tutia* ssp. nov. y *Dircenna dero* (Ithomiinae), *Caligo oedipus* (Satyrinae) y *Dynamine ate* (Biblidinae), entre otros. Un fenómeno de este tipo lo pudimos documentar con la especie *Ectima erycinoides* (Biblidinae), la cual fue registrada en 1981 y no volvió a encontrarse hasta el año de 1995 en relativa abundancia.

En un trabajo anterior (De la Maza y De la Maza 1982) hicimos referencia a las colectas comerciales que incidían sobre especies como las del género *Agrias* que pudieran ser causa de afectación a sus poblaciones y consideramos, coincidiendo con Pyle et al. (1980), que este problema ocupaba un segundo término si no se hacía algo por garantizar la conservación de su hábitat. En esta área la transformación del ecosistema original ha sido tan brutal que pareciera ser que los fragmentos remanentes no cumplen con los requerimientos necesarios para mantener poblaciones viables de estas especies.

Con esto queda de manifiesto que la transformación del ecosistema original afecta significativamente a estas especies poco abundantes (raras) y extremadamente sensibles a los cambios en la estructura y el tamaño de la superficie de los fragmentos de selva (disponibilidad de microhábitats y plantas de alimentación, pérdida de la humedad, efecto de borde, concentración de depredadores y parasitoides, incremento de la temperatura e incendios periódicos, entre otros factores), y sin ninguna conectividad entre los fragmentos. Por ello, es una falacia afirmar que se mantiene la biodiversidad original en una selva habitada, modificada productivamente y manejada por los pobladores, sin destinar amplias áreas compactas del ecosistema original para su conservación.

REFERENCIAS

De la Maza, J., y R.G. de la Maza, 1982. Nuevos registros de *Agrias* para México. Nymphalidae: Charaxinae. *Rev. Soc. Mex. Lep.* vii (1).



Caligo telemonius. JME

- De la Maza, J., y R.G. de la Maza, 1985a. La fauna de mariposas de Boca del Chajul, Chiapas, México. Rhopalocera. Parte I, *Rev. Soc. Mex. Lep.* ix (2).
- De la Maza, J., y R.G. de la Maza, 1985b. La fauna de mariposas de Boca del Chajul, Chiapas, México. Parte II, *Rev. Soc. Mex. Lep.* x (1).
- De la Maza, J., R.G. de la Maza y R.F. de la Maza, 1999. Una nueva subespecie de *Agrias amydon* Hewitson de México y Guatemala. Nymphalidae: Charaxinae. *Rev. Soc. Mex. Lep.* xvi (1).
- De la Maza, R.G., y J. de la Maza, 1993. *Mariposas de Chiapas*, Ediciones del Gobierno del Estado.
- Pyle, R., M. Bentzien y P. Opler, 1980. Insect conservation, *Annual Review of Entomology*.



2.10 ECOSISTEMAS ACUÁTICOS

Carlos Ramírez-Martínez, Edna Naranjo,¹ Juan Manuel Caspeta,²
Héctor Espinosa-Pérez,¹ Rafael Barba¹

2.10.1 INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies de agua dulce es muy alta comparada con la de otros ecosistemas. Los hábitats de agua dulce cubren menos de 1% de la superficie del mundo, y sin embargo en ellos habita aproximadamente 25% de todos los vertebrados descritos; alrededor de 126 000 especies conocidas de animales, y más de 2 600 plantas macrofitas. Se calcula que existen más de 27 000 especies de peces, moluscos, crustáceos y plantas de agua dulce (IUCN 2008).

En el ámbito global, las especies de agua dulce están muy amenazadas, incluso más que las especies marinas y terrestres. Sin embargo, el conocimiento que se tiene de ellas es aún insuficiente, ya que se han evaluado aproximadamente un poco más de 6 000, quedando más de 21 000 especies pendientes de evaluar a escala global (IUCN 2008), especialmente en zonas tropicales, que es donde se ubican los ecosistemas acuáticos continentales con mayor biodiversidad en el planeta.

México posee una gran diversidad de peces en sus ecosistemas acuáticos de agua dulce que consta de un poco más de 500 especies (Miller *et al.* 2009). De toda esta biodiversidad, la variedad y el aislamiento de las cuencas de nuestro país han propiciado la existencia de un alto grado de endemismos de enorme importancia ecológica. Dentro de las cuencas con mayor número de endemismos se encuentra el sistema Grijalva-Usumacinta con 36%, principalmente de cíclidos y pecílidos (Torres y Kobelkowsky 1991).

El río Usumacinta es considerado el río más largo y caudaloso de Mesoamérica, en donde exis-

ten aún ecosistemas naturales en buen estado de conservación, como la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), ubicada en la subcuenca del río Lacantún.

En esta subcuenca, aún es posible encontrar ríos en muy buen estado de conservación, en donde habita una de las ictiofaunas de agua dulce mejor conservadas del país, además de especies acuáticas emblemáticas como la nutria de río (*Lutra longicaudis*), el cocodrilo (*Crocodylus moreletii*) y la tortuga blanca (*Dermatemis mawii*), entre muchas otras.

Sobre la biodiversidad que habita en ambientes acuáticos continentales de Chiapas y en particular de la Selva Lacandona se conoce poco a pesar de la gran riqueza biológica que poseen. Rodiles-Hernández *et al.* (2005) describió en esta región a *Lacantunia enigmatica*, una nueva especie de pez que pertenece a un nuevo género de una nueva familia, lo cual confirma el desconocimiento que hay sobre la fauna acuática y la riqueza biológica que aún falta por inventariar.

