



El Colegio de la Frontera Sur

Abundancia, ocupación y evaluación de hábitat de vertebrados
mayores ante el Huracán Dean

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

Por

Pablo Jesús Ramírez Barajas

2011

Índice	1
Resumen	4
Abstract	5
Introducción general	6
Área de estudio	9
Especies focales	12
Uso de índices de abundancia relativa	15
Capítulo I. Evaluación del hábitat post-huracán Dean	18
1.1 Introducción	18
1.2 Objetivos	19
1.3 Métodos	19
<i>1.3.1 Muestreo de vegetación</i>	19
<i>1.3.2 Relación hábitat-fauna</i>	22
<i>1.3.3 Análisis estadísticos</i>	23
1.4 Resultados	23
<i>1.4.1 Evaluación del hábitat</i>	23
<i>1.4.2 Evaluación del daño</i>	24
<i>1.4.3 Especies de importancia alimenticia</i>	25
<i>1.4.4 Relación hábitat-abundancias de fauna</i>	26
1.5 Discusión y conclusión	27
<i>1.5.1 Evaluación del hábitat</i>	27
<i>1.5.2 Evaluación del daño</i>	29
<i>1.5.3 Relación entre el daño del hábitat con las abundancias relativas de fauna</i>	30
Capítulo II. Evaluación de la abundancia relativa de especies de cacería antes y después del Huracán Dean	32
2.1 Introducción	32
2.2 Métodos	34
<i>2.2.1 Área de estudio pre y post-huracán en Petcacab</i>	34
<i>2.2.2 Método de muestreo</i>	36

2.2.3 Muestreo pre-huracán	37
2.2.4 Muestreo post-huracán	37
2.2.5 Análisis de datos	39
2.7 Resultados	40
2.7.1 Abundancia relativa de especies pre- y post-huracán	40
2.7.2 Ocupación de hábitat y probabilidad de detección de rastros	41
2.7.3 Cambios en respuesta a la dieta y especificidad de hábitat	42
2.7.4 Tendencias de recuperación de la fauna	43
2.8 Discusión y conclusión	45
2.8.1 Cambios en la abundancia y detección	45
2.8.2 Abundancia de especies y dieta	45
2.8.3 Especificidad de hábitat	48
2.8.4 Resistencia y resiliencia de las especies a la perturbación	50
Capítulo III. Evaluación de la abundancia relativa de especies de cacería en un gradiente de impacto del Huracán Dean	53
3.1 Introducción	53
3.2 Objetivos	54
3.3 Métodos	54
3.3.1 Muestreo post-huracán	54
3.3.2 Análisis de datos	55
3.4 Resultados	56
3.4.1 Abundancia relativa en el gradiente de alto y bajo daño del huracán	56
3.4.2 Abundancia relativa por hábito alimenticio	57
3.4.3 Tendencia de la abundancia relativa de las especies en sitios con alto daño	58
3.5 Discusión y conclusión	60
3.5.1 Abundancia relativa en el gradiente de alto y bajo daño del huracán	60
3.5.2 Tendencia de la abundancia relativa de las especies en sitios con alto daño	64
Capítulo IV. Efecto del gradiente de daño sobre la fauna detectada mediante cámaras trampa	66

4.1 Introducción	66
4.2 Objetivos	68
4.3 Métodos	68
<i>4.3.1 Área de estudio y diseño espacial</i>	68
<i>4.3.2 Análisis de datos</i>	70
4.4 Resultados	71
<i>4.4.1 Respuesta de la abundancia relativa de foto-capturas (IAR) al daño en el hábitat</i>	71
<i>4.4.2 Ocupación de hábitat y probabilidad de detección</i>	73
4.5 Discusión y conclusión	75
Conclusiones generales y consideraciones para la conservación	79
Agradecimientos	81
Literatura citada	82
Anexo 1. Especies arbóreas en el área de estudio	94
Anexo 2. Relación de especies capturadas en las cámaras trampa, su abundancia relativa y número de eventos fotográficos.	98
Anexo 3. Muestra fotográfica de las especies foto-capturadas mediante el muestreo sistemático con cámaras trampa.	99
Anexo 4. Artículos publicados y enviados.	102
Anexo 5. Proyectos sometidos y financiados.	102
Artículo aceptado.	103

Resumen

Se evaluaron los efectos de un huracán de gran intensidad en el hábitat y en la abundancia relativa de nueve especies usadas en la cacería de subsistencia: cereque, tepezcuintle, temazate, venado cola blanca, hocofaisán, pavo ocelado, coatí, pecarí de collar y armadillo. En total se situaron 20 sitios de muestreo bajo un gradiente de mayor a menor afectación del huracán. Cada sitio fue muestreado en siete ocasiones, de 8 a 30 meses después del paso del huracán, para obtener estimaciones de la abundancia relativa post-huracán. Los muestreos consistieron en la búsqueda de rastros, de los cuales se obtuvieron índices de abundancia relativa (rastros /km). Además se usaron cámaras trampa en cuatro de los sitios para corroborar e identificar las respuestas de las especies y grupos funcionales al disturbio. En cuanto al hábitat, se realizó un muestreo de vegetación en 20 parcelas de 1000 m², para determinar las características del hábitat y el impacto de huracán en la vegetación y su relación con las abundancias de fauna. Para evaluar el efecto del huracán sobre la fauna, se procedió con comparaciones temporales y espaciales. Por un lado, se realizaron comparaciones de las abundancias relativas pre- y post-huracán en el ejido Petcacab. Por otro lado se realizaron comparaciones de abundancia relativa de fauna en el gradiente de alto y bajo daño. De acuerdo con los análisis, el hábitat fue relativamente homogéneo; entre los parámetros y atributos medidos en el gradiente de alto y bajo daño, la única variable que resultó diferente fue el porcentaje de daño en los árboles. El daño en los árboles fue la única variable que se correlacionó linealmente con la abundancia relativa de fauna, donde a medida que incrementó el daño disminuyó la abundancia de herbívoros, lo cual no fue evidente con los omnívoros. Los herbívoros y especialistas de hábitat más estrictos (cereque, tepezcuintle, venado cola blanca y temazate) fueron especies con mayor afectación que los omnívoros y generalistas de hábitat (hocofaisán, pavo ocelado, coatí, pecarí de collar y armadillo). Estos últimos atributos o la combinación de ellos parece ser una mejor estrategia para soportar el estrés del hábitat. El proceso de recuperación fue similar en ambos enfoques temporal y gradiente de daño espacial, donde se observa una fuerte afectación del huracán sobre los herbívoros con una franca tendencia de recuperación al cabo de 30 meses. Las especies con algún grado de omnivoría mostraron estabilidad de abundancias ante el disturbio. El más omnívoro (armadillo) fue resistente al disturbio e incluso fue el más oportunista en las condiciones post-huracán, ya que sus abundancias fueron mayores en comparación con las abundancias pre-huracán y, mayores en los sitios de alto daño en comparación con los sitios de bajo daño. Con los resultados de las cámaras trampa se pudieron corroborar estas tendencias e incluso resaltan los carnívoros como menos sensibles al daño en el hábitat.

Palabras clave: abundancia relativa, cacería de subsistencia, disturbios naturales, hábitat, resiliencia, Selva maya, vertebrados Neotropicales.

Abstract

We assessed the effects of a hurricane of great intensity on the habitat and relative abundance of game species: Central American agouti, paca, brocket deer, white-tailed deer, great curassow, ocellated turkey, white-nosed coati, collared peccary and nine banded armadillo. In total 20 sites were sampled under a gradient of greater to minor impairment of hurricane impact. Each site was sampled on seven occasions, from eight to 30 months after hurricane impact, to obtain estimates of relative post-hurricane abundance. Sampling consisted in the search for tracks, from which indices of relative abundance (tracks/km) were obtained. Camera traps in four of the sites were also used to corroborate and identify responses of species and functional groups to the disturbance. With regard to the habitat, vegetation sampling was conducted in 20 1000 m²-plots, to determine habitat characteristics and evaluate the impact of hurricane on vegetation and its relationship with wildlife abundance. To evaluate hurricane effect on wildlife, temporal and spatial comparisons were carried out. First, pre- and post-hurricane relative abundances were compared in *ejido* Petcacab. Second, relative abundances of wildlife in the gradient of high and low damage were compared. According to analyses, the habitat was relatively homogeneous across the gradient of hurricane damage. Among the parameters and attributes measured in that gradient, the only variable that differed was the percentage of damage to the trees. Damage to trees was also the only variable linearly correlated with relative wildlife abundance, where increased damage corresponded to decreased herbivore abundance. No relationship was found for omnivores. Herbivores and stricter habitat specialists (Central American agouti, paca, white-tailed deer and brocket deer) were affected more strongly than omnivores and generalists (great curassow, ocellated turkey, white-nosed coati, collared peccary and nine banded armadillo). Either of these last attributes or their combination appeared to help to cope with the stress of the habitat. The recovery process was similar in both temporal and spatial approaches, revealing a stronger susceptibility of herbivores to hurricane, but a clear recovery trend (and thus resilience) after 30 months. Species at least partially omnivorous (ocellated turkey, great curassow, white-nosed coati and collared peccary) did not show changes in their abundances after the disturbance. The most omnivorous species (armadillo) was not only resistant to disturbance, but even showed opportunism under post-hurricane conditions, as its abundance was higher than in pre-hurricane conditions, while it was also higher in highly damaged sites relative to low damage sites. With the results of camera traps we could corroborate these trends and even highlight the carnivores as less sensitive to habitat damage.

Key words: relative abundance, subsistence hunting, natural disturbance, habitat, resilience, Selva maya, Neotropical vertebrates.

Introducción general

La Península de Yucatán tiene una larga historia de impacto humano y natural, desde el comienzo de la ocupación Maya hasta el final del colapso cultural (Hodell *et al.* 1995). Los registros paleoecológicos muestran que el bosque se ha recuperado después del colapso Maya, sin embargo, las actividades humanas actuales han continuado hasta el presente manteniendo diversos estados sucesionales en la selva (Islebe *et al.* 1996). Los factores de perturbación más importantes desde el último siglo han sido la explotación de madera (para exportación y construcción local; Snook 1996), e incendios forestales que resultan de prácticas de agricultura de roza-tumba-quema o incendios intencionales (López-Portillo *et al.* 1990). Los huracanes, los cuales vienen durante la estación lluviosa entre Junio y Octubre, son la principal perturbación natural que puede influenciar la altura y estructura de la selva de la región (Sánchez-Sánchez e Islebe 1999).

Temas fundamentales en ecología, como la determinación de los tamaños poblacionales o el origen de la diversidad y de la productividad de los ecosistemas, adquiere una nueva dimensión bajo la perspectiva de las perturbaciones naturales o antropogénicas (Zimmerman *et al.* 1996). Los huracanes son considerados como los eventos de perturbación más comunes para los ecosistemas del Caribe (Tanner *et al.* 1991); por lo tanto, son fenómenos que forman parte de la dinámica natural del clima, por lo que la reorganización de la estructura de la comunidad y los cambios en los procesos ecosistémicos han evolucionado simultáneamente. Estos fenómenos permiten comprender muchos de los procesos ecológicos, debido a que representan verdaderos laboratorios naturales, donde excepcionalmente se pueden observar y medir las reacciones y procesos de los ecosistemas con un punto de partida bien definido en espacio y tiempo. A pesar de esto, es relativamente reciente la documentación sobre los efectos en los ecosistemas, poblaciones y especies (Zimmerman *et al.* 1996).

Los fuertes vientos producidos por un huracán provocan la defoliación, caída de árboles y rompimiento de ramas y troncos, lo cual modifica la distribución de la biomasa estructural del bosque; además, con la apertura del dosel, se alteran los atributos del microclima como la temperatura y humedad local (Sánchez e Islebe 1999, Lugo 2008). A su vez, la destrucción de refugios y recursos alimenticios como hojas, flores y frutos, incrementan la mortalidad, los patrones de migración, los tamaños poblacionales y las distribuciones geográficas de muchas especies de fauna (Kawabata 2002, Lugo 2008). Esto desencadena cambios en las conductas alimentarias y altera las redes y relaciones tróficas por periodos extensos de tiempo después del impacto (Walker 1991, Pavelka y Behie 2005).

Es importante conocer los efectos que tienen estos fenómenos en los ecosistemas y en la fauna, especialmente en el contexto del cambio global actual, debido a que existen tendencias, desde los pasados 30 años a la fecha, hacia el incremento en la frecuencia e intensidad de los huracanes con categorías cuatro a cinco (escala 1-5 de Saffir-Simpson; Emanuel 2005, Webster *et al.* 2005, Imbert y Portecop 2008); lo cual tiene por consecuencia la lenta recuperación en los ecosistemas y un mayor impacto sobre los recursos de los cuales dependen tanto la fauna como las poblaciones humanas. Algunos estudios muestran el efecto de los huracanes en diversos aspectos como cambios en la abundancia de grupos funcionales (Lynch 1991, Kanowski *et al.* 2008), resiliencia de las especies (Wilson *et al.* 2008), alteración de la composición y diversidad (Will 1991) y cambios en los patrones alimenticios (Dittus 1985, Pavelka y Behie 2005). Sin embargo, el efecto posterior de un huracán ha sido pobremente documentado en fauna terrestre y sólo se cuenta con información anecdótica en la mayoría de los casos (Walker 1991). Además, son todavía menos los casos que cuentan con información previa a los disturbios, lo que dificulta incluso interpretar los procesos de impacto y recuperación de la fauna (Lynch 1991, Walker *et al.* 1991, Pavelka y Behie 2005).

El Huracán Dean atravesó de este a oeste la Península de Yucatán. Arribó cerca del poblado de Mahahual con la máxima categoría (escala 5 Saffir-Simpson) el 21 de agosto de 2007 con vientos de hasta 280 km/h. A diferencia de otros huracanes, Dean estuvo particularmente acompañado de poca precipitación y su capacidad de destrucción radicó en la fuerza de sus vientos (Islebe *et al.* 2009). El impacto ecológico fue bastante severo, ya que afectó las zonas forestales más importantes del estado de Quintana Roo, incluyendo la zona sur de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an. A su vez, muchas comunidades de la Zona Maya que dependen directamente de los recursos forestales, maderables o no, se vieron fuertemente afectadas; por lo cual, es importante considerar la vulnerabilidad humana ante tales eventos cuando existe una íntima relación con estos recursos en tanto que son usados para la subsistencia.

Las comunidades mayas mantienen un fuerte arraigo cultural y utilitario de la fauna, algunas especies son aprovechadas a través de la cacería de subsistencia para la obtención de proteína animal (Jorgenson 1995, Quijano y Calmé 2000, Ramírez-Barajas y Naranjo 2007), estas especies además de estar sometidas a diversas presiones naturales y antropogénicas (cambio de uso del suelo, fragmentación y pérdida de hábitat), soportan una presión adicional al ser un recurso usado bajo diferentes intensidades en la región, por lo cual, es necesario conocer sus estados poblacionales así como la resistencia y sensibilidad a los disturbios, además de conocer su capacidad o velocidad de recuperación (resiliencia) con fines de conservación.

El objetivo general del presente estudio fue analizar los efectos del impacto del Huracán Dean, representados por los cambios en las abundancias relativas de varias especies de vertebrados medianos y grandes, en áreas de selva mediana subperennifolia. Se utilizaron dos enfoques de análisis, el primero antes y después del paso del Huracán Dean y el segundo bajo un gradiente espacial de alto y bajo impacto. El enfoque temporal se fundamentó en la comparación de las abundancias pre- y post-huracán de las especies usadas en la cacería y en las subsecuentes tendencias de recuperación bajo diferentes sesiones de muestreo post-

huracán en el ejido Petcacab. Además, se analizaron los datos bajo un enfoque espacial donde, tanto la abundancia de fauna como las condiciones del hábitat representaran el efecto del Huracán Dean en un gradiente de mayor a menor impacto. Debido a las distintas características ecológicas de cada especie, se espera que exista una respuesta diferencial a la perturbación, la cual modifica sus abundancias de acuerdo con sus hábitos alimenticios y especificidad de hábitat, por lo cual se evaluó también la calidad del hábitat y el daño en la vegetación como variable explicatoria.

Área de estudio

El área de estudio se ubica en las áreas de influencia oeste de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an (en adelante RBSK) y en los ejidos forestales del centro-sur del estado de Quintana Roo (Ejididos) entre las coordenadas 19° 07' N y 87° 57' W. El clima es templado sub-húmedo, con temperatura media anual de 26 °C y precipitación promedio de 1200 mm anuales, con lluvias máximas entre Junio y Septiembre (Orellana *et al.* 2009). A esta región se le han asignado altos valores de integridad ecológica funcional y alta importancia en su función en el Corredor Biológico Mesoamericano que enlaza las reservas de la biosfera de Sian Ka'an y Calakmul (Arriaga *et al.* 2000; Figura 1). Además, existen iniciativas voluntarias para preservar áreas de vegetación intactas a través de un sistema de reservas comunitarias en 49 ejidos mayas de la región (Toledo 2009).

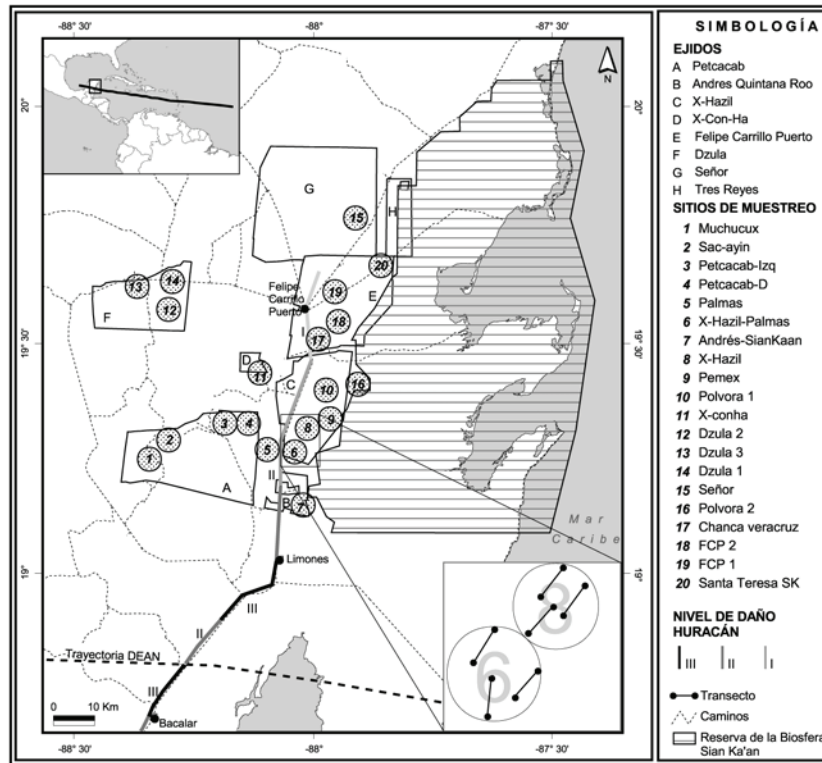


Figura 1. Arreglo espacial de los sitios de muestreo tanto de vegetación como de fauna. El recuadro inferior derecho muestra un acercamiento de la disposición de los transectos. La carretera Chetumal-Felipe Carrillo Puerto representa una división física de los sitios con respecto a la influencia de la RBSK.

Esta área es considerada como la Zona Maya, en la cual están asentadas numerosas comunidades que practican un manejo forestal de los recursos. El desmonte de selva no está permitido y se han designado áreas para la extracción selectiva de madera en áreas forestales permanentes y actividades agrícolas (Ramírez-Barajas *et al.* 2001, Anta y Perez 2006). Las principales especies que son extraídas incluyen la caoba (*Swietenia macrophylla* King; Meliaceae) y otras 17 especies de madera dura y blanda (Ramírez-Barajas *et al.* 2006). Estas últimas incluyen: chechem, tzalam, katalox (*Swartzia cubensis* (Britton y Wilson); Fabaceae), chaca roja (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.; Burseraceae), chaca blanca (*Dendropanax arboreus* (L.) Decne. y Planch. ex Britton; Araliaceae), y amapola (*Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand; Malvaceae).

La selva mediana subperennifolia es el principal tipo de vegetación, con chicozapote (*Sapotaceae*), yax-nik (*Vitex gaumeri* Greenm.; *Lamiaceae*), tzalam (*Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth.; *Fabaceae*), y ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.; *Moraceae*) como las especies arbóreas dominantes. Este tipo de vegetación es caracterizado por árboles que alcanzan alturas entre 18 y 25 m, de los cuales 25-50% pierden sus hojas durante la estación seca (Miranda 1958, Sánchez-Sánchez e Islebe 2002). El tipo de suelo que corresponde a estas selvas de acuerdo con la clasificación maya y de la FAO varía desde el tsek'el (rendzina) pedregoso y somero, hasta el k'ankab (vertisol) de color rojo que puede alcanzar hasta un metro de profundidad (Olmsted y Durán 1990). Debido a las características caducifolias de este tipo de selva, queda sobre el sustrato una cama de hojarasca permanente durante todo el año.

Existen también parches de selva baja inundable, la cual, de acuerdo con Miranda (1958) es un tipo de selva caducifolia que alcanza alturas de 8-10 m y pierde casi el 50% de su follaje; las principales especies son el chicozapote, palo tinto (*Haematoxylon campechianum* L.; *Fabaceae*), pukté (*Bucida buceras* L.; *Combretaceae*), chechem (*Metopium brownei* Roxb.; *Anacardiaceae*), nance (*Byrsonima crassifolia*, L. Kunth; *Malpighiaceae*), y ts'iits'il che' (*Gymnopodium floribundum* Rolfe; *Polygonaceae*).

El área de estudio fue seleccionada con base en mapas de la zona e imágenes de Google Earth siguiendo un gradiente de impacto del Huracán Dean. Posteriormente se realizaron incursiones en vehículo para ubicar y corroborar los posibles sitios de muestreo. En total se montaron 20 sitios de muestreo. A su vez, cada sitio está conformado por tres transectos, cada uno de 3 km de longitud (Figura 1). Los sitios de muestreo se ubicaron lo más cerca posible del mayor impacto del huracán hasta tener un bajo o nulo efecto. Las distancias perpendiculares de los sitios al ojo del huracán partieron desde 40 hasta 114 km (dirección Sur-Norte). Las distancias perpendiculares al ojo del huracán sirvieron para separar los sitios y distribuirlos equitativamente bajo el gradiente de disturbio (Figura 1). El criterio de

selección para los sitios fue que pertenecieran a un continuo de selva mediana subperennifolia y permitieran accesibilidad para asegurar el mantenimiento de los sitios y continuidad del muestreo.

Especies focales

Cerca de 20 especies de vertebrados son cazados en la región Maya (Jorgenson 1995, Quijano-Hernández y Calmé 2002, Ramírez-Barajas *et al.* 2006). Los animales de cacería son también especies emblemáticas en la cultura Maya y constituyen una importante y diversa fuente de proteínas en las comunidades rurales a través de la cacería de subsistencia (Ramírez-Barajas 2004). Nueve de esas especies de vertebrados de talla mediana (2.5 -10 kg) y grande (> 10 kg) fueron las especies focales para el registro de rastros en este estudio; las cuales incluyen al cereque (*Dasyprocta punctata*; Rodentia, Dasyproctidae), tepezcuintle (*Cuniculus paca*; Rodentia, Cuniculidae), coatí (*Nasua narica*; Procyonidae), armadillo (*Dasypus novemcinctus*; Dasypodidae), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*; Cervidae), temazate (*Mazama americana/Mazama pandora*; Cervidae), pecarí de collar (*Pecari tajacu*; Tayassuidae), hocofaisán (*Crax rubra*; Galliformes, Cracidae), y pavo ocelado (*Meleagris ocellata*; Galliformes, Meleagrididae). Debido a que esas especies son principalmente de hábitos terrestres, es posible encontrar fácilmente indicios de sus actividades (e.g., desplazamientos, refugios), los cuales permiten un registro sistemático a través de huellas y señales de actividad en el suelo. Para el muestreo con cámaras trampa se incluyeron además a los felinos (tigrillo *Leopardus wiedii*, ocelote *Leopardus pardalis*, puma *Puma concolor* y jaguar *Panthera onca*; familia Felidae;) en el grupo de los carnívoros para la comparación de respuestas ante el disturbio (ver Capítulo IV).

Especies arborícolas, tales como el cojolite (*Penelope purpurascens*; Galliformes, Cracidae), monos (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*; Atelidae), y martucha (*Potos flavus*; Procyonidae),

junto con vertebrados terrestres, como el tapir (*Tapirus bairdii*; Tapiridae), el cual no es cazado en las comunidades mayas (Jorgenson 1995, Quijano-Hernández y Calmé 2002, Ramírez-Barajas *et al.* 2006), no fueron incluidas en este estudio. El raro pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*; Tayassuidae) tampoco se incluyó en los análisis debido a la escasez de datos en toda el área de estudio. En el caso del ejido Petcacab, el pecarí de labios blancos no ha sido observado por los cazadores desde 1980; consecuentemente, tampoco hubo registro en otros periodos de evaluación y el presente estudio (Ramírez-Barajas *et al.* 2006, Ramírez-Barajas y Naranjo 2007).

En particular para el temazate rojo y café (*M. americana* y el endémico *M. pandora*, respectivamente) se consideró la simpatria de las especies en la Península de Yucatán (Weber y Medellín 2010). Debido a que existe la posibilidad de que ambas especies puedan estar presentes en toda el área de estudio, especialmente en el periodo post-huracán, los registros de rastros fueron conjuntados, puesto que es prácticamente imposible distinguir con certeza sus huellas. Sin embargo, para el caso del ejido Petcacab, y de acuerdo con lo reportado en entrevistas, *M. pandora* suele ser muy raro; además, el registro de cacería durante tres años en esta comunidad (n = 18 temazates) mostró que esta especie estuvo ausente (Ramírez-Barajas 2004, Ramírez-Barajas *et al.* 2006), por lo cual se asume que los registros corresponden a *M. americana*.

En el presente estudio se espera que las especies respondan al daño del huracán en función de algunos recursos clave cuya disponibilidad ha sido modificada por la perturbación, tales como alimento y refugio. Además, para analizar cuáles atributos hacen a las especies más o menos vulnerables a los huracanes, se asignaron las especies a grupos funcionales, basados en la literatura sobre su dieta (e.g., frugívoros y omnívoros) y en el uso de hábitat (e.g., especialistas y generalistas de hábitat; Cuadro 1).

Cuadro 1. Estado trófico y especificidad de hábitat de las especies de cacería bajo estudio. Las especies están ordenadas de mayor a menor dependencia de una dieta herbívora. He = herbívoro (incluye Fr = frugívoro; Ra = Ramoneador); Om = omnívoro; EH = especialista de hábitat (ESM = Especialista de selva madura y TSS = Tolerante de selva secundaria); GH = generalista de hábitat

Especies		Dieta		Especificidad de hábitat		Referencias*
Nombre común	Nombre científico	He	Om	EH	GH	
Cereque	<i>Dasyprocta punctata</i>	Fr		TSS		3,4,6,7,9
Tepezcuittle	<i>Cuniculus paca</i>	Fr		TSS		3,4, 6,7,9
Temazate	<i>M. americana/pandora</i>	Fr+Ra		ESM/TSS		15,16,17
Venado cola blanca	<i>Odocoileus virginianus</i>	Ra+Fr			GH	2,9,15
Hocofaisán	<i>Crax rubra</i>	Fr+Om		ESM		1, 5, 8, 10, 11
Pavo ocelado	<i>Meleagris ocellata</i>	Fr+Om			GH	8,13
Pecari de collar	<i>Pecari tajacu</i>		Om+Fr		GH	2,7,9,12
Coatí	<i>Nasua narica</i>		Om+Fr		GH	2,6,7,9,14
Armadillo	<i>Dasybus novemcinctus</i>		Om		GH	3,7,9

*(1) Bertsch y Barreto 2008; (2) Ceballos y Miranda 2000; (3) Ceballos *et al.* 2002; (4) Coates-Estrada y Estrada 1986; (5) del Hoyo 1994; (6) Eisenberg 1989; (7) Emmons 1990; (8) Hogan 2008; (9) Robinson y Redford 1986; (10); Terborg *et al.* 1990; (11) Timothy y Denslow 1985; (12) Mandujano y Martínez-Romero 2002; (13) Porter 1994; (14) Valenzuela 2002; (15) Weber 2008; (16) Weber *et al.* 2008; y (17) Weber y Medellín 2010.

Existen predicciones generales al respecto de esos atributos que establecen que la omnivoría, comparada con la herbivoría, es una característica que permite a las especies soportar mejor una perturbación, mientras que los especialistas de hábitat son más propensos a la extinción que los generalistas de hábitat bajo las mismas condiciones de estrés (McKinney y Lockwood 1999, Vázquez y Simberloff 2002, Tejeda-Cruz y Sutherland 2004). Además, se espera que los herbívoros (i.e., frugívoros y ramoneadores en este estudio) y especialistas de hábitat tengan una declinación más fuerte inmediatamente después del huracán que los omnívoros y generalistas de hábitat. Después de varios meses, se espera que los ramoneadores puedan recuperarse en la medida que la vegetación se recupera (en forma de rebrotes), mientras que los frugívoros estrictos pueden permanecer severamente afectados hasta que las plantas comiencen a fructificar.

Uso de índices de abundancia relativa y ocupación de hábitat

El uso de índices para la estimación de abundancias ha sido ampliamente discutido, con argumentos a favor y en contra sobre su uso como expresiones reales de los cambios en las poblaciones. De acuerdo con Anderson (2001) los índices son parcialmente una expresión de la abundancia (variable de interés) y de una larga lista de variables asociadas al observador, al ambiente y a las especies a ser muestreadas. Sin embargo, los cambios en las poblaciones o en la actividad de las mismas pueden ser correctamente supervisados mediante índices si se tiene el suficiente rigor, aunque no sean un reflejo directo de la abundancia absoluta (Caughley y Sinclair 1994; Engeman 2003, Engeman 2005). La aplicación de índices no implica automáticamente un procedimiento inapropiado. Más allá, un índice puede ser el medio más eficiente para dirigir objetivos de monitoreo poblacional, sobre todo cuando es imposible tener estimaciones absolutas de la abundancia. Por lo tanto, el problema no es el uso de índices sino la selección adecuada del diseño de muestreo y el análisis eficiente de los datos (Engeman 2003).

La estimación de parámetros de la población como la abundancia y la densidad han sido por mucho el enfoque principal de numerosos estudios poblacionales de fauna (O'Connell y Bailey 2011). Cuando se estudian especies raras, nocturnas, evasivas y crípticas, o especies de grandes rangos hogareños y poblaciones pequeñas pueden resultar errores de no-detección o falsas ausencias, es decir cuando la especie está presente pero no es detectada (Gu y Swihart 2004, Mackenzie 2005, Kissling *et al.* 2010). A menudo esto sucede también cuando los datos o información de las especies provienen de métodos que requieren observaciones directas (Gu y Swihart 2004, Kissling *et al.* 2010). Una alternativa en el caso de baja detectabilidad de fauna en las regiones tropicales es el muestreo de rastros como un método no invasivo (Carrillo *et al.* 2003, Silveira *et al.* 2003). El muestreo de rastros es ampliamente usado debido a que es relativamente fácil de implementar, versátil, de bajo costo económico, y no

requiere de la detección de individuos en el momento preciso del muestreo (Wilson y Delahay 2001, Lyra-Jorge *et al.* 2008, Roberts 2011). Aunque este método puede ser usado para el registro de presencia-ausencia de especies (detección- no detección) en condiciones restringidas de presupuesto y tiempo, en el presente estudio fue usado para determinar la abundancia (expresado como un índice de abundancia relativa de rastros) de las especies focales.

Los factores que pueden afectar la estimación de un índice de abundancia son el efecto del observador, el efecto del ambiente y el efecto de la especie en sí misma (Anderson 2001); por lo cual es necesario realizar estimaciones de la probabilidad de detección en el sitio, de la especie o incluso del método empleado, además de un diseño de muestreo apropiado con una inherente y asociada medición de precisión (Engeman 2003). De acuerdo con el diseño de muestreo y métodos empleados en el presente estudio, se enfatizó en minimizar los posibles factores que afectan la detección de las especies; además se realizó la estimación de la probabilidad de ocupación del hábitat y detección para cada especie (o grupo funcional), con el fin de determinar si los cambios en abundancia obedecen o no a cambios en la detectabilidad.

En casos donde la observación directa, captura y marcaje de los animales es sumamente difícil o cuando las densidades son más bajas de lo esperado, la información de ocupación puede ser una gran alternativa para estudiar la distribución de las especies y los procesos que las conducen. Además la cantidad de datos necesarios para estimar la ocupación son usualmente menos costosos en tiempo y dinero que la información para la estimación de abundancia o densidad (O'Connell y Bailey 2011). Fundamentalmente la ocupación es una función de la abundancia (i.e. número de individuos) y de los parámetros que dominan los procesos dinámicos de cómo están distribuidos los animales en un ambiente. Para algunas especies, la ocupación puede ser un sustituto de la abundancia (Mackenzie *et al.* 2004). En general la

ocupación es definida como la probabilidad de que un sitio o parche este ocupado o la proporción de área ocupada por una especie. La colección de datos puede ser desde observaciones de animales (e.g., avistamientos directos, foto-capturas) hasta indicadores de que la especie está presente (e.g., excretas, nidos, rastros). Para realizar inferencias validas de la ocupación es necesario considerar la variabilidad espacial y la detectabilidad. Es casi una situación universal en los muestreos poblacionales que los métodos no detecten todos los animales o especies presentes en el área de estudio (Pollock et al. 2002), recientes avances en los muestreos ecológicos permiten el uso eficiente de información de detección- no detección para realizar inferencias sobre si las especies están presentes o ausentes, dados los procesos de observación imperfecta mencionados (O'Connell y Bailey 2011). Cuando la probabilidad de detección no es incorporada, la confianza de la inferencia puede caer debido a que se desconoce la relación entre el conteo (i.e., número de detecciones) y el parámetro de interés (e.g., ocupación, abundancia; O'Brien 2011).

Capítulo I. Evaluación del hábitat post-huracán Dean

Resumen hábitat.- En total se registraron 3253 individuos arbóreos pertenecientes a casi 100 especies. Se estimó la cobertura, el área basal, volumen y densidad total, así como el índice de valor de importancia de cada especie (IVI). Además se obtuvo la diversidad de Shannon-Wiener y Simpson y la equitatividad. Con la lista de especies arbóreas se realizaron 15 entrevistas a profundidad con informantes clave para determinar si dichas especies son consumidas por la fauna local. De acuerdo con los análisis, el hábitat fue relativamente homogéneo ya que no se encontraron diferencias entre los parámetros y atributos medidos en el gradiente de alto y bajo daño, la única variable que resultó diferente fue el porcentaje de daño en los árboles. El daño disminuyó gradualmente hasta un 10% o menos a una distancia de 80-112 km perpendiculares al ojo del huracán. Entre los árboles dañados ($n = 729$), el 80% correspondió con mediano y alto daño; entre las categorías de daño el 72% fueron árboles rotos y descopados. Del total de especies registradas, el 65% fueron reportadas por cazadores y campesinos como fuente de alimento para frugívoros y herbívoros. El porcentaje de daño en los árboles fue la única variable que se correlacionó linealmente con la abundancia relativa de fauna, donde a medida que incrementó el daño disminuyó la abundancia de herbívoros, lo cual no fue evidente con los omnívoros.

1.1 Introducción

Monitorear especies de vertebrados mediante su presencia-ausencia o abundancia y densidad aporta información relevante sobre el estado de conservación de las poblaciones y su hábitat (Chiarello 2000). Sin embargo, a pesar de que la abundancia específica de fauna puede ser un indicador de la calidad de hábitat, también puede ser respuesta a diversos factores tanto climáticos, estacionales y espaciales, así como a interacciones sociales, capacidad reproductiva y características ecológicas de las especies. Por lo tanto, es necesario complementar las evaluaciones de fauna con evaluaciones del hábitat y las condiciones paisajísticas del área para tener una interpretación más completa del complejo ecosistema-especies (Van Horne 1983, Kreuzer y Huntly 2003). El hábitat puede ser evaluado en función de la disponibilidad de alimento para la fauna en cuestión y de las condiciones de conservación y tipo de vegetación predominante en el área de estudio.

La mayoría de los árboles tropicales producen frutos que son consumidos por animales. Una gran proporción de los vertebrados en los bosques tropicales son frugívoros y simultáneamente, gran variedad de especies arbóreas dependen de frugívoros para la dispersión de semillas (Fleming *et al.* 1987, Chapman *et al.* 1994). La composición numérica de este amplio gremio de consumidores primarios pone en relieve la importancia de investigar su ecología y la evaluación del hábitat como un componente importante de análisis e interpretación en tales estudios. Asimismo, la información sobre el efecto de disturbios naturales en el hábitat y las consecuencias en la fauna en general ha sido escasamente abordada, a pesar de la íntima relación del hábitat como potencial herramienta de interpretación de las abundancias. Por lo tanto, el efecto de disturbios naturales en los ecosistemas representa una oportunidad para medir los diferentes patrones de respuesta tanto del hábitat como de la fauna residente. En el presente capítulo se espera registrar un gradiente de daño en la vegetación, representado en algunos atributos estructurales, que influyan en la calidad de hábitat y a su vez en las abundancias de fauna o de grupos funcionales de acuerdo a diferentes requerimientos ecológicos.

1.2 Objetivos

- Evaluar el daño en la vegetación provocado por el Huracán Dean en el gradiente de mayor a menor impacto.
- Evaluar la calidad de hábitat en función de los atributos ecológicos de la vegetación.
- Evaluar la influencia del daño del hábitat en las abundancias de fauna local.

1.3 Métodos

1.3.1 Muestreo de vegetación.- Con el fin de caracterizar las condiciones y características de la vegetación en el área de estudio, se utilizó el protocolo de muestreo de vegetación de

Gentry (1982). El cual resulta ser un método económico y apropiado por su fácil implementación en campo. De manera simultánea se realizaron algunas modificaciones al método para la evaluación de los parámetros y atributos del hábitat, cuantificación de árboles de importancia alimenticia para la fauna y evaluación de daños provocados por el Huracán Dean (Sánchez-Sánchez e Islebe 1999, Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007). Se eligió al azar un transecto en cada uno de los 20 sitios de muestreo. A lo largo de cada transecto se establecieron diez parcelas de 50 X 2 m, separadas cada 50 m y alternadas a cada lado del transecto, lo cual cubre un total 1000 m² por sitio (20,000 m² en toda el área de estudio). Se registraron todos los árboles con diámetro mayor de 5 cm a la altura del pecho (DAP, 1.3 m), se anotó el nombre común, la especie, diámetro de copa, altura, fenología (floración-fructificación), tipo de daño y vitalidad.