El presente estudio tuvo por objetivo describir la riqueza biológica que habita en los ambientes acuáticos de la subcuenca del Lacantún, mediante el monitoreo de cuatro grupos taxonómicos contrastantes: helmintos parásitos de peces, insectos acuáticos, moluscos y peces, que en conjunto son considerados como buenos bioindicadores de la calidad de los ecosistemas acuáticos, análisis que se lleva a cabo en el capítulo 4.2.

¹ Instituto de Biología, UNAM.

² Centro de Investigación en Biotecnología, UAEM.

2.10.2 METODOLOGÍA

Con el fin de estimar la riqueza de especies y tener algunos registros sobre la abundancia de los ambientes acuáticos naturales del río Lacantún y sus tributarios ubicados dentro y fuera de la porción sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), se llevaron a cabo colectas trimestrales durante el periodo febrero 2010-febrero 2015. Se colectaron organismos acuáticos utilizados como bioindicadores, en 12 localidades ubicadas a lo largo de 120 km de ribera del río Lacantún, desde el Cañón del Colorado hasta la confluencia con el río Lacanjá. Las

técnicas utilizadas para realizar la colecta, el tratamiento curatorial y la identificación de cada uno de los grupos biológicos involucrados se describen a continuación (recuadro 2.10.1).

Helminthos parásitos de peces

Los peces capturados en los sitios de muestreo fueron transportados vivos a las instalaciones de la estaciones Chajul y Tzendales para realizar el examen helmintológico dentro de un periodo de 24 horas a partir de su captura. Cada pez se examinó en su totalidad (piel, aletas, boca, branquias,

Recuadro 2.10.1 GRUPOS BIOLÓGICOS UTILIZADOS COMO BIOINDICADORES

Helminthos parásitos

Los helmintos parásitos de peces son excelentes indicadores de la calidad ambiental de un sitio determinado. Por lo general, los ciclos de vida de estos organismos son complejos y para completarlos requieren uno o más hospederos intermediarios o definitivos, por lo que la presencia de helmintos en densidades adecuadas en peces en un cuerpo de agua dado es un indicador indirecto de la existencia de otras especies, lo que denota la salud del ambiente. En sentido contrario, la presencia de especies introducidas de helmintos denota impacto antropogénico que puede poner en riesgo la salud ambiental (Salgado-Maldonado y Pineda-López 2003).

Moluscos acuáticos

Los miembros del *phylum* Mollusca son de los invertebrados más conocidos para el ser humano. Este grupo es el segundo más numeroso con aproximadamente 12 000 especies vivas, siendo apenas superados por los artrópodos. De las siete clases que conforman el grupo, gasterópodos y bivalvos son los que han incursionado con gran éxito en las aguas dulces y el medio terrestre. Actualmente, diversos grupos de la malacofauna de agua dulce son utilizados para determinar la diversidad, riqueza y similitud de ambientes acuáticos continentales.

Insectos acuáticos

La gran diversidad y abundancia que existe de artrópodos en las aguas dulces ha determinado que sean organismos utilizados como bioindicadores. La mayoría de los métodos biológicos basados en los índices bióticos incluyen en más de un 70% a los artrópodos para el cálculo de los mismos. Se tienen referencias del uso de los insectos como indicadores de la calidad del agua desde la mitad del siglo XIX.

Peces

El uso de los peces como indicadores presenta notables ventajas respecto a otros grupos y metodologías por las siguientes razones: los conocimientos sobre la taxonomía, biología y ecología de los peces continentales están suficientemente avanzados; las comunidades de peces incluyen diferentes grupos tróficos, de manera que cualquier alteración del ecosistema puede reflejarse en la estructura de la comunidad; por tanto, son potencialmente buenos indicadores de las condiciones circundantes; las técnicas de muestreo, procesamiento de muestras e identificación son relativamente sencillos; los peces están presentes en la mayoría de los ambientes, incluso en los más contaminados; debido al carácter migratorio de algunas especies son indicadores de condiciones de conectividad de la cuenca; la mayoría de los peces son más longevos que los invertebrados, de modo que registran los impactos ambientales pretéritos y los peces son populares, importantes desde el punto de vista económico y representan un medio para advertir a la opinión pública sobre la existencia de una alteración en el medio acuático.



JME

orificios externos, cavidad celómica, corazón, cerebro, ojos, intestino, mesenterios, grasa, hígado y riñón) bajo microscopios estereoscópicos marca Leica EZ4. Los helmintos obtenidos fueron contados y fijados para su procesamiento y determinación taxonómica.

En el caso de platelmintos y acantocéfalos se elaboraron preparaciones microscópicas permanentes de ejemplares completos para su estudio morfológico y determinación taxonómica. Dichos ejemplares se tiñeron con hematoxilina de Ehrlich o con paracarmín de Meyer, se deshidrataron en alcoholes graduales, hasta alcohol etílico absoluto, se aclararon y se montaron con bálsamo de Canadá. Los nemátodos se conservaron en viales con alcohol etílico 70%; para su estudio y determinación se transparentaron con glicerina y se montaron en preparaciones temporales. Las preparaciones totales permanentes de platelmintos y acantocé-

falos, y los ejemplares de nemátodos preservados en viales con alcohol 70% se depositaron en la Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNHE) y la Colección Parasitológica de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (COPA-UAEM).