Los muestreos de vegetación se realizaron desde noviembre de 2008 hasta mayo de 2009 (entre 15 y 21 meses post-huracán), lo cual representa la estación seca del año. La cuantificación y descripción de los daños provocados por el Huracán Dean se realizó de acuerdo con Sánchez e Islebe (1999), contabilizando los árboles en categorías como: rotos (rotos a la mitad del tronco y rotos en la base del tronco), caídos, descopados (pérdida de ramas primarias y secundarias), inclinados (con y sin raíz expuesta), doblados y secos (aparentemente muertos en el momento del muestreo). Dentro de cada categoría de daño se designó el grado de daño como alto, medio o bajo para elaborar niveles de daño en la evaluación de los sitios.

Debido a la escasa producción de flores y frutos por las condiciones de estrés post-huracán y a que no fue posible realizar un seguimiento o monitoreo en el tiempo, no se obtuvieron mediciones de la recuperación fenológica; sin embargo, se reportó la producción de flores, frutos y semillas, así como la disponibilidad de hojas en el momento del muestreo.

Se obtuvo el área basal, cobertura, densidad total y riqueza de especies para cada sitio, gradiente y en toda el área de estudio. Estos atributos fueron seleccionados para tener una valoración de las características hábitat (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007). Además, se obtuvo el índice de valor de importancia de cada especie arbórea (IVI), el cual es un buen descriptor de la importancia ecológica de las especies en un lugar. Este índice es adimensional y se estima con la suma de la densidad (árboles/m²), frecuencia (número de veces donde aparece la especie en cada sitio o parcela) y dominancia (área basal total de cada especie; Kent y Coker 1994).

Se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de Simpson (D), para determinar la diversidad basada en la proporción de abundancia de las especies y en la dominancia de las mismas, respectivamente (Magurran 1988). Asimismo, se realizaron comparaciones entre los índices de diversidad en el gradiente de alto y bajo daño (prueba U de Mann-Whitney y método t de Hutcheson; Zar 1996, Magurran 1988)

$H' = -\sum (p_i) (\ln p_i)$; donde $p_i = n_i/n$, n_i = número de individuos de la i -ésima especie, n = número total de individuos de todas las especies de la comunidad de estudio.

$D = \sum p_i^2$; donde p_i = proporción de individuos de cada especie con respecto al total.

El método t - de Hutcheson se usó para establecer comparaciones entre la diversidad de Shannon para los diferentes gradientes del área de estudio siguiendo las siguientes ecuaciones:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{(VarH'_1 + VarH'_2) / [(VarH'_1)^2 / N_1 + (VarH'_2)^2 / N_2]}}$$

Donde: H_i = índice de Shannon del área i ; $Var H_i$ = varianza del índice de Shannon del área i .

N_i = número total de individuos en i -ésima área.

La similitud entre los sitios de muestreo se determinó mediante los índices de Sorensen (basado en datos cualitativos de presencia-ausencia de especies) y Morisita-Horn (basado en datos cuantitativos de las especies) dentro de cada gradiente (Magurran 1988).

1.3.2 Relación hábitat-fauna.- Para evaluar la calidad de hábitat para la fauna se diferenciaron las especies arbóreas reportadas como alimento. El DAP es una medida ampliamente usada y con alta correlación con la disponibilidad y abundancia de frutos y estado de madurez de los árboles (Chapman *et al.* 1992). El IVI, área basal y cobertura se correlacionaron con las abundancias de fauna, además se realizaron regresiones lineales para determinar si existe una relación significativa. Esta información ha sido principalmente usada para evaluar el hábitat en relación con poblaciones de monos neotropicales (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007). Sin embargo, otras especies de vertebrados frugívoros-herbívoros como los murciélagos, ungulados y roedores, pueden estar relacionadas al ser consumidores importantes de los mismos recursos vegetales (Coates-Estrada y Estrada 1986, Bodmer 1989a, Galetti *et al.* 2001).

Con el listado de plantas obtenidas en el muestreo de vegetación se realizó una búsqueda en la literatura de las plantas consumidas por los principales vertebrados neotropicales. Además, se practicaron 15 entrevistas informales y a profundidad con cazadores y conocedores de la fauna local del área de estudio, con el fin de asignar importancia o no como fuente de alimento para los vertebrados del presente estudio. En las entrevistas se preguntó si la planta era consumida o no por la fauna, qué animales la consumen y qué parte de la planta aprovechan. Asimismo se les pidió asignaran un valor de importancia subjetivo a cada planta según su conocimiento de uso de la planta por la fauna. Con esto se elaboró una lista de especies de importancia alimenticia reportada y se realizaron los análisis para determinar la calidad de hábitat en función del alimento potencial. Para las especies arbóreas que fueron reportadas como fuente de alimento para la fauna, se estimó el índice de valor de importancia

(IVI) y se realizaron las comparaciones por gradiente de daño y las correlaciones con la abundancia de fauna. La abundancias relativas de fauna fueron obtenidas mediante los métodos descritos en los Capítulos II y III y se usaron los valores promedio de cada uno de los 20 sitios de muestreo para los herbívoros, que incluyen a los frugívoros y ramoneadores, y para los omnívoros (grupos funcionales).

1.3.3 Análisis estadísticos.- Se agruparon los sitios por gradientes de impacto del huracán Dean, para lo cual se separaron los sitios con mayor y con menor impacto. Para verificar el ajuste normal de los datos se usó la prueba de Kolmogorov con el *p-valor* de Lilliefors corregido. Puesto que no se encontró distribución normal de los datos y homogeneidad de varianzas, aun con transformaciones, se procedió con análisis no paramétricos. Con los parámetros de la vegetación y los atributos del hábitat, se realizaron comparaciones en cada gradiente utilizando pruebas de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis, para definir si existen diferencias en el hábitat que expliquen o ayuden a interpretar la calidad de hábitat. Debido a la potencial influencia del hábitat en la abundancia de fauna encontrada, se realizaron regresiones lineales entre la abundancia de fauna y las posibles variables explicatorias (e.g., distancia perpendicular al ojo del huracán, el porcentaje de daño en la vegetación, IVI, etc.).

1.4 Resultados

1.4.1 Evaluación del hábitat.- De acuerdo con el muestreo de vegetación se registraron 3253 árboles y se identificaron casi 100 especies arbóreas pertenecientes a 43 familias en un área de 20,000 m² correspondientes a 20 sitios de muestreo (Anexo 1). Las familias con la mayor densidad de individuos fueron Euphorbiaceae (17.3%), Sapotaceae (15.2%), Fabaceae (13.2%), Burseraceae (6.3%), Polygonaceae (6%), Rubiaceae (5.2%), Sapindaceae (4.9%), Nyctaginaceae (3.2%) y Myrtaceae (2.8%). Estas familias concentran casi el 50 % de las especies presentes.

Cuadro 2. Efecto del gradiente de impacto en los atributos y parámetros del hábitat del área de estudio. Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), equitatividad (E) y de Simpson (D). $p < 0.05$

	Alto daño	Bajo daño	p
<i>Atributos del hábitat</i>			
Riqueza #Sp	28.8 (4.92)	27.1 (2.42)	0.22
H	2.86 (0.36)	2.68 (0.27)	0.36
E	0.85 (0.08)	0.81 (0.07)	0.28
D	14.28 (6.98)	12.98 (7.74)	0.65
<i>Parámetros del hábitat</i>			
Cobertura (m2)	2023.97 (306.89)	1959.66 (196.93)	0.7
Área Basal (m2)	321.37 (69.98)	305.3 (55.76)	0.87
Volumen (m2)	221.6 (39.22)	199.64 (21.06)	0.15
Densidad (ind/ha)	167.3 (41.97)	157.9 (23.88)	0.76
% Árboles Dañados	37.32 (14.29)	5.54 (6.07)	0.0002
<i>Especies arbóreas/alimento</i>			
% IVI	78.63 (6.18)	72.46 (10.08)	0.08
% Cobertura	79.01 (7.62)	73.77 (11.14)	0.25
% Área Basal	76.18 (9.45)	75.35 (14.21)	0.82
% Densidad	80.27 (5.88)	73.96 (9.74)	0.11

En términos generales no se encontraron diferencias en la riqueza de especies arbóreas, en la diversidad medida con el índice de Simpson (prueba U de Mann-Whitney) y de Shannon-Wiener (método t de Hutcheson), en el gradiente alto y bajo impacto del huracán (Cuadro 1). Asimismo, se encontró gran similitud en todo el gradiente tanto en la presencia-ausencia de especies (índice de Sorensen; 84%), como en la abundancia de especies (índice Morisita-Horn; 83 %). En cuanto a los parámetros del hábitat (cobertura, área basal, volumen y densidad total) tampoco se encontraron diferencias en el análisis por gradiente de impacto del huracán (Cuadro 2).

1.4.2 Evaluación del daño.- El daño en la vegetación fue la única variable que presentó diferencias en el hábitat cuando se evaluó el gradiente de impacto. El área de alto impacto, presentó un mayor porcentaje de árboles dañados que el área de bajo impacto (Figura 2; Cuadro 2; $U = 154$; $P = 0.0002$). En este caso, el mayor daño del huracán en la vegetación se observó entre 40 y 60 km de distancia perpendicular al ojo del huracán y los efectos

disminuyeron gradualmente hasta los 114 km de distancia (Figura 2). Del total de árboles dañados ($n = 729$), el 60 % correspondió con un alto grado de daño, el 22% con mediano daño y el 18 % con bajo daño. Entre las categorías de daño se encontraron árboles rotos (a nivel del tronco; 40%), descopados (ramas primarias y secundarias; 32%), inclinados (11%), doblados (7%), secos (aparentemente muertos, 6%) y caídos (3%).

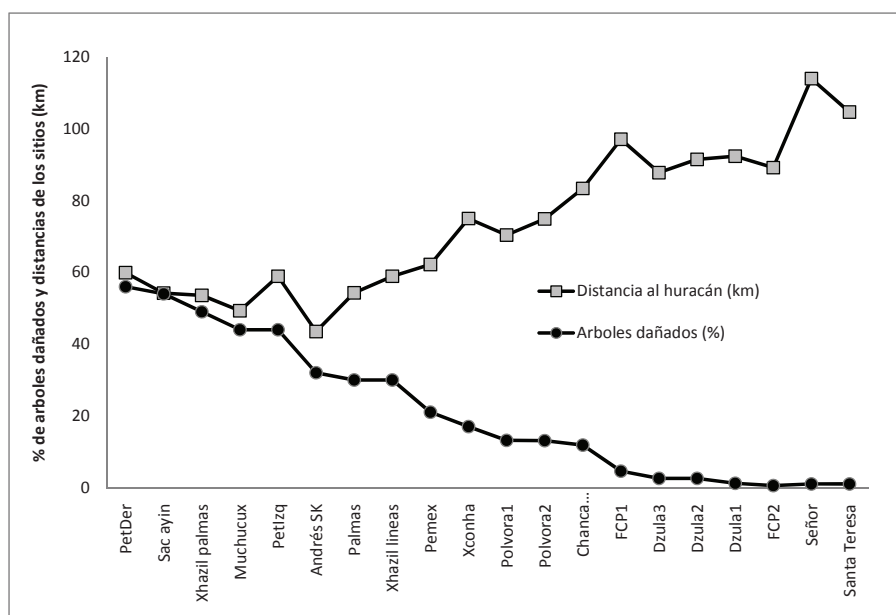


Figura 2. Gradiente de daño medido en % de árboles dañados en cada sitio de muestreo y su respectiva distancia al ojo del huracán en km.

De un total de 1560 árboles medidos en el área de alto daño, el 98 % de los individuos presentaba hojas nuevas; sin embargo, solamente el 3 % de los árboles se encontró con flor, fruto y semilla en pocas cantidades. En el área de bajo daño el 83 % de los árboles ($n = 1392$) presentaba hojas y sólo se encontró el 3% de individuos con fruto y el 1% con flor.

1.4.3 Especies de importancia alimenticia.- Del total de especies arbóreas registradas en el área de estudio, alrededor del 65% fueron reportadas por informantes clave con alguna importancia como alimento para herbívoros (frugívoros, ramoneadores y folívoros) y para varios omnívoros que incluyen en su dieta plantas o partes de ellas. Asimismo en toda el área

de muestreo, el porcentaje promedio de árboles importantes como alimento para la fauna fue del 77% de los individuos presentes. En su conjunto, estas mismas especies reúnen: el 74 % del valor de importancia de los árboles presentes, el 70 % de la densidad y el 76 % de la cobertura, área basal y volumen total. Cuando se realizaron las comparaciones de estos porcentajes entre los sitios de alto y bajo daño por el huracán no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 2).

Entre las especies arbóreas reportadas con importancia alimenticia las que presentaron el mayor valor de importancia (IVI, entre paréntesis) fueron: yaiti *Gymnanthes lucida* (26.46), chackya *Pouteria reticulata* (17.91), chicozapote *Manilkara zapota* (15.16), chaca roja *Bursera simaruba* (13.48), boob *Coccoloba spicata* (8.71), tadzi *Neea choriophylla* (8.19), guayabillo *Eugenia laevis* (7.95), tzilil *Diospyros cuneata* (7.45) ramón *Brosimum alicastrum* (6.62), yaaxnik *Vitex gaumeri* (6.09), chechem *Metopium brownei* (5.55), ekulub *Drypetes lateriflora* (5.54), sac chaca *Dendropanax arboreus* (5.25), tastab *Guettarda combsii* (4.94), amapola *Pseudobombax ellipticum* (4.86) y chichboob *Coccoloba cozumelensis* (4.53), entre otras (Anexo 1).

1.4.4 Relación hábitat-abundancias de fauna.- La regresión lineal mostró una fuerte relación entre el porcentaje de árboles dañados con la abundancia de herbívoros (Figura 3). Al relacionar el daño de la vegetación con la abundancia de herbívoros (i.e. cereque, tepezcuintle, venado cola blanca y temazate), se encontró relación lineal significativa y una alta correlación negativa ($F = 24.72$; $r = -0.76$; $p < 0.0001$; Cuadro 3). Dentro de este grupo, los frugívoros mostraron una relación lineal y correlación negativa significativa con el daño en la vegetación (i.e., cereque, tepezcuintle; $F = 6.7$; $r = -0.52$; $p < 0.01$); lo mismo sucedió con los frugívoro- ramoneadores (i.e., venado cola blanca y temazate; $F = 8.5$; $r = -0.57$; $p < 0.009$). Por su parte el grupo de especies que posee algún grado de omnivoría en su dieta (i.e.

pecarí de collar, coatí, armadillo, pavo ocelado y hocofaisán) no presentó una respuesta significativa en relación al daño de árboles en el área de estudio.

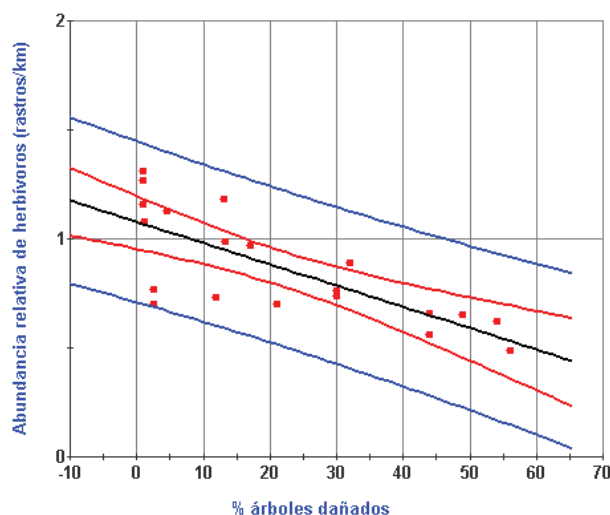


Figura 3. Comportamiento de la abundancia relativa de herbívoros en respuesta al daño en el hábitat.

Cuadro 3. Regresiones lineales y correlación entre el porcentaje de daño en el hábitat y la abundancia relativa (rastros/km) de grupos de fauna. F = modelo de regresión; P = significancia < 0.05; R² = variabilidad explicada por el modelo en %; r = correlación de Pearson que indica la dirección y fuerza de la relación entre la variable dependiente y la explicativa.

Variable dependiente vs. Daño	F	P	R ²	r	P
Herbívoros (Total)	24.7	0.0001	57.9	-0.76	< 0.05
Frugívoros	6.7	0.0186	27.1	-0.52	< 0.05
Frugívoro-Ramoneadores	8.5	0.0091	32.2	-0.57	< 0.05
Frugívoro-omnívoros	0.65	0.43	3.5	-0.19	0.43
Omnívoro- Frugívoros	1.2678	0.27	6.6	0.25	0.27
Omnívoro	1.3951	0.2529	7.19	0.2682	0.2529

1.5 Discusión y conclusión

1.5.1 Evaluación del hábitat.- En términos generales se encontró cierta homogeneidad en la riqueza y equitatividad de especies arbóreas y en la proporción de abundancia de las especies vegetales en toda el área de estudio. Lo cual fue expresado en los índices de diversidad y similitud. Esto muestra la continuidad de hábitat esperada en el área de estudio, lo cual fue la

principal condición para la evaluación de la abundancia de fauna en un hábitat relativamente continuo, donde la principal variación estuvo determinada por la afectación del huracán.

A pesar de que el área basal, cobertura, volumen y densidad de especies no mostraron diferencias en el gradiente de alto y bajo daño, es posible que los efectos negativos en la estructura del hábitat no hayan sido detectados, debido a la falta de referencia de estos parámetros antes del disturbio. Los muestreos de vegetación se realizaron después de un año de ocurrido el huracán, por lo tanto la cobertura, área basal y volumen pudieron ser influenciados por el proceso de recuperación del hábitat; lo cual conlleva una recuperación estructural con crecimiento de ramas, rebrotes y producción de hojas nuevas. De hecho, tanto los atributos como los parámetros estructurales del hábitat, fueron ligeramente mayores en el área de alto daño, debido al proceso de recuperación del hábitat como respuesta al estrés (Cuadro 2). Sánchez-Sánchez e Islebe (1999), pudieron registrar disminuciones en la densidad, área basal, cobertura y diversidad de árboles después del Huracán Gilberto 1989 (Categoría 5); la diferencia radica en que estos autores contaban con evaluaciones previas al disturbio y pudieron evaluar el cambio inmediatamente después del huracán en sus mismas parcelas de estudio.

Los huracanes estacionarios y cargados de humedad, generan mayor impacto debido a que mantienen su afectación por un periodo de tiempo más prolongado en la misma zona (mayor exposición), con los consecuentes efectos aditivos del viento, marea, lluvia e inundaciones (Weisberg y Lianyuan 2006, Rego y Li 2009). En este sentido, el Huracán Dean (categoría 5, escala Saffir - Simpson), fue relativamente seco y siguió una trayectoria rápida y constante ya que atravesó la zona de estudio en 4 horas aproximadamente, a diferencia del Huracán Gilberto 1988, el cual se estacionó cerca de 12 horas en la Península de Yucatán con la misma intensidad de vientos de hasta 280 km/h y mayor humedad (Sánchez-Sánchez e Islebe 1999).

1.5.2 Evaluación del daño.- La evaluación del daño en el hábitat se realizó a partir de 40 km perpendiculares a la ruta del ojo del huracán, donde la afectación máxima mostró daños en 56 % de los árboles medidos. En una evaluación rápida Matyas *et al.* (2007), encontraron que los mayores daños en la vegetación estuvieron en una franja de aproximadamente 50 km (25 km a cada lado de la ruta del ojo del huracán Dean), con 40 a 70 % de daño en los árboles, lo cual coincide con los daños encontrados por Islebe *et al.* (2009) y el presente estudio.

Esto muestra que el efecto del huracán en el hábitat, bajo el presente enfoque de estudio, debe buscarse a nivel de los daños físicos provocados en los árboles. Otra forma de evaluar el efecto del huracán es a través de los efectos en la fenología de la vegetación; lo cual, sólo pudo evidenciarse por los escasos datos de producción de flores y frutos durante el periodo de estudio (dos años y medio después del huracán), esto determina que el efecto de estrés post-huracán en la fenología puede cubrir una mayor escala temporal y espacial que la estudiada (120 km perpendiculares al ojo del huracán; Figura 1), ya que no se observó una aparente recuperación fenológica.

El periodo de muestreo de la vegetación realizado corresponde con la fase caducifolia de la selva mediana subperennifolia y teóricamente con la mayor producción de flores y parte de la producción de frutos (Miranda 1958, Porter-Bolland *et al.* 2009, Niembro *et al.* 2010); no obstante, no se encontró este patrón caducifolio ni fenológico, lo cual expresa el ajuste de la vegetación ante el estrés producido por el disturbio. Islebe *et al.* (2009) reportaron defoliación total en parcelas de selva mediana subperennifolia después del Huracán Dean y un mes más tarde una recuperación del 80 % del follaje. La elevada producción de hojas de manera anómala en el periodo caducifolio de la selva en toda el área de estudio, pero en particular en la zona de mayor daño, puede ser una respuesta para compensar las condiciones de estrés provocadas por el daño estructural.

Imbert y Portecop (2008) mencionan, para el caso de una selva tropical seca, que parte de la recuperación después de un huracán puede ocurrir dentro de dos a seis años, lo cual incluye tanto la producción de hojarasca, crecimiento de ramas, reclutamiento de individuos y el inicio de la sincronización fenológica de los árboles. Sin embargo, la recuperación total de la fenología, y de la estructura, composición, densidad y área basal de los árboles a los estados iniciales (pre-disturbio) puede tomar largos periodos de tiempo entre 10 a 30 años (Crow 1980, Imbert y Portecop 2008, Weaver 1986). La mayor cantidad de árboles sin hojas en los sitios con bajo daño muestra un patrón fenológico más normal, de acuerdo con el aspecto caducifolio de la vegetación; sin embargo, es posible que persista un efecto negativo de mayor escala no detectado en la fenología de las especies, a pesar de ser evidente la disminución del daño físico en los árboles de esta área.

Entre las categorías de daño, las que representan mayores efectos sobre la productividad de los árboles es la condición de ruptura de troncos y pérdida excesiva de ramas, por el elevado porcentaje de casos y por la dificultad que representa la recuperación de ramas nuevas y la sincronización fenológica de hojas, flores y frutos. Del resto de categorías, por su bajo porcentaje, y a menos que presente un alto grado de daño (e.g. raíces expuestas), no representan comparativamente gran estrés para los individuos y para el hábitat.

1.5.3 Relación entre el daño del hábitat con las abundancias relativas de fauna.- La relación negativa entre el daño en el hábitat con las abundancias de fauna muestra un estado de estrés generalizado para todas las especies animales. Sin embargo sólo fue significativa para los herbívoros. Esto significa que el daño en el hábitat tiene una fuerte repercusión en la disminución significativa de la abundancia de especies cuya dieta se basa en frutos y hojas (Figura 3). En este caso, el daño en el hábitat resulto ser una variable que explica, en buena medida ($R^2 = 58 \%$; Cuadro 3), el comportamiento de las abundancias encontradas en el área de estudio. Esta relación no fue tan clara para los omnívoros (pecarí de collar, coatí,

armadillo, pavo ocelado y hocofaisán) aunque presentan una ligera tendencia a incrementar sus abundancias en las zonas de mayor daño, lo cual puede interpretarse como una mayor resistencia al estrés al poder recurrir a otros alimentos diferentes de las plantas.

Capítulo II. Evaluación de la abundancia relativa de especies de cacería antes y después del huracán Dean

Resumen fauna pre y post-huracán.- Se estimó la abundancia relativa de nueve especies basada en muestreos de rastros en transectos. Se muestrearon 370 km de transectos lineales antes (en 2003, 2004, 2005) y 315 km después del huracán (en 2008, 2009, 2010). En conjunto, la abundancia relativa de rastros de todas las especies decayó dos terceras partes de sus valores pre-huracán. La abundancia de rastros del cereque (*Dasyprocta punctata*), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), tepezcuintle (*Cuniculus paca*) y hocofaisán (*Crax rubra*) disminuyó significativamente después del huracán. Para el pavo ocelado (*Meleagris ocellata*), coati (*Nasua narica*), temazate (*Mazama* sp.) y pecarí de collar (*Pecari tajacu*) la abundancia de rastros fue negativa aunque no significativa. Sólo el armadillo (*Dasybus novemcinctus*) mostró un incremento significativo de abundancia de rastros. Los herbívoros y especialistas de hábitat más estrictos fueron especies con mayor afectación que omnívoros y generalistas de hábitat. Estos últimos atributos o la combinación de ellos parece ser una mejor estrategia para soportar el estrés del hábitat. La tendencia de recuperación post-huracán fue incipiente para las especies afectadas y sólo fue significativa para cinco de ellas dos y medio años después del impacto. El hocofaisán no mostró tendencia de recuperación. En general, los más frugívoros y especialistas de hábitat no alcanzaron sus abundancias relativas pre-huracán. Especies con baja resistencia y resiliencia pueden ser vulnerables a una mayor frecuencia e intensidad de huracanes.

2.1 Introducción

Las perturbaciones naturales y antropogénicas, tales como huracanes, incendios, sequías, extracción de madera, y agricultura y ganadería extensiva, pueden ayudar a comprender muchos procesos ecológicos, ya que permiten medir y observar la respuesta de los ecosistemas con una línea base bien definida en espacio y tiempo (Zimmermann *et al.* 1996, Pavelka *et al.* 2003). Los huracanes de gran magnitud pueden causar defoliación total, daño en la copa de los árboles, así como caída de árboles, lo cual modifica la distribución de la biomasa estructural en el bosque (Lugo 2008). Los cambios repentinos provocados por un huracán en el hábitat son causantes de alteraciones fenológicas y por lo tanto de cambios en los patrones de alimentación y en las conductas alimentarias de la fauna (Dittus 1985, Walker

1991, Wilson *et al.* 2008). Consecuentemente, los huracanes pueden cambiar la composición y diversidad de las comunidades, en particular las abundancias relativas de grupos funcionales afectados en su dieta, lo cual puede alterar las relaciones tróficas por periodos extensos de tiempo después de la perturbación (Walker 1991, Will 1991, Kanowski *et al.* 2008).

A pesar del creciente interés por comprender los efectos de los huracanes en los procesos ecológicos, existen escasas publicaciones con información previa a la perturbación, lo cual dificulta interpretar los efectos en el hábitat y las especies y los subsecuentes procesos de recuperación (Lynch 1991, Walker *et al.* 1991, Pavelka y Behie 2005). En la actualidad, es vital comprender el impacto de estos agentes de disturbio en los ecosistemas y en la vida silvestre en el contexto del cambio global, debido a la creciente incidencia de huracanes de gran intensidad (Webster *et al.* 2005). Además, en consecuencia, la recuperación de los ecosistemas después de una perturbación afecta invariablemente a las poblaciones humanas que dependen directamente de los recursos biológicos para la subsistencia (Miller *et al.* 2006).

La fauna en general y especies de cacería en particular, están continuamente sujetas a varias presiones antropogénicas, tales como desarrollo de caminos, expansión humana, deforestación y desarrollo turístico sin control, lo cual promueve la pérdida, fragmentación y degradación de hábitat (Forman y Alexander 1998, Amor *et al.* 2007). A pesar de este contexto, existen pocas evaluaciones sobre aspectos basados en las poblaciones silvestres en la Península de Yucatán, así como estudios que evalúan la influencia de agentes de perturbación y sus efectos en la abundancia y estado de conservación de la fauna.

El Huracán Dean arribó en las costas de Quintana Roo con la máxima categoría con vientos hasta de 280 km/h. El impacto en el hábitat fue bastante severo, debido a que afectó un área de alrededor de 1.4 millones de hectáreas de selva (CONAFOR 2011). En el ejido Petcacab, dos de las actividades económicas más importantes fueron suspendidas, *viz.*, extracción de

madera y cosecha de chicle (látex de *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, o zapote, el cual es usado para hacer goma de mascar natural). Además, las milpas tradicionales (cultivo de maíz, frijol y otros productos agrícolas) fueron destruidas, y los apicultores perdieron sus apiarios debido a que las abejas no son alimentadas artificialmente.

El impacto de los huracanes sobre la fauna de vertebrados medianos y mayores ha sido pocas veces documentado a pesar de la gran importancia que tienen estas especies en la dinámica de los ecosistemas y como fuente de recursos locales. La fauna silvestre es uno de los recursos forestales más ampliamente usados por los mayas; entre los diferentes usos registrados, destacan varias especies que son cazadas como fuente de proteína (Jorgenson 1995, Quijano-Hernández y Calmé 2002, Ramírez-Barajas y Naranjo 2007).

En el presente capítulo, se analizaron los efectos del Huracán Dean, representado por los cambios en la abundancia relativa de nueve especies de vertebrados, medianos y grandes, más comúnmente usados en la cacería de subsistencia. El enfoque fue basado en la comparación de abundancias pre y post-huracán y la subsecuente tendencia de recuperación en dos periodos, 8-14 meses y 15-30 meses después del disturbio. Debido a las características biológicas de cada especie, se espera una respuesta diferencial a un intenso evento de perturbación como el Huracán Dean. Las especies fueron así analizadas individualmente, examinando sus hábitos alimenticios y especificidad de hábitat para destacar los atributos ecológicos que pueden influir en su inmediata respuesta así como en su recuperación durante el periodo de estudio.

2.2 Métodos

2.2.1 Área de estudio pre y post-huracán en Petcacab.- El área de estudio se localiza en la comunidad forestal maya de Petcacab, Quintana Roo, México (19°11'15" N, 88°28'45" W; Figura 2). Petcacab es un ejido (forma de tenencia de la tierra en México) que comprende

51,177 ha, localizado a 12 km de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an. La selva mediana subperennifolia es el principal tipo de vegetación con parches de selva baja inundable. Esta última se conecta con sabanas inundables, cenotes y lagunas en la estación lluviosa. Cerca del 80 % del área de estudio en Petcacab está cubierta por estos dos tipos de vegetación. El resto del terreno corresponde con sabanas, potreros, milpas y vegetación secundaria (originada por incendios, agricultura y huracanes; Ramírez-Barajas et al. 2001).

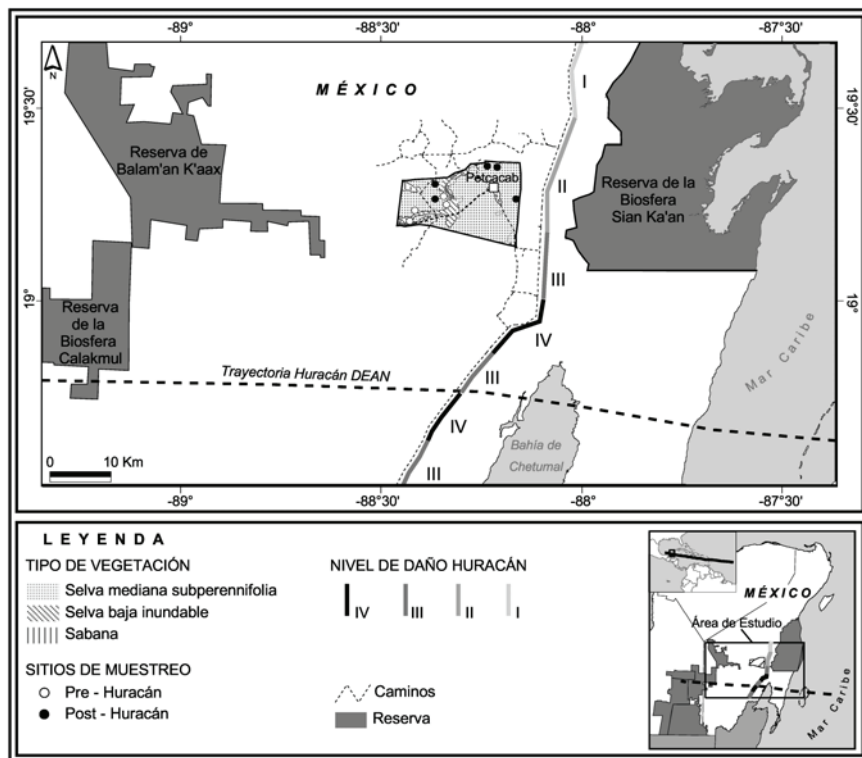


Figura 2. Área de estudio en el ejido Petcacab y ruta del Huracán Dean (línea punteada) sobre la Península de Yucatán. En la carretera federal (perpendicular al huracán) se indica el gradiente de mayor a menor daño, según Matyas et al. (2007).

El Huracán Dean afectó la vegetación hasta una distancia de 50-60 km a cada lado de la ruta del ojo del huracán (Figura 2) y Petcacab se sitúa dentro del área de mayor daño. Las dos previas perturbaciones naturales que afectaron el área de estudio fueron el Huracán Gilberto (1988), el cual arribó en la zona norte de la Península de Yucatán y el Huracán Roxanne (1995). Ambos causaron poco daño estructural a la selva comparado con el Huracán Dean.

Sin embargo, el Huracán Gilberto fue seguido por una sequía que causó grandes incendios en Petcacab (R. Valdéz, residente local, com. pers.). El Huracán Roxanne estuvo acompañado por fuertes lluvias y subsecuentes inundaciones, pero sus vientos no causaron grandes daños en la selva. Además de esto, ninguna perturbación mayor ha ocurrido entre los dos periodos de evaluación del presente estudio, pre- y post-huracán.

En Petcacab se practica la cacería de subsistencia en todo el terreno del ejido y tradicionalmente se usa para incrementar y diversificar las fuentes de proteína animal. Debido a que la actividad no es comercial, las tasas de extracción de fauna son relativamente bajas comparadas a las tasas reportadas en otras comunidades mayas de la Península de Yucatán (Ramírez-Barajas y Naranjo 2007). A diferencia de lo mencionado por Dixon (1991), donde hubo una intensa cacería después del Huracán Gilberto en el norte de la Península de Yucatán, la asamblea de la comunidad de Petcacab prohibió la cacería como una medida de protección a la fauna. Durante el presente estudio se pudo corroborar esta medida. Además, el daño impuesto por el huracán en la selva impidió el acceso de cazadores a la selva y el terreno permaneció prácticamente inaccesible.

2.2.2 Método de muestreo.- Los datos de rastros fueron recolectados a lo largo de transectos lineales en la selva, mismos que se limpiaron con machete para liberar obstáculos, tales como bejucos y ramas, y para facilitar la caminata y observación. Todos los transectos se localizaron en selva mediana subperennifolia. Este tipo de selva es la vegetación predominante y presenta las mejores condiciones de suelo (substrato) para la identificación de rastros, permitiendo la observación de actividad de fauna todo el año. La selva baja inundable presenta un suelo duro en la estación seca y con poca hojarasca, mientras que en la estación lluviosa se inunda y dificulta el acceso, por lo cual, los rastros no pueden ser registrados sistemáticamente durante todo el año. Los transectos fueron separados al menos 500 m dentro del mismo sitio de muestreo y los sitios estuvieron separados a más de 2 km. Durante el

periodo pre-huracán, cada sitio fue muestreado entre 16 y 23 veces durante 3 años (un promedio de 6.5 muestreos por sitio y por año). Durante el periodo post-huracán, cada sitio fue muestreado siete veces para igualar el esfuerzo de muestreo. Un total de 370 y 315 km de transectos fueron muestreados antes y después del Huracán Dean, respectivamente. Los muestreos fueron realizados durante la estación seca y lluviosa de los diferentes años para incluir la variación anual.

2.2.3 Muestreo pre-huracán.- Se establecieron ocho transectos de 2.5 km de longitud en dos sitios: el primero localizado en la reserva comunitaria de Muchucux, donde no se permite la extracción de madera desde 1980; el segundo sitio, Sac-Ayin, se encuentra en el área forestal permanente donde la extracción selectiva de madera y cosecha de chicle son las principales actividades (Figura 2). Ambos sitios tienen vegetación similar y están localizados respectivamente a 30 y 22 km del poblado. Los muestreos se realizaron durante tres años consecutivos (2003, 2004, y 2005). La red de caminos forestales permitieron un acceso relativamente fácil en ambos sitios en el periodo pre-huracán (e.g., en promedio 2.5 h en motocicleta para llegar al sitio de 30 km desde el poblado).

2.2.4 Muestreo post-huracán.- Debido a la gran cantidad de árboles y ramas caídas y a la obstrucción de caminos fue imposible acceder al área de muestreo pre-huracán, por lo cual se establecieron 15 nuevos transectos de 3 km de longitud en áreas con vegetación similar, localizados lo más cerca posible de los sitios de muestreo pre-huracán (entre 5-10 km). Por las condiciones impuestas por el huracán y por el crecimiento de hierba, rebrotes y caída de ramas secas, fue necesario dar mantenimiento de limpieza en estos transectos con machete y algunas veces con motosierra para permitir la caminata. La limpieza fue realizada en dos ocasiones durante el periodo de estudio, lo cual se realizó al menos cuatro semanas antes de la sesión de muestreo. El muestreo inició en abril de 2008, ocho meses después del Huracán Dean y continuó hasta Febrero de 2010.

El muestreo de rastros se realizó mediante caminatas diurnas (0600-1000 h) a una velocidad promedio de 1 km/h (Burnham *et al.* 1980). Los transectos fueron marcados cada 50-100 m para controlar la velocidad y obtener posiciones precisas de los rastros. Los rastros consistieron básicamente de caminos de fauna y huellas, pero los refugios recientemente usados, señales de alimentación, rascaderos, bañaderos, excretas, pelo y plumas fueron usados para confirmar la identificación de las especies. Por ejemplo, cuando se encontró un rastro o huella, al menos dos señales se tomaron en cuenta para identificar la especie; sin embargo, se considero como un solo registro. Cada rastro (excepto madrigueras) fue removido o borrado para evitar doble conteo en los subsiguientes muestreos. La identificación de rastros estuvo basada en manuales de rastros de campo (Aranda 2000, Murie y Elbroch 2005) y en el conocimiento y experiencia del equipo humano de trabajo, el cual incluyó cazadores locales quienes se mantuvieron en el proyecto durante todo el trabajo de campo (este equipo fue entrenado para el muestreo en transectos y colección de datos en campo). Todos los muestreos fueron realizados con la ayuda de Alejandro Tuz, un experimentado cazador maya y técnico de campo quién ha trabajado con otros investigadores usando métodos de muestreo similar (Urquiza-Haas *et al.* 2011). Cada rastro encontrado fue asignado a una especie y se anotaron el tipo de rastro, su distancia a lo largo del transecto y si pertenecía a un individuo o grupo. Cuando se encontraron rastros de especies gregarias se consideró como un solo registro debido a que no fue posible determinar el número de individuos en el grupo; así, los datos de rastros del presente estudio no fueron usados para detectar cambios en el tamaño de grupo antes y después del huracán.