Moluscos acuáticos

Las colectas de moluscos acuáticos se realizaron empleando una red de cuchara con un diámetro de 13.5 centímetros aproximadamente; este instrumento se utilizó para sacudir la vegetación acuática y tomar sustratos como lodo, arena y grava. Para retirar los moluscos de la red se utilizó un pincel y estos se colocaron en frascos de plástico de aproximadamente 125 y 100 ml, con tapa; cada frasco contenía un poco de agua del sitio de mues-

JME



treo y los datos de localización. La revisión del material colectado se realizó en las instalaciones de las estaciones Chajul y Tzendales, en donde se llevó a cabo la separación de conchas de acuerdo con su tamaño. Por otro lado, a cada frasco que contenía moluscos vivos, se le agregó agua hasta el borde y una pequeña pizca de tabaco o Nembu-tal al 0.05% para provocar su relajación y posteriormente se les agregó alcohol al 70% para su fijación, con el fin de poder realizar su identificación taxonómica. Una vez identificados, los individuos colectados fueron depositados en la Colección Nacional de Moluscos del Instituto de Biología de la UNAM.

Insectos acuáticos

Se realizaron muestreos diurnos utilizando una red acuática tipo "D" que permite capturar una mayor diversidad de ejemplares tanto del fondo del cuerpo de agua (bentos), como aquellos que se encuentran en la superficie del agua (neuston), en sus diferentes estadios de desarrollo (larva, ninfa, pupa o adulto). Para obtener muestras de los diferentes microhábitats presentes se realizaron arrastres, golpeo y remoción del sustrato donde los insectos suelen establecerse y refugiarse, ya sean rocas, hojarasca, sedimento o vegetación, tanto en zonas de rápidos y de turbulencia, como en aguas calmas o zonas de remanso.

El material recolectado fue trasladado a una charola de plástico de color blanco y con ayuda de pinzas entomológicas se seleccionó y se depositó en frascos con alcohol al 70% para su preservación.

El trabajo de gabinete consistió en separar por grupo taxonómico los organismos de cada muestra. La separación se realizó utilizando un microscopio estereoscópico de disección. Los ejemplares separados fueron depositados en tubos de vidrio o viales con su respectiva etiqueta de colecta y de identificación taxonómica. A cada vial se le tapó con algodón y fue depositado en frascos de vidrio de boca ancha con alcohol al 80%. La identifica-

ción taxonómica se realizó a nivel de género; sin embargo, en algunos casos sólo fue posible realizarla a nivel de especie. Los ejemplares fueron depositados en la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología de la UNAM.

Peces

La colecta de peces se llevó a cabo utilizando las siguientes artes de pesca: una red chinchorro con una luz de malla de $\frac{3}{16}$ de pulgada; dos redes agalleras, una de 40 m con $1\frac{1}{2}$ pulgada de luz de malla, y una experimental de 30 m con tres tipos de luz de malla que van de $\frac{1}{2}$, 1, $1\frac{1}{2}$ pulgadas; atarrayas con $1\frac{1}{2}$ y 2 m de radio, con $\frac{1}{2}$ y $1\frac{1}{2}$ pulgadas de luz de malla, respectivamente; un equipo de electropesca de la marca Smith-Root, modelo LR20 y anzuelos de diversas medidas. El material biológico fue etiquetado y preservado en formol al 10% y, posteriormente, fue transportado a la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM, donde fue lavado por 24 horas y preservado en alcohol isopropílico al 50 por ciento.

La separación del material íctico se realizó por familias, géneros y especies con el apoyo de claves taxonómicas especializadas. Para la revisión taxonómica se tomaron diversas medidas y conteos (biometría: morfometría y merística) bajo el microscopio estereoscópico SteroStar Zoom 07x a 4.2x 570 Reichert. Para las medidas se utilizó un Vernier de puntas Fowler Ultra Kal 2 # 54-100-006.

2.10.3 RESULTADOS

Durante el periodo de estudio fueron colectados un total de 23 016 individuos de todos los grupos taxonómicos estudiados (cuadro 2.10.1). Los muestreos fueron realizados tanto en el periodo de secas como de lluvias, debido a que durante estas fases las condiciones hidrológicas y productivas de los ambientes acuáticos estudiados experimentaron cambios sustanciales.

Cuadro 2.10.1 Número de individuos colectados durante el periodo 2010-2015*

Grupo	Individuos	Especies	Géneros	Familias
Helminthos parásitos de peces	612	83	45	28
Moluscos acuáticos	2 539	25	16	10
Insectos acuáticos	9 318	n/d	165	69
Peces	10 547	66	37	20
Total	23 016			

* Primer trimestre.

Helminthos parásitos de peces

Se obtuvieron 612 registros de 83 especies pertenecientes a 45 géneros y 28 familias, incluyendo representantes de los *phyla* Platyhelminthes (68%), Nematoda (29%) y Acanthocephala (3%).

De acuerdo con la clase a la que pertenecen, los tremátodos (36%) y nemátodos (29%) constituyeron los grupos dominantes, en conjunto aportan 65% de las especies de helminthos registradas. Los monogéneos (25%), los céstodos (7%) y los acantocéfalos (3%) fueron los grupos taxonómicos menos numerosos.