2.2.5 Análisis de datos.- La abundancia relativa de cada especie con este método de muestreo se obtuvo usando el índice de abundancia relativa (IAR), el cual deriva del número de rastros de cada especie por kilómetro caminado. Este índice permite realizar comparaciones de abundancias relativas bajo diferentes circunstancias espaciales y temporales y para diferentes

grupos de fauna, desde ungulados, roedores mayores y otras especies de vertebrados capaces de dejar evidencia de su presencia (Carrillo *et al.* 2001, Wilson y Delahay 2001, Krebs 2006).

Los datos de abundancia obtenidos no cumplieron con las asunciones de la normalidad y homogeneidad de varianza, aun después de la transformación, así que se optó por realizar pruebas no paramétricas U de Mann-Whitney (Zar 1996, Fowler *et al.* 1998) para examinar las diferencias entre las abundancias pre- y post-huracán y para detectar tendencias en la recuperación de abundancias post-huracán de las diferentes especies y grupos funcionales de acuerdo a la dieta y especificidad de hábitat.

Para determinar que efectivamente se estuviera registrando un cambio de abundancia de rastros y no un cambio en la detección de rastros, se analizaron los datos con un enfoque de ocupación de hábitat ψ (*psi*) y se determinó la probabilidad de detección de rastros ' p ' de cada especie, para lo cual se usaron cuatro posibles modelos, dos de ellos donde la ocupación (ψ) y probabilidad de detección ' p ' fueran contantes. Entre los modelos se comparó y eligió el de menor valor de AIC (Mackenzie *et al.* 2002, Royle y Nichols 2003, Lynam *et al.* 2007). Los datos de presencia-ausencia (detección- no detección) fueron manejados mediante el programa PRESENCE versión 3.1 (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>), siguiendo el mejor modelo para determinar si existen diferencias de ocupación y detección antes y después del huracán.

Los datos post-huracán fueron divididos en dos subconjuntos (sesiones de muestreo), tomando en cuenta el esfuerzo de muestreo y la estacionalidad; el primer periodo post-huracán cubre de 8 a 14 meses después del huracán (y corresponde a 159 km de transectos caminados), mientras que el segundo periodo post-huracán cubre de 15 al 30 meses después del huracán (corresponde a 156 km de transectos caminados). Se hicieron las pruebas para detectar las diferencias entre datos de abundancia pre-huracán y las dos sesiones de muestreo

post-huracán, usando pruebas de Kruskal-Wallis, seguido de pruebas de Dunn para determinar en cual periodo de muestreo existen las diferencias (Dunn 1964, Zar 1996). Esta prueba pareada *post-hoc* ayudó a explicar las tendencias de recuperación de las especies (i.e., resiliencia), así como la resistencia (como lo opuesto a sensibilidad). Aquí, se define resistencia como la capacidad para permanecer sin cambio en cara a un disturbio (i.e., para mantener abundancias relativas similares después del Huracán Dean), y resiliencia, como la capacidad de regresar al estado original seguido a una perturbación (i.e., para regresar a las abundancias relativas similares a aquellas encontradas antes del huracán; Pimm 1984, Carpenter *et al.* 1992, Manobavan *et al.* 2003, Allison y Martiny 2008).

2.7 Resultados

2.7.1 Abundancia relativa de especies pre- y post-huracán.- En general, después de 2.5 años la abundancia relativa de todas las especies declinó dos terceras partes de sus valores pre-huracán ($U = 11.67$; $P < 0.0001$; Cuadro 4). Específicamente, la abundancia de cuatro de las nueve especies de estudio disminuyó significativamente después del Huracán Dean. El cereque y el venado cola blanca, los cuales fueron más abundantes antes del huracán, tuvieron las más bajas abundancias post-huracán, disminuyendo entre 86-95% de sus abundancias pre-huracán. El tepezcuintle y el hocofaisán mostraron declinaciones en sus abundancias de casi el 50%, mientras que el temazate, pavo ocelado, coatí y pecarí de collar exhibieron tendencias negativas pero no significativas entre el periodo pre- y post-huracán. Solamente una especie, el armadillo, mostró una significativa y positiva tendencia en su abundancia posterior al huracán (Cuadro 4).

Cuadro 4. Abundancia relativa de las especies pre- y post-huracán. Las especies están ordenadas en una tendencia de mayor a menor afectación y significancia estadística. N es el número de rastros pre- y post-huracán; IAR el índice de abundancia relativa (rastros/km); DS la desviación estándar de la media; y U la prueba de Mann Whitney. Fr = frugívoro; Ra = ramoneador; Om = omnívoro; EH = especialista de hábitat; GH = generalista de hábitat.

Especies	pre-huracán		post-huracán		Tendencia IAR			Preferencia Diet/Habitat
	N _{pre}	IAR (DS)	N _{post}	IAR (DS)	(%)	U	P	
Cereque	1082	2.92 (1.63)	42	0.13 (0.20)	-95	13.55	< 0.0001	Fr/EH
Vendo cola blanca	599	1.62 (1.42)	70	0.22 (0.23)	-86	11.36	< 0.0001	Ra+Fr/GH
Tepezcuintle	192	0.52 (0.54)	73	0.23 (0.27)	-55	6.00	< 0.0001	Fr/EH
Hocofaisán	78	0.21 (0.29)	36	0.11 (0.18)	-46	3.18	0.002	Fr+Om/EH
Pavo ocelado	74	0.20 (0.46)	54	0.17 (0.26)	-14	0.81	0.416	Fr+Om/GH
Coatí	184	0.50 (0.57)	136	0.43 (0.38)	-13	1.28	0.312	Om+Fr/GH
Temazate	109	0.29 (0.33)	82	0.26 (0.27)	-12	1.75	0.080	Fr+Ra/EH
Pecarí de collar	167	0.45 (0.45)	140	0.44 (0.31)	-2	1.01	0.312	Om+Fr/GH
Armadillo	193	0.52 (0.49)	228	0.72 (0.56)	+39	2.43	0.014	Om/GH
Todas las especies	2678	7.24 (3.06)	861	2.73 (1.13)	-62	11.67	< 0.0001	

2.7.2 *Ocupación de hábitat y probabilidad de detección de rastros.*- No se encontraron diferencias importantes en la ocupación del hábitat antes y después del huracán, sólo el temazate y pavo de monte incrementaron su valor de ocupación después del disturbio en un 25 %. La probabilidad de detección ‘p’ disminuyó o aumentó para todas las especies en el mismo sentido que lo hizo la abundancia relativa (Cuadro 5). A su vez, se encontró una relación lineal significativa entre los cambios de abundancia relativa antes y después del disturbio con los cambios en la detección de rastros (Figura 5; F = 63.48; P < 0.0001).

Cuadro 5. Cambios en la ocupación de hábitat (%) y detectabilidad de rastros (valores de 0 a 1) antes y después del Huracán Dean. % CDR = porcentaje de cambio en la detección de rastros antes y después; % CARR = porcentaje de cambio en la abundancia relativa de rastros.

Especie	Ocupación (ψ)		Detectabilidad (p)		% CDR	% CARR
	Antes	Después	Antes	Después		
Cereque	100	99	0.99	0.33	-66.7	-95
Venado	100	100	0.9	0.54	-40.0	-86
Tepezcuintle	100	100	0.69	0.5	-27.5	-55
Hocofaisán	100	100	0.4	0.31	-22.5	-46
Temazate	75	100	0.74	0.6	-18.9	-12
Pavo de monte	75	96	0.32	0.38	18.8	-14
Coatí	100	100	0.62	0.74	19.4	-13
Armadillo	100	100	0.64	0.79	23.4	39
Pecarí de collar	100	100	0.65	0.82	26.2	-2

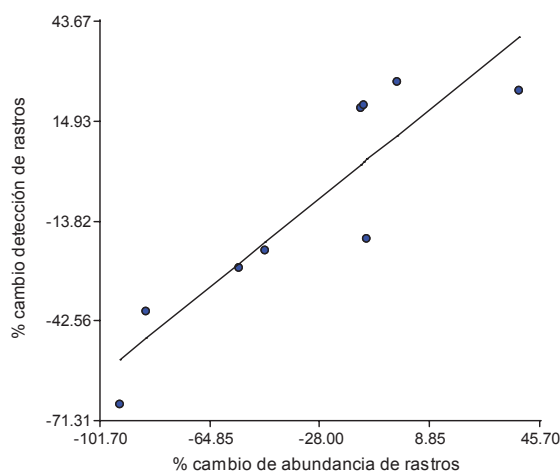


Figura 5. Relación entre los porcentajes de cambio de la abundancia de rastros y de la detectabilidad antes y después del Huracán Dean en Petcacab.

2.7.3 Cambios en respuesta a la dieta y especificidad de hábitat.- Las especies focales respondieron generalmente de acuerdo con lo esperado, basado en su dependencia de ciertos alimentos y en su especificidad de hábitat. Sin embargo, hubo algunas notables excepciones.

En general las abundancias del grupo de los herbívoros, los cuales incluyen especies frugívoras y ramoneadoras (Cuadro 1), decayó el 84% de sus valores pre-huracán. Frugívoros como el cereque y tepezcuintle fueron significativamente menos abundantes comparados con los valores pre-huracán ($U = 13.55$; $P < 0.0001$ y $U = 6$; $P < 0.0001$, respectivamente; Cuadro 4). El venado cola blanca, un frugívoro-ramoneador, fue el más afectado ($U = 11.36$; $P < 0.0001$). El temazate, otro frugívoro-ramoneador, mostró una tendencia negativa aunque no fue significativa ($U = 1.75$; $P = 0.08$; Cuadro 4).

Las cuatro especies de omnívoros que incluyen cantidades variables de frutos y plantas en su dieta declinaron en abundancia (pavo ocelado, hocofaisán, coatí y pecarí de collar, Cuadro 1 y 4), pero esta declinación no fue significativa ($U = 3.18$; $P = 0.002$). La abundancia del armadillo, el único omnívoro con una menor dependencia de frutos, incrementó su abundancia significativamente después del huracán ($U = 2.43$; $P = 0.014$).

Cuando las especies fueron agrupadas por especificidad de hábitat, las especialistas de hábitat (i.e., cereque, tepezcuintle, hocofaisán y temazate; Cuadro 1) fueron claramente más afectadas por el huracán que las generalistas de hábitat, con una disminución del 81% de sus abundancias originales. Los generalistas de hábitat mostraron tendencias divergentes, desde fuertes declinaciones en abundancia (venado cola blanca) a cambios no significativos (pavo ocelado, coatí, y pecarí de collar) y hasta un incremento (armadillo).

2.7.4 Tendencias de recuperación de la fauna.- Las abundancias de ocho de las nueve especies presentaron una positiva tendencia hacia la recuperación dos años y medio después del Huracán Dean, las cuales fueron significativas solo para cinco especies (i.e., cereque, tepezcuintle, pavo ocelado, temazate y venado cola blanca; Cuadro 6). Las abundancias relativas del pecarí de collar, armadillo y hocofaisán no indicaron un cambio significativo

post-huracán. Solamente el coatí presentó una tendencia negativa, aunque no significativa, al final del periodo de estudio.

Cuadro 6. Tendencias en la abundancia relativa (IAR) de especies e influencia de la dieta en el periodo post-huracán. Las especies están ordenadas en la tendencia positiva (+) a negativa (-) de recuperación post-huracán. Sesiones de muestreo post-huracán: I = 8-14 meses después; y II = 15-30 meses después. K-W (Dunn) = prueba *H* de Kruskal-Wallis y prueba *post-hoc* para las abundancias pre-huracán vs. sesiones I y II de muestreo. La tendencia de recuperación post-huracán se indica en %. Significativa se indica como > o <; no significativa como (=); $P < 0.05$. Desviación estándar (DS).

Especies	Muestreo post-huracán IAR (DS)		Prueba <i>U</i>		Tendencia del IAR y Prueba <i>H</i>	
	I	II	M-W	<i>P</i>	%	KW (Dunn)
Cereque	0.04 (0.11)	0.22 (0.24)	3340.5	<0.0001	+80.4	Pre >I; Pre >II
Tepezcuintle	0.11 (0.21)	0.35 (0.28)	3436	<0.0001	+67.9	Pre >I; Pre >II
Pavo ocelado	0.09 (0.17)	0.26 (0.30)	3195.5	0.001	+65.7	Pre =I; Pre <II
Temazate	0.19 (0.27)	0.33 (0.25)	3240	0.001	+43.4	Pre >I; Pre =II
Venado cola blanca	0.17 (0.23)	0.28 (0.22)	3129.5	0.009	+38.4	Pre >I; Pre >II
Pecarí de collar	0.41 (0.36)	0.48 (0.25)	2991	0.1	+15	Pre =I; Pre =II
Armadillo	0.71 (0.69)	0.74 (0.40)	2881	0.410	+3.6	Pre =I; Pre <II
Hocofaisán	0.11 (0.18)	0.12 (0.17)	2781.5	0.840	+1.9	Pre >I; Pre >II
Coatí	0.50 (0.42)	0.36 (0.32)	2489.5	0.074	-28	Pre =I; Pre =II

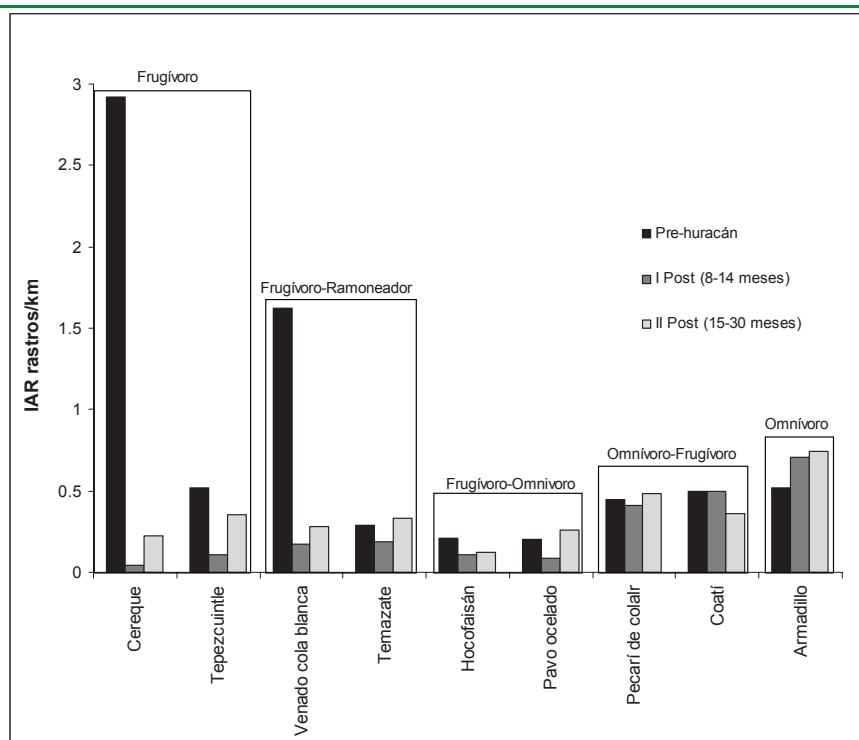


Figura 6. Tendencias de la abundancia relativa post-huracán en relación a las abundancias pre-huracán.

2.8 Discusión y conclusión

2.8.1 Cambios en la abundancia y detección.- En cuanto a la ocupación del hábitat no se presentaron cambios sustanciales, lo que indica que el disturbio no afectó en tal magnitud para que se presentaran especies no detectadas o ausentes. El aumento en la ocupación de hábitat del pavo ocelado y temazate (25%; Cuadro 5), indica un incremento en la detección de su presencia en el hábitat, aunque no necesariamente en la abundancia relativa, debido tal vez a una mayor actividad derivada del incremento de alimento disponible. Donde sí se presentó un cambio, fue en la detección de rastros, lo cual al parecer está relacionado con la abundancia relativa de los mismos. De hecho se encontró una alta correlación (r de Pearson = 89 %) entre la abundancia de rastros y la probabilidad de detección, de tal forma que una gran proporción de la variabilidad en la abundancia de rastros es explicada por la detección de los mismos y *viceversa* (Figura 6; $R^2 = 80$ %). Mackenzie *et al.* (2002) y Royle y Nichols (2003) asumen que la abundancia es el principal factor que afecta la probabilidad de detección de las especies. En este estudio, la probabilidad de detección, estuvo influenciada por cambios en la abundancia relativa de rastros, los cuales, a su vez, están relacionados a los cambios en el comportamiento (i.e. patrones de agregación de especies grupales, delimitación de áreas de actividad) y en el patrón de actividad de las especies (i.e. búsqueda de alimento, agua, refugios), afectados por el disturbio y estrés generado por el Huracán Dean.

2.8.2 Abundancia de especies y dieta.- Las especies con mayor dependencia del recurso vegetal, fueron fuertemente afectadas por los efectos inmediatos del huracán, tales como la defoliación y pérdida de flores y frutos. Esta fue una de las principales predicciones planteadas sobre la dieta de las especies. De hecho, los frugívoros y especies ramoneadoras (i.e. cereque, tepezcuintle, hocofaisán, venado cola blanca y temazate; Cuadro 1 y 4) fueron los más fuertemente afectados. Esta respuesta negativa fue también encontrada al relacionar el porcentaje de daño en la vegetación con la disminución de abundancias de herbívoros en un

gradiente de alto y bajo daño en una mayor escala espacial (Capítulo I). La dieta de esas especies incluye entre el 70 y 95% de frutos (Weber 2005, Dubost y Henry 2006, Hogan 2008), lo cual las hace más vulnerables a la carencia de alimento post-huracán. El grado de frugivoría es una característica altamente sensible a la perturbación, debido a la alta probabilidad de escasez de frutos en un hábitat fragmentado o alterado después de una perturbación (Gray *et al.* 2007, Kikira *et al.* 2008, Vetter *et al.* 2011, Bonell *et al.* 2011).

La gran intensidad del Huracán Dean (Categoría 5) fue el principal factor en la respuesta negativa de los herbívoros, cuyas abundancias mostraron una fuerte declinación (84% en promedio). De acuerdo con Rathcke (2000), los huracanes pueden afectar en mayor medida la producción de frutos cuando son de gran intensidad comparados con aquellos de baja intensidad. Waide (1991a) mostró que, después del Huracán Hugo en Puerto Rico (1989, Categoría 4) y el huracán Gilberto en México (1988, Categoría 5), la abundancia de aves frugívoras y nectarívoras disminuyó entre 30 y 70%. Las perturbaciones, en particular los huracanes, son conocidos por tener un mayor efecto negativo en aves frugívoras que en insectívoras y omnívoras (Lynch 1991, Waide 1991a, Will 1991, Wunderle *et al.* 1992, Tejeda-Cruz y Sutherland 2005). Lo mismo observaron Pavelka *et al.* (2003) con mono aullador (*Alouatta pigra*), un frugívoro-folívoro, el cual redujo su abundancia en un 40% después del Huracán Iris en Belice (2001, Categoría 4)

Dependiendo del grado de omnivoría, algunas especies (i.e., pavo ocelado, pecarí de collar y armadillo) fueron menos afectadas por el Huracán Dean que otras. Un mayor grado de omnivoría (en el sentido de una menor dependencia de las plantas) introduce un mecanismo de amortiguamiento potencial, el cual puede disminuir la severidad y duración de los cambios inducidos por la perturbación, además, es una estrategia de vida oportunista para especies adaptadas a soportar condiciones limitadas de alimento en las selvas tropicales (Bodmer 1989b, Fagan 1997). En efecto, los omnívoros tienden a ser oportunistas e incluyen en sus

dietas raíces, insectos y otros invertebrados del suelo, los cuales pueden compensar la carencia de frutos, flores y hojas. El caso del armadillo es el más sobresaliente: este es considerado un omnívoro oportunista con dieta basada en hormigas, termitas, arañas y otros invertebrados, así como carroña y algunos frutos y hongos (Emmons 1990, Superina *et al.* 2009). Estos últimos recursos son producidos en el material vegetal en descomposición y puede explicar el incremento en abundancia del armadillo después del huracán.