Las familias de helminthos parásitos adultos con mayor incidencia en los peces del río Lacantún y sus tributarios fueron Diplostomidae (14%), Rhabdochonidae (14%) y Gnathostomidae (10%). En el

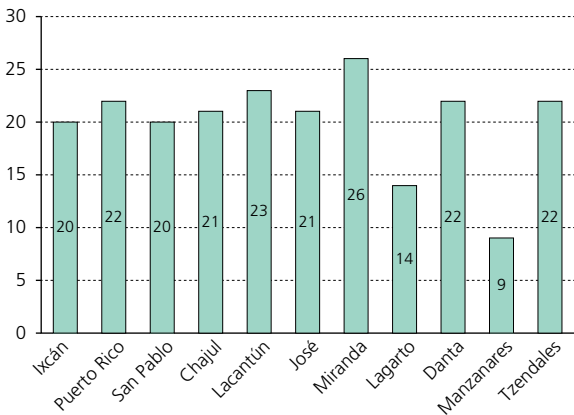


Figura 2.10.1 Número de especies de helminthos parásitos identificados, por sitio de muestreo.

nivel de género, *Rhabdochona* es el más abundante (15%), seguido de los géneros *Spiroxys* (10%) y *Tylodelphys* (8%).

De acuerdo con el número total de especies identificadas por localidad, el arroyo Miranda presentó la mayor diversidad (26), seguido del río Lacantún (23), el río Tzendales (22) y los arroyos Puerto Rico (22) y Danta (22); en contraste, la localidad con el menor número de especies identificadas fue el arroyo Manzanares (9) (Fig. 2.10.1).



JME

Cuadro 2.10.2 Listado de especies de moluscos acuáticos nativos

<i>Familias y especies de moluscos acuáticos</i>	<i>Número de individuos</i>
Ampullariidae	48
<i>Pomacea flagellata</i>	48
Ancylidae	315
<i>Gundlachia radiata</i>	315
Hydrobiidae	1 039
<i>Aroapyrgus clenchi</i>	158
<i>Aroapyrgus pasionensis</i>	54
<i>Aroapyrgus</i> sp.	509
<i>Cochliopina dulcensis</i>	24
<i>Cochliopina francesae</i>	98
<i>Cochliopina infundibulum</i>	126
<i>Cochliopina</i> sp.	50
No determinada	1
<i>Pyrgophorus</i> sp.	18
<i>Tryonia</i> sp.	1
Physidae	514
<i>Mayabina</i> sp.	106
<i>Physa</i> sp.	408
Planorbidae	71
<i>Biomphalaria havanensis</i>	2
<i>Biomphalaria subprona</i>	30
<i>Biomphalaria</i> sp.	1
<i>Drepanotrema anatinum</i>	16
<i>Drepanotrema lucidum</i>	19
No determinada	2
<i>Planorbella (Pierosoma) cf. trivolvis trivolvis</i>	1
Sphaeriidae	19
No determinada	7
No determinada A	5
No determinada B	1
No determinada C	6
Unionidae	20
<i>Psoroniaias cf. crocodilorum</i>	20
Pachychilidae	154
<i>Pachychilus indiorum</i>	152
<i>Pachychilus (Potamax) sargi</i>	2
Total	2 180

Moluscos acuáticos

En el periodo de 2008 a 2015 fueron colectados un total de 2 539 individuos de 25 especies, 22 nativas (cuadro 2.10.2) y tres no nativas (cuadro 2.10.3), pertenecientes a 16 géneros y 10 familias; además de seis especies que aún no han sido identificadas taxonómicamente.

Dentro de los moluscos acuáticos nativos la familia Hydrobiidae representa 48% de los registros de la malacofauna colectada en el área de estudio, seguida de la familia Physidae con 24% de los registros; las familias Ancyliidae y Pachychilidae aportaron 14 y 7%, respectivamente, la familia Planorbidae 3%, Ampullariidae 2% y tanto Unionidae como Sphaeriidae 1 por ciento.

Los géneros *Aroapyrgus* (33%), *Physa* (19%), *Gundlachia* (14%) y *Cochliopina* (14%) fueron los más abundantes.

Considerando la abundancia absoluta de individuos de moluscos acuáticos colectados, en el arroyo José fue en donde se registró el mayor número de individuos (492) seguido de los ríos Tzendales (433) e Ixcán (304) (Figura 2.10.2).

La mayor diversidad de especies nativas de moluscos acuáticos se registró en los ríos y arroyos que se encuentran dentro de la RBMA (Fig. 2.10.3).

Insectos acuáticos

Como producto de las colectas diurnas se obtuvieron un total de 9 318 ejemplares que corres-

Cuadro 2.10.3 Listado de especies de moluscos acuáticos no nativos

<i>Familias y especies de moluscos acuáticos</i>	<i>Número de individuos</i>
Thiaridae	287
<i>Tarebia granifera</i>	282
<i>Thiara (Melanoides) tuberculata</i>	5
Cyrenidae	72
<i>Corbicula fluminea</i>	72
Total	359

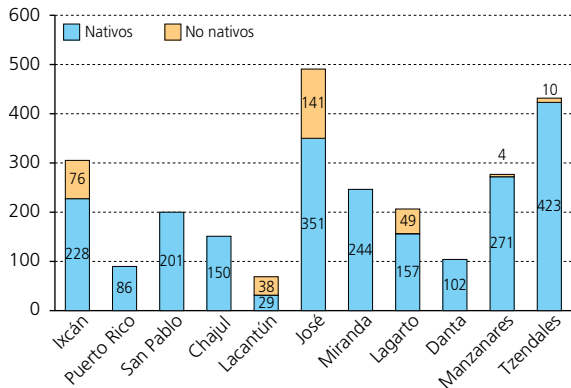


Figura 2.10.2 Número de individuos de moluscos acuáticos colectados, por sitio de muestreo.