Después de que el Huracán Dean impactó el área, gran cantidad de ramas y hojas cubrieron el suelo. En similares condiciones de vegetación, Sánchez-Sánchez e Islebe (1999) observaron 100% de defoliación después del Huracán Gilberto y estimaron un promedio de 4.5 ton/ha de biomasa de hojarasca y ramas en el suelo. En el presente estudio no se estimó la biomasa; sin embargo, de acuerdo a las observaciones del terreno es razonable asumir una similar acumulación de materia orgánica en el piso, lo cual promueve la proliferación de insectos y otros invertebrados. Asimismo, las altas temperaturas, lluvia, condiciones húmedas, rebrotes y niveles ricos de nutrientes en el suelo suelen ser los factores que promueven la alta productividad de los insectos en condiciones post-huracán (Wunderle *et al.* 1992, Schowalter y Ganio 1999). También, la alta resiliencia de poblaciones de insectos en áreas frecuentemente perturbadas puede amortiguar o beneficiar la dieta de especies insectívoras y omnívoras (Waide 1991b).

No todos los estudios reportan declinación de herbívoros posterior a un huracán, pero esto depende de que tan fuertes sean los efectos de perturbación en el hábitat. Por ejemplo, Kanowski *et al.* (2008) no observaron cambios en la abundancia de marsupiales folívoros arbóreos después del Huracán Larry en Australia (2006, Categoría 4); sin embargo esta respuesta fue debida probablemente a la rápida aparición de rebrotes y al bajo grado de daño en los árboles, lo cual mantuvo cierta disponibilidad de fuente de alimento y refugio para estas especies. También, en un estudio con venado cola blanca se reportó poca mortalidad

asociada después del Huracán Andrew (1992, Categoría 4) en Florida (Labisky *et al.* 1999). Estos autores mostraron que el daño en los árboles no fue severo, no hubo muertes directas asociadas con el huracán y tampoco hubo una subsecuente limitación de alimento; de hecho, los individuos (marcados con radio collar) se movieron inmediatamente a refugios temporales con vegetación baja como las praderas.

2.8.3 Especificidad de hábitat.- El Huracán Dean afectó dramáticamente a los especialistas de hábitat, tanto que sus abundancias disminuyeron en un 80% comparado con los niveles pre-huracán (i.e. cereque, tepezcuintle, temazate y hocofaisán). Los especialistas hábitat del presente estudio, están relacionados a sitios con vegetación arbórea en buen estado de conservación (Eisenberg 1989, Emmons 1990, Leopold 2000, Martínez-Morales 1999), y pueden tolerar vegetación secundaria y cultivos si están adyacentes a hábitat forestal; sin embargo, no pueden mantener poblaciones saludables usando exclusivamente cultivos o áreas perturbadas (Cuarón 2000, Daily *et al.* 2003). La fuerte declinación de esas especies en nuestro estudio después de la perturbación corresponde a la lenta recuperación de la vegetación y la baja productividad de alimento post-huracán. En el periodo de estudio, el desarrollo de flores y frutos permanecieron bajos. Por ejemplo, de 813 árboles medidos en un periodo de 15 a 18 meses después del huracán, el 45% presentó daño estructural en el tronco y en ramas principales y secundarias. A pesar de este daño, el 97 % de los individuos ya presentaba nuevas hojas y rebrotes; sin embargo, solamente el 4% de los individuos tenía flores y frutos en pequeñas cantidades (Ver Capítulo I).

En este estudio, los generalistas de hábitat, que también son omnívoros (i.e., pecarí de collar, coatí, armadillo y pavo ocelado) están mejor adaptados a cambios en el hábitat y fueron menos afectados (en lo que respecta a sus abundancias) que los herbívoros y especialistas bajo las mismas condiciones de perturbación. En óptimas condiciones, los especialistas tienden a superar a los generalistas, pero los generalistas son usualmente favorecidos cuando el

ambiente es variable o impredecible, por ejemplo, después de un huracán y la alteración de las redes tróficas (Brown 1996, Manor y Saltz 2008). Bajo estas circunstancias los generalistas pueden acceder a tipos de hábitat y alimentos no disponibles para los especialistas y que no fueron severamente afectados por la perturbación (McPeck 1996, McKinney y Lockwood 1999, Vázquez y Simberloff 2002).

El venado cola blanca definitivamente respondió de manera diferente a los otros generalistas; sin embargo este fue el único frugívoro-ramoneador entre esas especies. Así como los otros herbívoros, el venado cola blanca exhibió bajas abundancias post-huracán relacionadas con el daño en la vegetación. Aunque esto sugiere que la especie responde más fuertemente a los cambios en la disponibilidad de alimento que a cambios en el hábitat, se puede sugerir que el venado cola blanca pudo haberse movido a las selvas bajas inundables y sabanas en busca de refugio y alimento, como lo observado por Labisky *et al.* (1999) después del Huracán Andrew. Un eventual desplazamiento de hábitat puede explicar la dramática disminución de abundancias en la selva mediana subperennifolia donde se localizaron los transectos.

Para propósitos de manejo y conservación, los herbívoros y especialistas de hábitat deben recibir especial atención, debido a su alta sensibilidad que las puede hacer más propensas a la extinción local después de fuertes y continuos huracanes. Como resultado del cambio climático, su vulnerabilidad puede incrementar conforme la frecuencia e intensidad de los huracanes incrementa. También, la presión antropogénica, tales como la cacería, fragmentación y pérdida de hábitat pueden incrementar los efectos de las perturbaciones naturales. Las especies herbívoras en el presente estudio, están entre las especies de mayor preferencia para la cacería y pueden constituir cerca del 62% de la biomasa extraída en Petcacab (Ramírez-Barajas *et al.* 2006). A pesar de la prohibición de la cacería durante este estudio, es posible que exista un efecto sinérgico entre la cacería y la actual perturbación, como lo observado por Peres (2001) entre la cacería y fragmentación de hábitat.

2.8.4 Resistencia y resiliencia de las especies a la perturbación.- Puesto que el área de estudio no ha sufrido una fuerte perturbación desde el Huracán Gilberto en 1988, la abundancia pre-huracán representa la mejor línea de base disponible para realizar comparaciones en el tiempo. Sin embargo, debe ser considerado que esas abundancias pre-huracán son el resultado de un complejo conjunto de condiciones positivas y negativas en la vida silvestre (e.g., calidad de hábitat, cacería, extracción de madera), las cuales no son evaluadas en el presente estudio.

Las tendencias de recuperación de las especies reflejan su resiliencia a la perturbación. En este estudio, la recuperación fue fuerte para cinco especies a 2.5 años después del impacto (Tendencia de recuperación, Cuadro 6). Generalmente, los herbívoros muestran alta sensibilidad y baja resiliencia al estrés del hábitat, lo cual Jernvall y Fortelius (2004) definen como la baja resiliencia del taxón. Aunque el cereque, tepezcuintle y venado cola blanca exhiben una fuerte tendencia hacia la recuperación, sus abundancias post-huracán fueron aun muy bajas comparadas con los valores pre-huracán (Figura 6). Esas especies pueden ser consideradas con baja resistencia (o alta sensibilidad) y baja resiliencia a fuertes perturbaciones por huracanes. El venado temazate fue altamente sensible, pero con buena resiliencia con abundancias que fueron cercanas o muy similares a los valores pre-huracán a 2.5 años del disturbio. La relativamente rápida recuperación del venado temazate fue la razón por la cual no se detectaron diferencias significativas entre las abundancias pre- y post-huracán (Figura 6, Cuadros 4 y 6). A diferencia del venado cola blanca, el temazate es un especialista de selvas conservadas que pudo tener ventajas de la recuperación de alimento en forma de rebrotes en la selva mediana subperennifolia. El hocofaisán fue altamente sensible y no resiliente a la perturbación del huracán después de 2.5 años, debido a que su abundancia no presentó señales de recuperación (Figura 6). Esta respuesta fue probablemente debida a la elevada dependencia del hábitat y frutos, resultando en un alto riesgo para las poblaciones

locales. Un óptimo nivel de resiliencia en las especies se presenta si la perturbación es menos severa y los recursos alimenticios clave no fueron dañados; además, la resiliencia intrínseca de cada especie puede ser expresada diferencialmente en respuesta a la intensidad de la perturbación (Wilson *et al.* 2008, Kanowksi *et al.* 2008).

El resto de las especies (coatí, pecarí de collar, armadillo y pavo ocelado) fueron resistentes a la perturbación del huracán. Incluso, el armadillo y el pavo ocelado incrementaron su abundancia en relación a sus abundancias pre-huracán, mientras que el coatí tendió a disminuir. En el caso del armadillo, como se discutió previamente, la disponibilidad de recursos probablemente incrementó en gran medida después del huracán. Con respecto al pavo ocelado, este pudo simplemente haber sido beneficiado de la apertura de la selva, incrementando la disponibilidad de alimento y liberándose de la presión de cacería que es usualmente alta para esta especie (Hogan 2008, Kampichler *et al.* 2010). El coatí fue la única especie con una negativa (aunque marginalmente no significativa) tendencia al final del periodo de estudio; esta respuesta puede ser reflejo de los cambios en el comportamiento grupal de la especie. Según registros de observaciones directas, los grupos fueron más numerosos antes del huracán (hasta 28 individuos por grupo) que después (hasta 7 individuos por grupo; obs. pers.). Sin embargo, es necesaria cierta precaución, debido a que una recuperación a 30 meses después del huracán provee solamente señales iniciales en la tendencia de las abundancias.

En el caso de los herbívoros, la resiliencia está basada en la recuperación de la estructura y funcionamiento de la vegetación, pero mas inmediatamente con la restauración de la fenología de los árboles. Imbert y Portecop (2008) mencionan que la completa recuperación de una selva tropical seca, puede ocurrir dentro de dos a seis años, lo cual incluye tanto la producción de hojarasca, crecimiento de ramas, reclutamiento de individuos hasta las etapas iniciales de la sincronización fenológica de los árboles. Sin embargo, la recuperación de la estructura,

composición, densidad y área basal de los árboles a los estados iniciales (pre-disturbio) puede tomar largos periodos de tiempo entre 10 a 30 años (Crow 1980, Imbert y Portecop 2008, Weaver 1986). Además, la mayor frecuencia e intensidad de huracanes puede adversamente afectar los procesos de recuperación del hábitat y causar declinaciones poblacionales en especies vulnerables con baja resistencia y resiliencia.

La tendencia de recuperación por grupos funcionales muestra una respuesta positiva de abundancia para todos los grupos. Los grupos que mostraron tendencias de recuperación fueron los especialistas y herbívoros. A pesar de esta temprana recuperación, las abundancias post-huracán fueron más bajas que las abundancias pre-huracán. Los omnívoros y generalistas que no exhibieron una definida tendencia sugiere ser una mejor estrategia contra el huracán. Para el caso del pavo ocelado, coatí y pecarí de collar, las cuales son especies gregarias, debe ser corroborado el efecto negativo encontrado con observaciones directas, para detectar cambios en el tamaño de grupo, lo cual presumiblemente podría mostrar un efecto más contundente. Los cambios en la abundancia de especies dependen principalmente de la dieta, especificidad de hábitat, resiliencia intrínseca de las especies, recuperación de la selva y restauración de los recursos alimenticios. Las comparaciones de grupos funcionales ayudaron a resaltar los atributos de las especies que hacen a las especies mas vulnerables (o resistentes) y más (o menos) resilientes a perturbaciones por huracanes. Una mayor frecuencia e intensidad de huracanes puede afectar los procesos de recuperación de hábitat y causar declinaciones poblacionales en especies vulnerables con baja resistencia y resiliencia.

Capítulo III. Evaluación de la abundancia relativa de especies de cacería en un gradiente de impacto del Huracán Dean

Resumen fauna post-huracán.- En los sitios de alto daño se observaron menores abundancias del cereque, tepezcuintle, temazate, venado cola blanca y pavo ocelado, aunque solo fue significativo para los tres primeros (entre 63 y 21% menor abundancia). El hocofaisán, pecarí de collar, coatí y armadillo presentaron mayores abundancias relativas en los sitios con alto daño, aunque sólo fue significativo para los dos últimos (49 y 17% mayor abundancia, respectivamente). El proceso de recuperación fue similar a los resultados pre y post-huracán, donde se observa una fuerte afectación para los herbívoros (tepezcuintle, cereque, venado cola blanca y temazate) pero con una franca tendencia de recuperación; en cambio las dos aves mayores (frugívoro-omnívoros), presentaron respuestas diferentes, el pavo ocelado tuvo la misma respuesta de recuperación que los herbívoros y el hocofaisán no mostró tendencia significativa de cambio. Los omnívoro-frugívoros (pecarí de collar y coatí) mostraron estabilidad de abundancias ante el disturbio. El más omnívoro (armadillo) fue resistente al disturbio e incluso fue el más oportunista en las condiciones post-huracán ya que sus abundancias no solo incrementaron sino que fueron mayores en comparación con los sitios de bajo daño y las abundancias pre-huracán.

3.1. Introducción

El presente capítulo aborda el enfoque del daño del Huracán Dean en un gradiente de mayor a menor impacto sobre las abundancias relativas de las especies focales, este enfoque resulta complementario del enfoque temporal (pre y post-disturbio) y pretende corroborar la respuesta tanto de las especies como de los grupos funcionales al disturbio; asimismo, refuerza las respuestas de recuperación o resistencia de las especies al estrés post-huracán. Por lo tanto se espera encontrar un efecto negativo en las abundancias de fauna en las áreas de mayor daño. Se espera además que exista una respuesta y recuperación diferencial en relación con el grupo funcional de fauna, definido principalmente por sus hábitos alimenticios y especificidad de hábitat. Se espera que la respuesta de recuperación de la fauna sea progresiva conforme se recupera el hábitat y de acuerdo a la resistencia y resiliencia de cada especie.

3.2 Objetivos

- Evaluar las abundancias relativas de fauna cinegética en el gradiente de afectación del huracán Dean.
- Identificar patrones de respuesta de acuerdo con los atributos ecológicos de las especies y características del hábitat.
- Identificar las tendencias de respuesta de las abundancias relativas de la fauna ante el disturbio en el periodo de estudio.

3.3 Métodos

3.3.1 Muestreo post-huracán.- En total se situaron 20 sitios de muestreo en toda el área de estudio. El arreglo espacial de los sitios se realizó considerando la afectación del Huracán Dean. De este modo se aseguró que correspondieran a un gradiente de mayor a menor impacto, cubriendo además el área de influencia de la RBSK hasta los ejidos forestales ubicados hacia el oeste. Cada sitio de muestreo consistió de tres transectos de 3 km de longitud (nueve km por sitio). La disposición espacial de los transectos dentro de cada sitio permitió que cada transecto fuera independiente de los otros. Los transectos fueron separados entre sí al menos 700 m dentro del mismo sitio de muestreo y los sitios estuvieron separados a más de 2 km y bajo un esquema que permitiera independencia entre sitios (Figura 1).

Durante el periodo post-huracán, cada sitio fue muestreado siete veces, lo cual hizo un total de 1260 km recorridos en toda el área de estudio. Los muestreos fueron realizados durante la estación seca y lluviosa de los diferentes años para incluir la variación anual.

Por las condiciones impuestas por el huracán y por el crecimiento de hierba, rebrotes y caída de ramas secas, fue necesario dar mantenimiento de limpieza en estos transectos con machete y algunas veces con motosierra para permitir la caminata y acceso a los principales caminos.

La limpieza fue realizada en dos ocasiones durante el periodo de estudio, lo cual se realizó al menos cuatro semanas antes de la sesión de muestreo. El muestreo inició en abril de 2008 (ocho meses después del Huracán Dean) y continuó hasta Marzo de 2010 (31 meses después del huracán).

Los datos de rastros fueron recolectados a lo largo de los transectos lineales. Todos los transectos se localizaron en selva mediana subperennifolia. Este tipo de selva es la vegetación predominante y presenta las mejores condiciones de suelo y hojarasca (substrato) para la identificación de rastros, permitiendo la observación de actividad de fauna todo el año. La selva baja inundable presenta un suelo duro en la estación seca y con poca hojarasca, mientras que en la estación lluviosa se inunda y dificulta el acceso, por lo cual, los rastros no pueden ser registrados sistemáticamente durante todo el año.

El muestreo de rastros se realizó mediante caminatas diurnas (0600-1000 h) a una velocidad promedio de 1 km/h (Burnham *et al.* 1980). Los transectos se marcaron cada 50-100 m para controlar la velocidad y obtener posiciones precisas de los rastros (ver detalles del método en Capítulo II).

3.3.2 Análisis de datos.- La abundancia relativa de cada especie con este método de muestreo se obtuvo usando el índice de abundancia relativa (IAR), el cual deriva del número de rastros de cada especie por kilómetro caminado. Los datos de abundancia obtenidos no cumplieron con las asunciones de la normalidad y homogeneidad de varianza, aun después de la transformación, así que se optó por realizar pruebas no paramétricas U de Mann-Whitney (Zar 1996, Fowler *et al.* 1998) para examinar las diferencias entre las abundancias entre sitios de alto y bajo daño y para detectar tendencias en las abundancias post-huracán de las diferentes especies y grupos funcionales de acuerdo a la dieta y especificidad de hábitat.

Para identificar la tendencia de las abundancias relativas de fauna, se manejaron por separado los datos de los sitios de alto daño post-huracán y se dividieron en tres subconjuntos (sesiones de muestreo), tomando en cuenta el esfuerzo de muestreo y la estacionalidad; el primer periodo en los sitios de alto daño cubrió de 8 a 13 meses después del huracán (correspondientes a 207 km de transectos caminados), el segundo periodo post-huracán cubrió de 14 al 21 meses después del huracán (213 km de transectos caminados) y finalmente, el tercer periodo de 22 a 31 meses post-huracán (210 km de transectos caminados). Se hicieron las pruebas para detectar las diferencias entre datos de abundancia entre las tres sesiones de muestreo post-huracán en los sitios de alto daño, usando pruebas de Kruskal-Wallis, seguido de pruebas de Dunn para determinar en cual periodo de muestreo existen las diferencias (Dunn 1964, Zar 1996). Esta prueba pareada *post-hoc* ayudó a explicar las tendencias de recuperación de las especies (i.e., resiliencia), así como la resistencia (como lo opuesto a sensibilidad, ver Capítulo II).

3.4 Resultados

3.4.1 Abundancia relativa en el gradiente de alto y bajo daño del huracán.- Se realizaron comparaciones entre las abundancias promedio encontradas en los sitios de mayor impacto del huracán con respecto a los sitios de menor impacto. Las especies que presentaron menores abundancias en relación al alto daño del huracán fueron el cereque, tepezcuintle, temazate, venado cola blanca y pavo ocelado. Sin embargo, sólo fue significativo para las tres primeras, las cuales presentaron menor abundancia con respecto a los sitios de bajo daño (63, 21 y 26%, menores abundancias respectivamente). El hocofaisán y pecarí de collar, presentaron una abundancia mayor aunque no significativa en los sitios de bajo daño. El coatí y armadillo presentaron significativamente mayores abundancias relativas en los sitios con alto daño del huracán (49 y 17%, respectivamente, Cuadro 7).