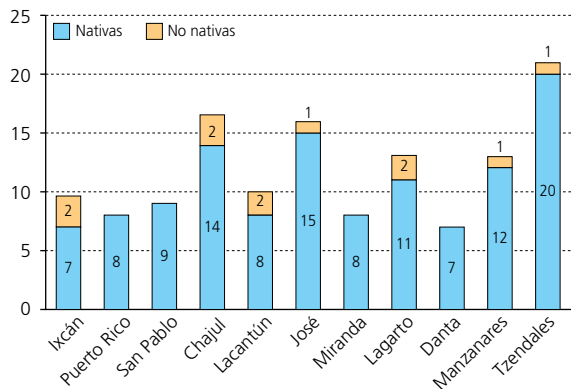


Figura 2.10.3 Especies de moluscos acuáticos, por sitio de muestreo.

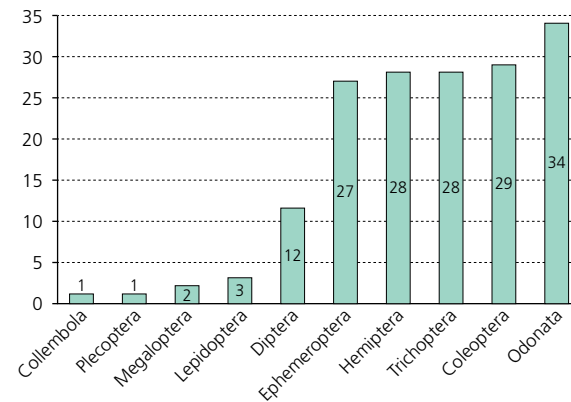


Figura 2.10.4 Número de individuos y de géneros de insectos acuáticos colectados, por orden.

Cuadro 2.10.4 Total de individuos de insectos acuáticos colectados

Orden	Número de individuos	Porcentaje	Número de géneros
Ephemeroptera	5 033	55.07	27
Trichoptera	1 515	16.57	28
Hemiptera	769	8.41	28
Odonata	575	6.29	34
Diptera	479	5.24	12
Coleoptera	429	4.69	29
Plecoptera	249	2.72	1
Megaloptera	65	0.71	2
Lepidoptera	21	0.22	3
Collembola	3	0.08	1
Total	9 138	100.00	165

ponden a 10 órdenes, 69 familias y 165 géneros. Los grupos más abundantes fueron Ephemeroptera y Trichoptera con 5 033 y 1 515 individuos, respectivamente, lo cual representó 55.07 y 16.57% del total de individuos capturados (cuadro 2.10.4).

El grupo más diverso fue Odonata con 34 géneros, seguido por Coleoptera con 29, Trichoptera y Hemiptera ambos con 28 (Fig. 2.10.4).

El arroyo José fue la localidad con mayor riqueza específica con 62 grupos taxonómicos, seguido del arroyo Lagarto con 56 y el arroyo San Pablo con 50 (Fig. 2.10.5). Respecto a la abundancia, en el río Tzendales se colectaron 1 380 individuos, siendo la localidad con mayor abundancia, seguida por el río Ixcán con 1 327 y el arroyo José con 1 284 (Fig. 2.10.6).

Los géneros *Isonychia*, *Maccaffertium*, *Ulmeritoides* (Ephemeroptera); *Anacroneuria* (Plecoptera); *Neoneura*, *Neurocordulia*, *Palaemnema* (Odonata); *Platyneuromus* (Megaloptera); *Protoptila*, *Anchitrichia*, *Atopsyche*, *Centromacronema*, *Phylloicus*, *Wormaldia* (Trichoptera); *Anchytarsus*, *Anchyteis*, (Coleoptera) son de especial interés debido a su alta sensibilidad y baja tolerancia a las perturbaciones, por lo que son consideradas como especies “centinela”.

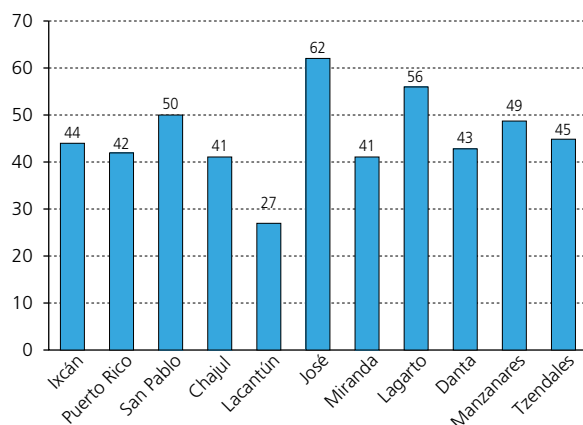


Figura 2.10.5 Riqueza específica por número de taxa de insectos acuáticos presentes en cada sitio de muestreo.

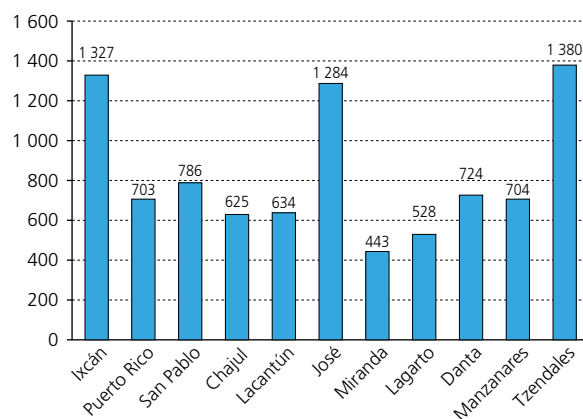


Figura 2.10.6 Abundancia de insectos acuáticos, por sitio de muestreo.

Peces

Un total de 10 547 ejemplares fueron capturados, pertenecientes a 53 especies nativas, tres no identificadas y 10 especies no nativas, de 37 géneros y 20 familias (apéndice 6). Se agregaron a la ictiofauna regional 13 especies. Las especies nativas se clasifican, de acuerdo con su origen zoogeográfico, en cuatro neárticas, 38 neotropicales y una de amplia distribución (sábalo); por afinidad ecológica, 20 especies son primarias (especies que sólo habitan en ambientes dulceacuícolas), 30 secundarias (especies con cierto grado de tolerancia a la salinidad), 13 periféricas y/o vicarias (especies que toleran am-

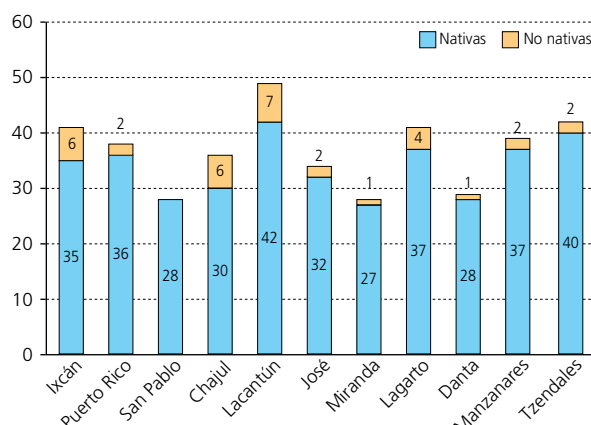


Figura 2.10.7 Número de especies de peces, por sitio de muestreo.

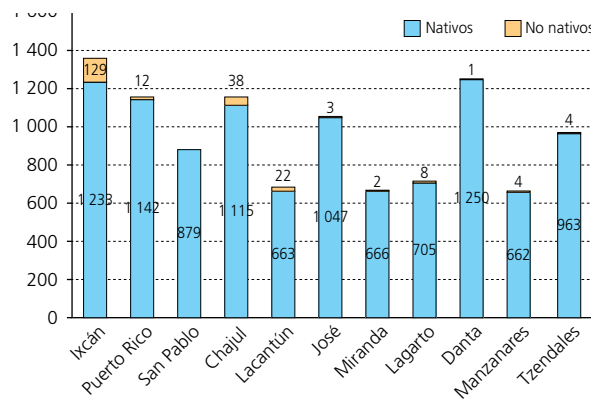


Figura 2.10.8 Número de peces colectados, por sitio de muestreo.

plias variaciones de salinidad, lo que les permite vivir en ambientes dulceacuícolas o salobres) y seis son estuarinas. Las dos familias mejor representadas fueron Cichlidae y Poeciliidae con 21 y nueve especies, respectivamente.

Las familias de peces que aportaron el mayor número de individuos colectados fueron Poeciliidae (35%), Characidae (32%), Atherinopsidae (12%) y Cichlidae (12%). En contraste, las familias Mugilidae (2%), Heptapteridae (1%), Eleotridae (1%), Hemirhamphidae (1%) y Gerridae (1%) aportaron pocos individuos, mientras que Lacantuniidae, Lepisosteidae, Sciaenidae y Synbranchidae, aportaron, cada una, de los individuos colectados.

El río Lacantún fue el sitio en donde se registró el mayor número de especies (49), seguido del Tzendales (42), el Ixcán (41) y el arroyo Lagarto (41) (Fig. 2.10.7).

La mayor cantidad de peces fue colectada en el río Ixcán (1 362), seguido del arroyo Danta (1 251) y el arroyo Puerto Rico (1 154) (Fig. 2.10.8).

2.10.4 DISCUSIÓN

Helminthos-parásitos

Los aportes de nuevas especies de helmintos parásitos de peces que se han registrado es considerable, aun sin incluir en estos conteos las especies que faltan por determinar taxonómicamente, por lo que es posible afirmar que el río Lacantún y sus tributarios ubicados al sur de la RBMA poseen una alta diversidad de fauna helmintológica, lo cual constituye una muestra muy completa de la helmintofauna del sureste de México y Cen-

troamérica, en particular de la provincia del Usamacinta.

Un aspecto importante que se presenta en esta región es el alto grado de endemismo de especies de helmintos parásitos; incluso es posible que cuatro de las especies que aún no han sido determinadas taxonómicamente sean endémicas de la subcuenca del río Lacantún, y probablemente se trate de nuevas especies.

Dentro de los aportes importantes realizados por el estudio está el hallazgo de especies de tremátodos y de nemátodos de los géneros *Rhabdochona* y *Spinitectus* que no habían sido descritas anteriormente, así como la presencia del nemátodo *Rhabdochona kidderi* y el tremátodo *Crassicutis cichlasomae*, que son indicadores de ambientes acuáticos con un bajo impacto ambiental.