Cuadro 7. Índice de abundancia relativa (rastros/km) en sitios con alto y bajo daño después del huracán Dean. U = Mann-Whitney; p < 0.05; % de abundancia en relación a los sitios con bajo daño

	Alto	Bajo	U	P	%	Dieta/Hábitat
Cereque	0.09 (0.13)	0.23 (0.21)	-8.2	<0.0002	-63	Fr/EH
Tepezcuintle	0.17 (0.18)	0.22 (0.20)	-2.4	0.016	-21	Fr/EH
Temazate	0.28 (0.26)	0.37 (0.24)	1.8	0.07	-26	Fr+Ra/EH
Venado CB	0.17 (0.18)	0.20 (0.22)	-1.3	0.18	-16	Ra+Fr/GH
Pavo ocelado	0.16 (0.20)	0.18 (0.21)	-0.8	0.43	-10	Fr+Om/GH
Hocofaisán	0.06 (0.10)	0.05 (0.09)	0.3	0.73	+11	Fr+Om/EH
Pecarí de collar	0.29 (0.20)	0.26 (0.20)	1.4	0.15	+11	Om+Fr/GH
Coatí	0.29 (0.22)	0.19 (0.16)	-4.6	<0.0005	+49	Om+Fr/GH
Armadillo	0.46 (0.37)	0.40 (0.27)	-4.7	<0.0002	+17	Om/GH

3.4.2 *Abundancia relativa por hábito alimenticio.*- Desde el enfoque de los hábitos alimenticios, los frugívoros estrictos (tepezcuintle y cereque) presentaron significativamente menores abundancias en sitios con alto daño en comparación con sitios de bajo daño. Los frugívoros-ramoneadores (venado cola blanca y temazate) presentaron el mismo patrón pero no fue significativo. Los frugívoro-omnívoros (hocofaisán y pavo ocelado) no mostraron una respuesta clara en función del alto y bajo daño; no obstante, los omnívoro-frugívoros (pecarí de collar y coatí) mostraron mayores abundancias en sitios con alto daño. Por último, el más omnívoro del grupo de especies (armadillo) presentó mayor abundancia en sitios con mayor daño por el huracán (Figura 7).

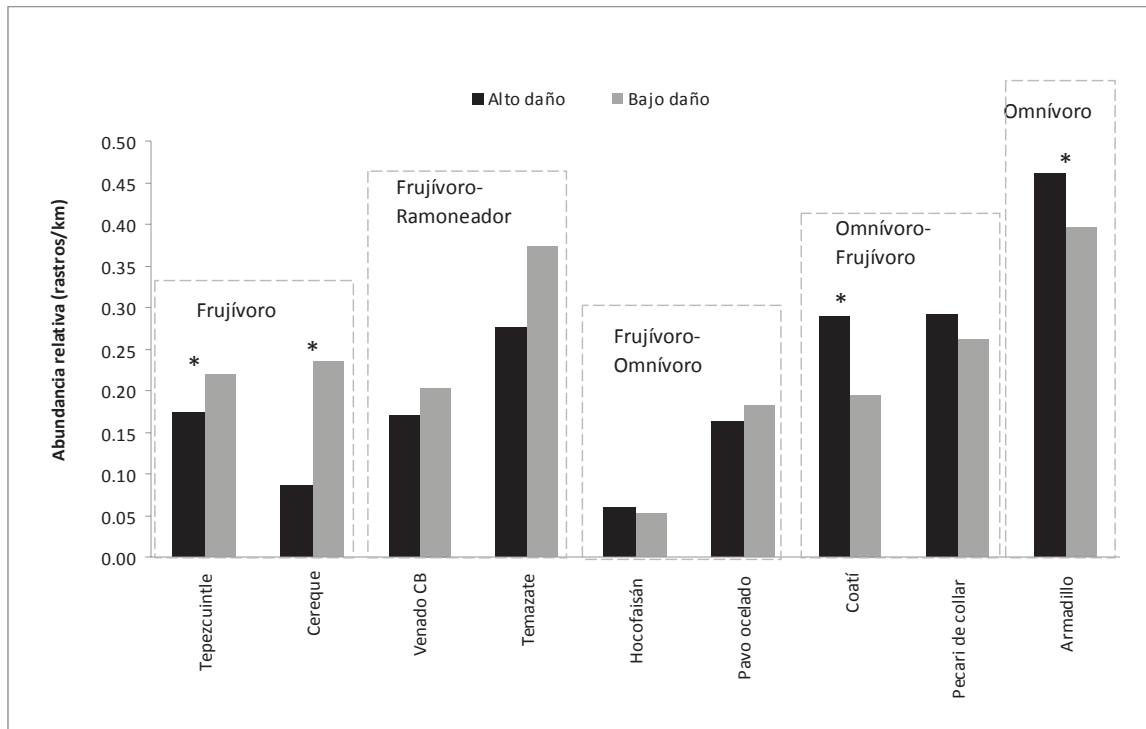


Figura 7. Respuesta de la abundancia relativa en sitios con alto y bajo daño después del huracán Dean.

* Indica diferencias significativas $p < 0.05$

3.4.3 *Tendencia de la abundancia relativa de las especies en sitios con alto daño.*- Cuando se evaluaron las abundancias relativas de las nueve especies en los sitios con alto daño, en general se encontró un efecto negativo en las abundancias relativas y una paulatina recuperación en las diferentes sesiones de muestreo (Cuadro 8). Casi todas las especies (i. e., tepezcuintle, cereque, venado cola blanca, temazate, pavo ocelado, armadillo y pecarí de collar) presentaron incrementos significativos de abundancia durante el estudio (Figura 8); sin embargo, se presentó un comportamiento diferencial de cada especie en respuesta al disturbio. El hoco faisán y el coatí, fueron las únicas especies que no presentaron cambios significativos, aunque se observa un incremento en la segunda sesión de muestreo y posteriormente una disminución al final del estudio.

Cuadro 8. Abundancia relativa de fauna (rastros/km) durante el periodo post-huracán en sitios con alto daño. Sesión de muestreo I (8-13 meses post-huracán, 207 km), II (14-21 meses post-huracán, 213 km), III (22-31 meses post-huracán, 210 km); H = prueba de Kruskal-Wallis; $P < 0.05$; Prueba de Dunn post-hoc $> o <$; significativo \neq ; no significativo.

	I	II	III	H	P	Tendencia (Dunn)	Dieta/Hábitat
Tepezcuintle	0.08 (0.08)	0.15 (0.15)	0.29 (0.29)	45.13	<0.0001	I<II, I<III, II<III	Fr/EH
Cereque	0.02 (0.02)	0.07 (0.07)	0.17 (0.17)	31.17	<0.0001	I=II, I<III, II<III	Fr/EH
Venado CB	0.12 (0.12)	0.16 (0.16)	0.23 (0.23)	11.29	0.0015	I=II, I<III, II<III	Ra+Fr/GH
Temazate	0.17 (0.17)	0.26 (0.26)	0.40 (0.40)	34.19	<0.0001	I=II, I<III, II<III	Fr+Ra/EH
Pavo ocelado	0.06 (0.06)	0.16 (0.16)	0.27 (0.27)	33.66	<0.0001	I<II, I<III, II<III	Fr+Om/GH
Armadillo	0.29 (0.29)	0.51 (0.51)	0.58 (0.58)	33.44	<0.0001	I<II, I<III, II=III	Om/GH
Pecarí de collar	0.25 (0.25)	0.32 (0.32)	0.31 (0.31)	5.78	0.0408	I=II, I<III, II=III	Om+Fr/GH
Hocofaisán	0.04 (0.04)	0.08 (0.08)	0.06 (0.06)	2.37	0.1409	I=II, I=III, II=III	Fr+Om/EH
Coatí	0.30 (0.30)	0.33 (0.33)	0.24 (0.24)	4.01	0.1113	I=II, I=III, II=III	Om+Fr/GH

Los frugívoros y los frugívoro-ramoneadores (herbívoros: tepezcuintle, cereque, venado cola blanca y temazate) presentaron alta sensibilidad (o baja resistencia) al daño provocado por el huracán Dean, a su vez presentaron una relativa recuperación de abundancias de manera progresiva durante el periodo de estudio (resiliencia). Los frugívoro-omnívoros (i.e., hocofaisán y pavo ocelado) presentaron una respuesta diferencial. Los omnívoro-frugívoros (i.e., pecarí de collar y coatí) mostraron tanto resistencia como buena resiliencia ya que sus abundancias iniciales (barras negras Figura 8), no fueron tan bajas y mostraron cierta estabilidad durante el estudio. El más omnívoro (armadillo) presentó resistencia y un rápido incremento de abundancia, estabilizándose al final del muestreo (Cuadro 8; Figura 8).

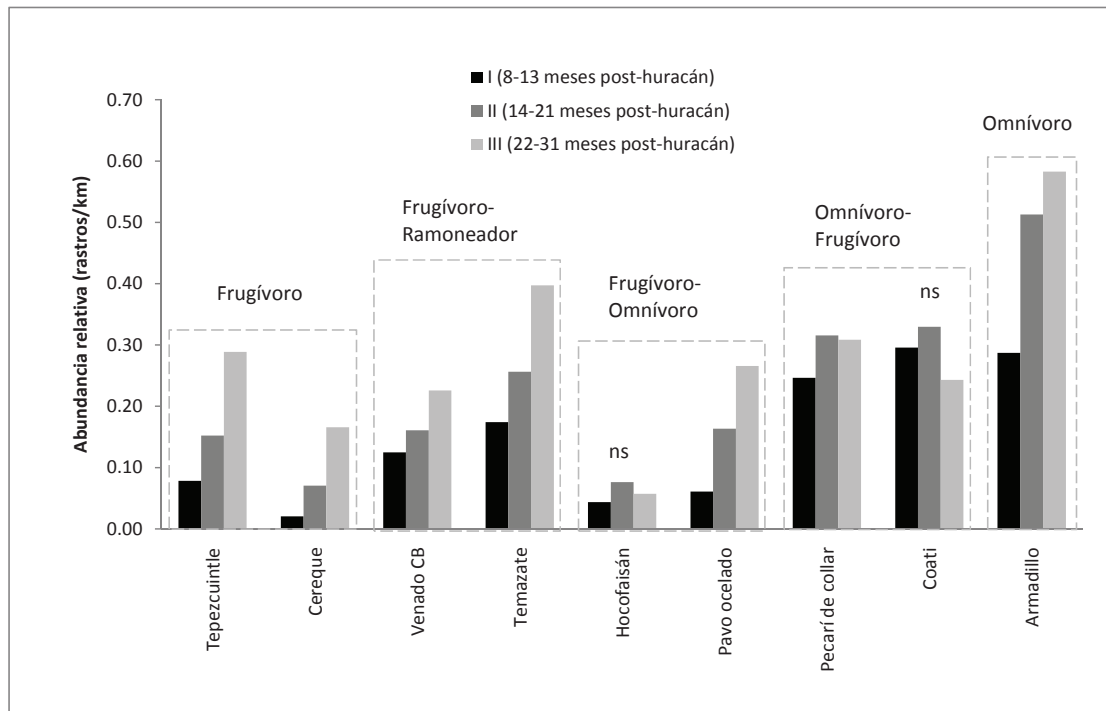


Figura 8. Tendencia de la abundancia relativa en las sesiones de muestreo post-huracán en sitios con alto daño.

ns = no significativo

3.5 Discusión y conclusión

3.5.1 Abundancia relativa en el gradiente de alto y bajo daño del huracán.- En términos generales la abundancia de todas las especies fue afectada por el Huracán Dean (Cuadro 7); sin embargo, persiste una respuesta diferencial de acuerdo a la especie, a su hábito alimenticio y a su especificidad de hábitat. En cuanto a la recuperación del hábitat y procesos fenológicos, la producción de frutos es uno de los eventos más afectados por huracanes de gran intensidad (Rathcke 2000), lo cual incide directamente en especies estrictamente frugívoras. En especies frugívoras como aves, murciélagos y monos se han reportado efectos negativos en sus abundancias después del impacto de fuertes huracanes (Lynch 1991, Waide 1991a, Will 1991, Wunderle *et al.* 1992, Tejeda-Cruz y Sutherland 2005), lo cual concuerda en el presente estudio con el patrón de respuesta significativamente negativo para especies con dieta basada estrictamente en la disponibilidad de frutos. El tepezcuintle y cereque son especies con un alto

porcentaje de consumo de frutos en sus dietas (84 y 87 %, respectivamente; Dubost y Henry 2006) y se caracterizan por su gran dependencia de hábitats conservados o bosques maduros (Cuarón 2000, Daily 2003).

Especies que dependen tanto de frutos como del follaje (rebrotos y regeneración de hojas y ramas), mostraron menor abundancia, aunque no significativa, en sitios con alto daño (i. e. venado cola blanca y temazate; Figura 7). Estas dos especies, a diferencia de los frugívoros estrictos, pudieron presentar una mejor respuesta derivado del proceso de recuperación del hábitat a dos años y medio del disturbio, ya que, de acuerdo con la evaluación del hábitat, entre el 83 y 98% de los árboles presentaba hojas nuevas y rebrotos a un año y medio después del huracán (ver Capítulo I); además, en el sotobosque persistió el crecimiento de herbáceas y rebrotos en troncos rotos y en árboles caídos e inclinados (obs. pers.).

La estimación de abundancia de venado temazate incluye dos especies simpátricas, el temazate café y el temazate rojo (*M. pandora* y *M. americana*, respectivamente), con diferentes características de especificidad de hábitat y alimento. A pesar de esto, la menor abundancia en los sitios con alto daño se puede interpretar en función de la disponibilidad de alimento, ya que ambas incluyen entre el 60 y 80 % de frutos en su dieta, respectivamente (Weber 2005). Por otra parte, la progresiva recuperación de abundancia en estas dos especies mostrada en la figura 8, pudo ser la causa de la falta de significancia en el gradiente de daño evaluado. Esta respuesta puede estar influenciada por la presencia del temazate café, el cual pudo haber respondido de manera diferente al temazate rojo al ser una especie más generalista de hábitat y oportunista. Weber (2005) menciona que *M. pandora* puede cambiar su dieta a una mayor ingesta de hojas, tallos y rebrotos en temporada de lluvias (63% de su dieta), lo cual pudo haber sucedido en el presente estudio en respuesta de la transformación del hábitat.

El venado cola blanca presentó una respuesta muy similar al temazate. De acuerdo con Weber (2005) el venado cola blanca incluye una gran porción y diversidad de frutos en su dieta durante la estación de lluvias; sin embargo, durante todo el año consume alrededor de 70 % de hojas. Razón por la cual, se explica la respuesta negativa en su abundancia y la subsecuente recuperación debida a las condiciones favorables en términos de disponibilidad de alimento post-huracán (Figura 7). Reyna-Hurtado y Tanner (2005) encontraron que tanto el temazate como el venado cola blanca usan en mayor proporción a su disponibilidad la selva baja inundable, debido tal vez a una mayor presión de cacería en la selva mediana subperennifolia. Este comportamiento pudo haberse reflejado en el presente estudio y determinar la relativamente rápida recuperación de abundancias tanto en el temazate como en el venado cola blanca en las condiciones de alteración del hábitat y la posibilidad de acceder a otros hábitats que no fueron dañados.

Las especies con hábitos frugívoros pero con algún grado de omnivoría como el hocofaisán y pavo ocelado no mostraron una tendencia clara en sus abundancias relativas en sitios con alto y bajo daño. A pesar de que el hocofaisán y pavo ocelado consumen alrededor del 80 % de frutos en su dieta (Hogan 2008), no presentaron diferencias en abundancias entre los sitios con alto y bajo daño. Algunos autores reportan que cierto grado de omnivoría y oportunismo para cambiar de dieta en situaciones de escasez de frutos puede ser una característica potencialmente liberada como respuesta al disturbio (Timothy y Denslow 1985, Bertsch y Barreto 2008, Hogan 2008).

El hocofaisán, es la especie que presenta la menor abundancia general de todo el grupo de especies y es posible que sus bajas abundancias impidieran observar un patrón de cambio. Los crácidos son altamente sensibles a la transformación del hábitat y la presión de cacería (Martínez-Morales 1999, Leopold 2000, Hogan 2008), lo cual explica en parte la baja abundancia en toda el área de estudio y la nula recuperación de sus abundancias post-huracán.

En el ejido Petcacab, se encontraron abundancias significativamente mayores del hocofaisán antes del disturbio con respecto a las abundancias post-huracán, lo cual sugiere un posible efecto no detectado en la perspectiva espacial o post-huracán (Capítulo II).

El pavo ocelado posee mayor grado de omnivoría que el hocofaisán y es considerado más resistente a la cacería, generalista de hábitat y oportunista (Sugihara y Heston 1981, Leopold 2000, Hogan 2008, Kampichler *et al.* 2010). Estas características pueden ser la razón por la que los cambios de abundancia fueron significativamente positivos durante las sesiones de muestreo, logrando abundancias similares a sitios con bajo daño, e inclusive similares a los registrados en condiciones pre-huracán en el ejido Petcacab (Figura 8).

Por su parte, las especies más omnívoras como el coatí, pecarí de collar y armadillo, presentaron mayor abundancia en los sitios con alto daño (Figura 7). La respuesta del coatí y pecarí de collar confirma las tendencias encontradas en la comparación pre y post-huracán en Petcacab (ver Capítulo II). El coatí mostró un comportamiento interesante ya que mantuvo una tendencia negativa al final del periodo de estudio, también detectada en las abundancias pre y post-huracán en Petcacab, lo cual puede interpretarse como un ajuste a las abundancias pre-disturbio o una reconfiguración del tamaño de grupo. La fisión y fusión de grupos es una estrategia usada por especies gregarias después de una declinación en alimentos o alteración de hábitat; por lo cual, muchos grupos pueden fragmentarse e inclusive separarse en individuos como estrategia para forrajear y aprender de las nuevas condiciones ambientales (Pavelka *et al.* 2003, Krebs e Inman 1992). Schmitz y Baldassarre (1992) reportaron después del Huracán Gilberto (1988), cambios en la agregación de flamingos debido a un descenso en el alimento disponible en el estuario, observado en una mayor dispersión de individuos y mayores distancias de la costa. Incluso es posible registrar un mayor tiempo en el forrajeo a costa del descanso y vigilancia ante depredadores, sin que necesariamente migren a otras

áreas con menor afectación (Schmitz y Baldassarre 1992, Pezzanite *et al.* 2005), lo cual indica cierta fidelidad por los sitios o hábitat.

El pecarí de collar es una especie generalista de hábitat, que usa en gran medida las selvas bajas inundables y vegetación secundaria (Peres 1996, Reyna-Hurtado y Tanner 2005). Estos hallazgos señalan la posibilidad de que esta especie soporte en mayor medida la perturbación del hábitat dejada por el Huracán Dean y que pueda acceder a una mayor diversidad y disponibilidad de recursos que las especies especialistas bajo las mismas condiciones de perturbación.

El armadillo, consistentemente presentó mayor abundancia conforme incrementó la condición de alto daño. Esta especie es la más omnívora del grupo de especies estudiado y por lo tanto respondió de acuerdo a la predicción de su dieta, de hecho fue la especie que resultó más beneficiada dentro del grupo de especies de estudio debido a las condiciones de alteración del hábitat. De acuerdo con Emmons (1990) y Superina *et al.* (2009) el armadillo es una especie omnívora y oportunista con una dieta basada en hormigas, termitas, arañas, lombrices, larvas y otros pequeños invertebrados. Precisamente estos recursos alimenticios derivan de la alta productividad que puede generar la materia orgánica en descomposición después del huracán.