La presencia de especies de monogéneos en todos los ambientes acuáticos en donde se realizaron muestreos refleja buenas condiciones de la calidad del agua, debido a que este tipo de helmintos parásitos de peces son considerados bioindicadores



JME

Cuadro 2.10.5 Peces examinados por primera vez para helmintos parásitos en México

Hospedero (especie)	Ejemplares examinados
<i>Ariopsis assimilis</i>	1
<i>Ictiobus meridionalis</i>	2
<i>Bathrachoides goldmani</i>	2
<i>Gambusia exradiata</i>	1
<i>Xenodexia ctenolepis</i>	40
<i>Hyphessobrycon compressus</i>	35
<i>Cynodonichthys tenuis</i>	19
<i>Theraps bifasciatus</i>	8
<i>Leptophilypnus guatemalensis</i>	17

con un alto margen de confiabilidad, pues se trata de especies que no habitan en ambientes degradados al ser muy sensibles a los cambios repentinos o provocados por contaminación.

El estudio aportó información sobre especies de peces que no habían sido examinadas nunca antes en México para helmintos parásitos (cuadro 2.10.5).

En esta misma línea, el estudio permitió sumar información sobre peces cuya parasitología en México se conocía muy poco, como el caso de *Eugerees mexicanus*, *Belones oxbelizanu*, *Brycon guatemalensis* y *Vieja argentea*.

El río Lacantún y sus tributarios localizados en la porción sur de la RBMA constituyen una región óptima para el mantenimiento y conservación de sistemas parásito-hospedero representativo de las cuencas hidrológicas del sureste de México, incluyendo ciclos de vida, dinámica poblacional y endemismos. Esta región aún cuenta con una alta diversidad de helmintos parásitos de peces; sin embargo, es altamente vulnerable a las perturbaciones del ambiente de origen antropogénico (capítulo 4.2 y 4.3).

Moluscos acuáticos

El río Lacantún y sus tributarios localizados al sur de la RBMA poseen una gran riqueza de especies de moluscos acuáticos asociada a una buena calidad de los ambientes acuáticos. Este grupo puede estu-

diarse mejor durante la época de secas, ya que el crecimiento que experimentan los ríos durante la temporada de lluvias provoca una baja sensible en las poblaciones de moluscos, debido a que hay poco sustrato al que se puedan adherir.

La malacofauna se encuentra conformada por las clases Gastropoda y Bivalvia, siendo menos diversa esta última. La mayor parte de las 25 especies reportadas constituyen nuevos registros para la zona de estudio.

Las especies de moluscos acuáticos mejor representadas son *Aroapyrgus* sp., y *Gunlachia radiata* registradas en ocho localidades; *Mayabina* sp. se encontró en seis y *Cochlio pinafrancesa*, *C. infundibulum* y *Physa* sp. en cinco. Los sitios con mayor diversidad de moluscos son la confluencia de los ríos San Pedro-Tzendales (21 especies), el arroyo José (16 especies) y el río Chajul (16 especies), la especie *Aroapyrgus* sp., de la familia Hidrobiidae, es la más abundante.

La familia de moluscos acuáticos mejor representada en la zona de estudio es la Hidrobiidae. Se trata de caracoles que habitan ambientes acuáticos con flujo permanente de agua, que tienen una concha muy pequeña (generalmente de menos de 8 mm), de consistencia frágil y son considerados indicadores de buena calidad ambiental.

Los ríos y arroyos que se encuentran dentro de la RBMA fueron los sitios que presentaron la mayor diversidad y abundancia de moluscos acuáticos nativos. Esta variable denota las buenas condiciones ambientales de estos sitios e incentiva a la conservación de los mismos.

Insectos acuáticos

La entomofauna acuática colectada muestra la presencia de grupos poco tolerantes a la contaminación. Tomando en cuenta este hecho es posible suponer que no existe contaminación grave en estos ambientes acuáticos.

En los sitios San Pablo, Chajul, José, Danta, Lacantún y Tzendales el estado de conservación y salud que se observa se puede considerar como



Rocio octofasciata.



Hyphessobrycon compressus.



Rhamdia guatemalensis.



Poecilia mexicana.



Belonesox belizanus.



Strongylura hubbsi.



Theraps lentiginosus.



Cichlasoma salvini.

“muy bueno”, con niveles muy bajos de contaminación de tipo orgánica; el sustrato, la velocidad de corriente, la oxigenación, la temperatura, la vegetación acuática y la riparia son adecuados para la presencia y el establecimiento de este tipo de comunidades. La entomofauna acuática recolectada contó con la presencia de elementos bioindicadores muy sensibles y de baja tolerancia ecológica. En cambio, las localidades Puerto Rico, Lagartos y Manzanares muestran cierto grado de deterioro, lo cual se ve reflejado en la calidad de la entomofauna ahí presente.

El conocimiento sobre la biología y la ecología de los insectos acuáticos neotropicales es de gran importancia para evaluar reglas ecológicas generales y para establecer un sistema de protección de los recursos acuáticos. Hasta el momento se conoce poco sobre taxonomía, biología, ecología, historia natural, así como de los niveles de tolerancia a la contaminación, de las especies de insectos acuáticos neotropicales, por lo que es importante que los estudios a nivel de diagnóstico o evaluación den el siguiente paso y asciendan al nivel de biomonitorio con el cual se puedan implementar controles de calidad o programas de vigilancia a largo plazo.

Peces

Las 66 especies de peces registradas en el río Lacantún y sus tributarios localizados en la porción sur de la RBMA representan una de las ictiofaunas más diversas de aguas continentales del país, ya que en esta porción del territorio nacional habita más de 13% de las especies de agua dulce que han sido registradas hasta el momento en México, calculada en un poco más de 500 especies (Miller *et al.* 2009). Sin embargo, la presencia de especies no nativas e invasoras va en aumento lo cual pone en riesgo la estabilidad de los ambientes acuáticos, sumado al hecho de que la fragmentación de los ambientes terrestres provoca una disminución de los índices de diversidad y abundancia de los peces.

Destaca por su importancia la gran cantidad de especies de la familia Cichlidae (21) que se registró, lo cual sitúa a la región como un santuario de este tipo de peces en el ámbito nacional.

Por otra parte, algunas de las especies que registraron baja abundancia relativa se encuentran inscritas en la lista de especies en riesgo de la NOM-059-SEMARNAT-2010. Éstas son: *Potamarius nelsoni* (Pr), *Lacantunia enigmatica* (P), *Rhamdia guatemalensis* (Pr), *Thorichthys socolofi* (A) y *Vieja intermedia* (Pr). De ellas, las especies en la categoría de Pr (bajo algún tipo de protección especial) coinciden con la baja abundancia registrada, a excepción de la especie *Rhamdia guatemalensis*, la cual puede ser considerada como una especie tolerante de acuerdo con la abundancia observada durante el presente estudio.

A pesar de que *Lacantunia enigmatica* es considerada una especie en peligro de extinción, Rodiles *et al.* (2005) mencionan que esta especie tiene preferencia por sitios que presentan condiciones *sui generis* como fondos de ríos asociados a corrientes rápidas, por lo que se han realizado muestreos dirigidos utilizando técnicas especializadas de captura como los palangres, obteniendo buenos resultados. Esta situación reafirma lo expresado por Rodiles y colaboradores, en el sentido de que la especie habita sitios muy específicos, lo cual dificulta su captura, pero esto no significa que se encuentre en riesgo de extinción.

Durante las colectas realizadas durante el estiaje de 2014 se obtuvo el registro de una nueva especie para la zona: *Leptophilypnus guatemalensis*, pero debido al número de individuos que fueron colectados (nueve), y al hecho de que en anteriores muestreos no fue posible colectarla, se presume que la abundancia de esta especie es muy baja para la cuenca media del río Lacantún, por lo que debe ser considerada como una especie amenazada e incluirla en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

La presencia de especies periféricas en la zona de estudio se ve favorecida por la topografía poco accidentada que presentan las cuencas media y baja del Río Usumacinta, lo cual permite que pene-

tren especies eurihalinas cientos de kilómetros tierra adentro, como especies del género *Centropomus* y el sábalo *Megalops atlanticus*, entre otras.

2.10.5 CONCLUSIONES

El alto número de especies, endemismos y nuevas especies reportadas de los cuatro grupos biológicos estudiados demuestra que la cuenca media del río Lacantún tiene un muy buen estado de conservación, en donde habita parte de la helmintofauna, malacofauna y entomofauna acuáticas e ictiofauna continentales mejor conservadas del país.

El registro e identificación de nuevas especies y endemismos de organismos acuáticos constituye por sí mismo un gran hallazgo que demuestra la importancia biológica que tiene la subcuenca del

río Lacantún. Especialmente el descubrimiento de la especie *Lacantunia enigmatica* constituye un hecho sin precedentes, ya que se demostró que esta especie no tiene relación filogenética directa con ninguna otra especie de pez conocida en el mundo, por lo que se le colocó dentro de un nuevo género de una nueva familia. Este es un hecho muy poco común para una especie animal en nuestros días, que muestra la especificidad ecosistémica de la región.

En general, la riqueza biológica acuática del río Lacantún y sus tributarios, localizados en la porción limítrofe sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, presente un alto grado de conservación; sin embargo, en los ríos y arroyos que se encuentran fuera de la Reserva, en los territorios que ocupan ejidos y comunidades, se detectaron indicios de deterioro en algunas de las poblaciones de las especies acuáticas reportadas, por el



JME

registro de una menor abundancia de individuos de dichas poblaciones.

El río Lacantún y sus tributarios constituyen algunos de los últimos ecosistemas acuáticos continentales del país que aún conservan gran parte de su riqueza original, por lo que es necesario llevar a cabo todas las acciones necesarias para lograr su preservación, lo cual tendrá grandes beneficios en los ámbitos local, nacional y aun global.

REFERENCIAS

- Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris, 2009. *Peces dulceacuícolas de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rodiles-Hernández, R., D.A. Hendrickson, J.G. Lundberg y J.M. Humphries, 2005. *Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes), a new phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. *Zootaxa* 1000: 1-24.
- Salgado-Maldonado, G, y R.F. Pineda-López, 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: A potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* (5): 261-268.
- DOF, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMAR-NAT-2010, Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.
- Torres Orozco, R., y D.A. Kobelkowsky, 1991. *Los peces de México*. México, AGT Editor.
- IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), 2008. La biodiversidad de agua dulce, un recurso escondido y amenazado. La Lista Roja de la IUCN de especies amenazadas.



Desembocadura del río Lacanjá en el Lacantún. JME