3.5.2 Tendencia de la abundancia relativa de las especies en sitios con alto daño.- Es importante mencionar que dentro del periodo post-huracán del presente estudio, existe un proceso de recuperación de las especies, lo cual se ve expresado en la tendencia e incremento de la abundancia relativa mostrada en la figura 8. En general todas las especies presentan un efecto negativo del huracán en sus abundancias; sin embargo, la sensibilidad o baja resistencia ante el disturbio se expresó en mayor medida en especies herbívoras con hábitos estrictamente frugívoros (tepezcuintle y cereque) y en ramoneadores (venado cola blanca y temazate). Llama la atención el comportamiento de las abundancias del hocofaisán, el cual no presenta

una significativa tendencia de recuperación (Cuadro 8; Figura 8), esta especie es considerada como altamente sensible a eventos de perturbación y cacería (Martínez-Morales 1999, Daily 2003); lo cual, contrasta con el pavo ocelado que mostró una tendencia de recuperación significativa e incluso con abundancias relativas similares a los sitios con bajo daño (Cuadro 7). Ambas especies tienen dieta frugívoro-omnívora, pero el hocofaisán presenta mayor especificidad de hábitat, mientras que el pavo ocelado es más generalista (Hogan 2008).

El pecarí de collar presentó resistencia y una recuperación y abundancia estable durante todo el estudio, lo que la hace una especie resiliente y oportunista, lo cual puede explicar la mayor abundancia en sitios con alto daño del huracán (Figura 7). El coatí es un caso similar, sin embargo la diferencia con el pecarí de collar es que al final del periodo de estudio presentó una tendencia negativa, lo cual fue también observado bajo el enfoque temporal (antes-después) en Petcacab y puede explicarse porque presenta una estabilización hacia sus abundancias originales (en términos de resiliencia), o como resultado de procesos de fusión de grupos (Ramírez-Barajas *et al.* 2011). El armadillo presentó un fuerte incremento de su abundancia entre la primera y segunda sesión de muestreo y al final muestra cierta estabilidad (Cuadro 8, Figura 8), lo que muestra su carácter de especie resistente, altamente resiliente y oportunista ante las condiciones post-huracán. Incluso, junto con el coatí fueron especies que mostraron mayores abundancias en sitios con alto daño (Figura 7).

Capítulo IV. Efecto del gradiente de daño sobre la fauna detectada mediante cámaras trampa

Resumen evaluación del efecto huracán con cámaras trampa.- Se realizó un muestreo con cámaras trampa en cuatro sitios de muestreo bajo un gradiente de mayor a menor impacto del Huracán Dean. Se obtuvo un esfuerzo de muestreo total de 2151 noches trampa, de lo cual se obtuvieron 207 eventos fotográficos, 192 individuos (foto-registros independientes) y se identificaron 23 especies diferentes de vertebrados medianos y mayores. De estos vertebrados, 13 especies fueron agrupadas en herbívoros, omnívoros y carnívoros para su análisis. Se estimaron las abundancias relativas por especie, y para grupos funcionales, se estimó tanto la abundancia como la ocupación de hábitat. Con las estimaciones se realizaron comparaciones entre los sitios de alto daño con bajo daño de hábitat. A nivel de especie no se encontraron diferencias estadísticas en las abundancias, aunque 8 de las 13 especies mostraron menores abundancias en los sitios de alto daño. Tanto los herbívoros como los omnívoros presentaron significativamente mayores abundancias en los sitios con bajo daño. En cuanto a la ocupación de hábitat, estos mismos grupos presentaron menor proporción de hábitat ocupado donde el daño fue mayor; al contrario, en los carnívoros la ocupación de hábitat fue mayor en sitios más dañados. El comportamiento de la abundancia y ocupación de hábitat muestran concordancia en su respuesta al disturbio. De manera consistente los herbívoros mostraron mayor sensibilidad al daño en el hábitat. Al parecer los omnívoros reflejaron una etapa previa a su recuperación, por lo cual, se observa una respuesta negativa al daño en el hábitat. Los carnívoros fueron los menos sensibles al daño en el hábitat e incluso mostraron relativamente mayores abundancias y ocupación donde se presentó mayor disturbio.

4.1 Introducción

Cada vez resulta más necesaria la evaluación precisa de la distribución, abundancia poblacional y riqueza de las especies para llevar a cabo estrategias de conservación y prácticas de manejo efectivas. También es importante evaluar si el estado de conservación de las especies es favorable y si las condiciones del hábitat pueden soportar poblaciones saludables (Roberts 2011). Numerosos y diversos métodos de muestreo son actualmente practicados, cada uno de los cuales presenta ventajas y desventajas, particularmente en

términos de la detectabilidad, costos de muestreo, financiamiento y capacidad técnica del personal humano (Barea-Azcón et al. 2007, Roberts 2011).

El uso de cámaras trampa, como método no invasivo, ha cobrado gran relevancia y a la fecha se ha desarrollado, tanto la tecnología misma de los equipos como los métodos, diseños de muestreo y herramientas analíticas, de tal manera que actualmente se ha generado gran cantidad de información publicada (O'Brien 2008). Este método tiene la ventaja de obtener registros de individuos sin la necesidad de capturarlos y evitar el sesgo debido a los diferentes observadores (Harmsen 2006). Además, las cámaras pueden estar activas durante las 24 horas del día y por periodos de tiempo desde semanas a meses con mínima presencia humana, con lo cual se pueden obtener registros de especies raras, crípticas o elusivas, lo cual es difícil de obtener con otros métodos de muestreo (Silver et al. 2004). Las cámaras trampa han sido de gran utilidad para registrar especies (presencia- ausencia) y para obtener estimaciones de la abundancia y densidad en localidades de interés. Para las estimaciones de abundancia relativa (o densidad) es necesario cumplir con dos supuestos: que la población sea cerrada, es decir que no haya nacimientos, muertes, migración e inmigración durante el periodo de muestreo; y el segundo, que supone que todos los individuos dentro del área de muestreo poseen una probabilidad mayor a cero de ser capturados (Karanth y Nichols 1998). Bajo este esquema, el presente capítulo analizó los cambios de abundancia relativa de fauna (expresado en foto-capturas) en sitios con diferente grado de daño por el Huracán Dean. Además se realizó un análisis con un enfoque de ocupación de hábitat y detectabilidad de las especies por sitio de muestreo. De esta forma se realizaron comparaciones entre los sitios en relación al daño y su posible efecto en la abundancia relativa y detección-no detección (presencia-ausencia) de las especies o grupos funcionales. Se espera que este método de muestreo corrobore y complemente los resultados de los otros métodos de muestreo y que identifique la respuesta de las especies y los grupos funcionales en función del daño en el hábitat.

4.2 Objetivos

- Obtener estimaciones de la abundancia relativa de nueve especies de vertebrados medianos y mayores y sus depredadores mediante el uso de cámaras trampa en un gradiente de daño.
- Identificar diferencias en la abundancia relativa y ocupación de hábitat para estas especies en sitios con alto y bajo daño.

4.3 Métodos

4.3.1 Área de estudio y diseño espacial.- Se eligieron cuatro sitios en el gradiente de alto y bajo daño del huracán. En cada sitio se evaluaron las características de la vegetación y el daño provocado por el Huracán Dean (ver Capítulo I). De esta forma se designaron dos sitios con alto daño (X-hazil-palmas y Pemex) y dos sitios con bajo daño (Polvora 2 y FCP 2). Todos los sitios fueron ubicados en la selva mediana subperennifolia y orientados de sur a norte, perpendiculares a la trayectoria del huracán y paralelos a la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an (Figura 9).

Cada sitio estuvo formado por tres transectos lineales de 3 km de longitud, donde se colocaron en promedio 18 cámaras trampa, las cuales fueron separadas a distancias promedio de 500 m entre cada una y permanecieron en promedio 32 días en cada sitio (Cuadro 9). Cada cámara fue considerada como una estación de observación y cada sitio correspondió a una sesión de muestreo (Wallace et al. 2003, Heilbrun et al. 2006). En total se tuvieron cuatro sesiones de muestreo (cuatro sitios) durante los meses de Marzo hasta Julio de 2009 (19 a 23 meses post-huracán Dean), lo cual correspondió con la estación seca del año. En cada sesión de muestreo se obtuvo el esfuerzo de muestreo expresado en noches trampa (NT), lo cual se calcula al multiplicar el número de estaciones por los días de sesión de trampeo, restando las noches inactivas de las cámaras-trampa (Kelly y Holub 2008).

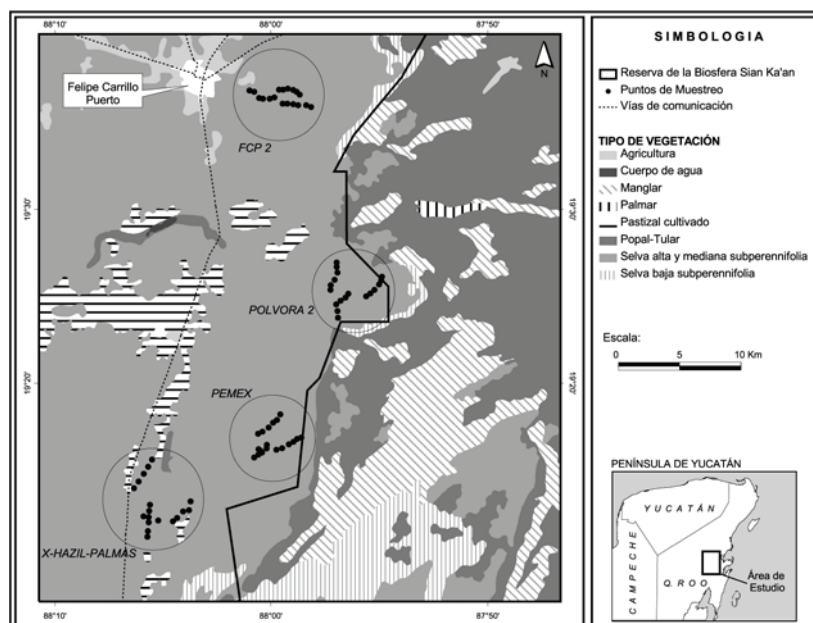


Figura 9. Ubicación de los sitios de muestreo (círculos) con cámaras trampa, cada punto representa una estación de muestreo. Nota: los sitios corresponden con los sitios 6 (X-Hazil-Palmas), 9 (Pemex), 16 (Polvora 2) y 18 (FCP 2) de la Figura 1.

Cuadro 9. Esfuerzo de muestreo y características generales de los sitios. D. H. D = Distancia de los sitios al ojo del huracán Dean; % A. D. = porcentaje de árboles dañados en cada sitio; D. E. = Distancia entre las estaciones en metros; DS = desviación estándar; IAR total = Índice de abundancia relativa de individuos foto-capturados (# de individuos/NT*100 de todas las especies foto-capturadas); Eventos totales = Eventos totales foto-capturados (# de eventos/NT*100 de todas las especies detectadas).

Sitios	D. H. D. (km)	% A. D.	Sesión de trampeo	Estaciones (días)	D. E. (DS)	Noches- trampa	IAR total	Eventos totales
X-Hazil-Palmas	54	49	26/02/09- 28/03/09	18 (30)	621 (124)	467	8.78	9.42
Pemex	62	21	29/03/09- 02/05/09	19 (35)	439 (128)	573	7.33	7.85
Polvora2	75	13	03/06/09- 05/07/09	18 (33)	466 (89)	559	10.55	10.73
FCP2	90	0.5	06/07/09- 06/08/09	18 (32)	450 (111)	552	10.87	12.50
Total				73 (130)		2151		

Las cámaras-trampa se colocaron sobre los transectos donde, además de respetar las distancias mínimas entre cámaras, se maximizara la probabilidad de captura, haciendo coincidir la

colocación con pasaderos de fauna, rastros, árboles frutales y caminos o senderos (Karanth y Nichols 1998). Para los registros de detección- no detección, se consideraron como un solo evento los registros fotográficos de una sola especie en un lapso de 24 horas en la misma estación. Para las estimaciones de abundancia relativa, se contabilizaron cuidadosamente los registros fotográficos de individuos que fueran claramente independientes para evitar el doble conteo, es decir que existiera la certeza que son individuos diferentes de la misma especie, para lo cual se consideró el sexo, edad, marcas individuales, así como lugar de la cámara, horario de foto-captura y demás información que ayudara a descartar la posibilidad de registrar al mismo animal (Kelly y Holub 2008).

Se emplearon varios modelos de cámaras trampa con sensor térmico: digitales (Moultrie 160, Reconyx Silent Image y Reconyx Rapid Fire) y análogas de rollo 35 mm (Leaf River Trail Scan C1). Las cámaras trampa se colocaron en la base de los árboles, a 20-30 cm del suelo y se revisaron periódicamente para verificar su funcionamiento, cambio de pilas, rollo y estado de la memoria.

4.3.2 Análisis de datos.- Se obtuvo el índice de abundancia relativa de foto-capturas (IAR) por sesión de muestreo (sitios) para las especies individualmente, y por grupos tróficos funcionales para los herbívoros (cereque, tepezcuintle, temazate y venado cola blanca), omnívoros (hocofaisán, pavo de monte, coatí, pecarí de collar y armadillo) y carnívoros (tigrillo, ocelote, puma y jaguar). El IAR (# ind/NT) se calculó dividiendo el número de individuos foto-capturados independientes para cada especie entre el número de noches totales correspondientes a cada sitio y multiplicadas por 100 noches trampa (Kelly y Holub 2008). Se realizaron pruebas de Mann-Whitney (para datos no paramétricos) y pruebas t de Student (cuando se encontró homogeneidad de varianzas), para comparar las abundancias en sitios con alto daño y bajo daño (Zar 1996). Las pruebas se realizaron por especie, sin

embargo, debido a que existen pocos datos fue necesario juntar en grupos tróficos (herbívoros, omnívoros y carnívoros) para su análisis.

Por otra parte, con los registros de detección-no detección en cada sitio (denominados aquí como eventos fotográficos de grupos funcionales), se obtuvo el porcentaje de ocupación de hábitat (ψ), como la probabilidad de que una especie este presente en el sitio; así como la probabilidad de detección o detectabilidad (p), como la probabilidad de que una especie pueda ser detectada en el sitio (Mackenzie et al. 2002). Las estimaciones de estos dos parámetros se realizaron por grupo funcional mediante el uso del programa PRESENCE versión 3.1 (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>). En PRESENCE se uso una sola temporada, una especie o grupo funcional (*single-season* y *single-species*) y la parametrización personalizada de ocupación (*custom*), para estimar el efecto del daño del Huracán Dean (Alto y Bajo) en la ocupación y probabilidad de detección (Mackenzie et al. 2002, Mackenzie et al. 2011, Hansen et al. 2011). Los modelos generados, se basaron en considerar el efecto del daño del huracán en la ocupación del hábitat y en la detectabilidad. De los cuatro modelos resultantes se comparó y eligió el de menor valor de AIC para muestras pequeñas como el de mejor ajuste (Criterio de Información de Akaike; Burnham y Anderson 2002, Beck et al. 2011). Los modelos generados consideran la opción de mantener constante la ocupación y la detectabilidad simbolizado como “(.)” y consideran la influencia del daño en el hábitat con la expresión “(daño)”, en sitios con alto y bajo daño, tanto para la ocupación como para la probabilidad de detección (e.g., “ $\psi(\cdot)$, $p(\cdot)$ ”; “ $\psi(\text{daño})$, $p(\text{daño})$ ”; Mackenzie et al. 2002, Royle y Nichols 2003, Lynam et al. 2007). Considerando una baja detectabilidad como $p < 0.15$ (Mackenzie et al. 2002), y debido a que las probabilidades de detección fueron demasiado bajas $p < 0.1$, se agrupó el total días de muestreo a cada cinco días, de acuerdo con Lynam et al. (2007).

4.4 Resultados

4.4.1 *Respuesta de la abundancia relativa de foto-capturas (IAR) al daño en el hábitat.*- Se obtuvo un total de 207 eventos fotográficos correspondientes a 23 especies de vertebrados en 2151 noches trampa, de los cuales se contabilizaron 192 individuos o foto-registros independientes (Anexos 2 y 3). Del grupo de vertebrados registrados en las cámaras trampa sólo se manejaron 13 especies focales para el presente estudio, mismas que se agruparon en herbívoros (20%), omnívoros (62%) y carnívoros (18%) para el análisis (Cuadro 10).

Cuadro 10. Índice de abundancia relativa (IAR) de foto-capturas en sitios con alto y bajo daño del Huracán Dean. N = número de individuos foto-capturados; Eventos = Eventos totales foto-capturados; %IAR = porcentaje de cambio del IAR con respecto a los sitios de bajo daño. *Especies y sitios donde se detectaron grupos: pavo ocelado 2 parejas; coatí 2 grupos de 3 y 8 individuos; pecarí de collar 1 grupo de 4 individuos (alto daño) y cuatro grupos de 4, 2, 3 y 2 individuos en bajo daño.

Especie	Alto Daño		Bajo daño		N total	Eventos	%IAR
	N	IAR	N	IAR			
Cereque	0	0.00 (0)	5	0.89 (0.45)	5	8	-100
Tepezcuintle	2	0.39 (0.02)	7	1.27 (0.4)	9	16	-69
Temazate	4	0.78 (0.04)	5	0.90 (0.27)	9	11	-14
Venado cola blanca	2	0.35 (0.21)	5	0.90 (0.09)	7	7	-61
Hocofaisán	10	1.98 (0.21)	10	1.81 (0.57)	20	24	10
Pavo ocelado	4 *	0.82 (0.24)	3	0.54 (0.31)	7	6	50
Coatí	9	1.69 (0.16)	22 *	3.97 (0.26)	31	24	-57
Pecarí de collar	10 *	1.90 (0.07)	16 *	2.86 (0.8)	26	14	-34
Armadillo	4	0.74 (0.16)	6	1.08 (0.16)	10	18	-32
Ocelote	6	1.25 (0.4)	3	0.54 (0.1)	9	11	131
Puma	6	1.25 (0.4)	2	0.36 (0.22)	8	14	244
Tigrillo	3	0.60 (0.14)	3	0.54 (0.1)	6	6	11
Jaguar	2	0.35 (0.21)	2	0.36 (0.0014)	4	4	-3
Herbívoros	8	1.51 (0.09)	22	3.96 (0.09)	30	42	-62
Omnívoros	37	7.13 (0.02)	57	10.26 (0.03)	94	86	-31
Carnívoros	17	3.44 (0.46)	10	1.80 (0.14)	27	35	91
Total	62	13	89	15	151	149	-9

Aunque pudieron observarse mayores abundancias relativas para 8 de las 13 especies en los sitios de bajo daño (e.g., cereque, tepezcuintle, temazate, venado cola blanca, coatí, pecarí de collar, armadillo y jaguar), no se obtuvieron diferencias estadísticas a nivel individual; sin embargo, al analizar por grupos funcionales, tanto los herbívoros como los omnívoros, presentaron significativamente mayor IAR en los sitios de bajo daño ($t = -5.46$; $P = 0.032$ y $t = -10.93$; $P = 0.0083$; respectivamente, Cuadro 10). Con respecto a la relación entre el IAR con el grado de daño en los sitios, solamente el coatí y los herbívoros mostraron significativamente mayores abundancias en función del menor daño en el hábitat (Figura 10).

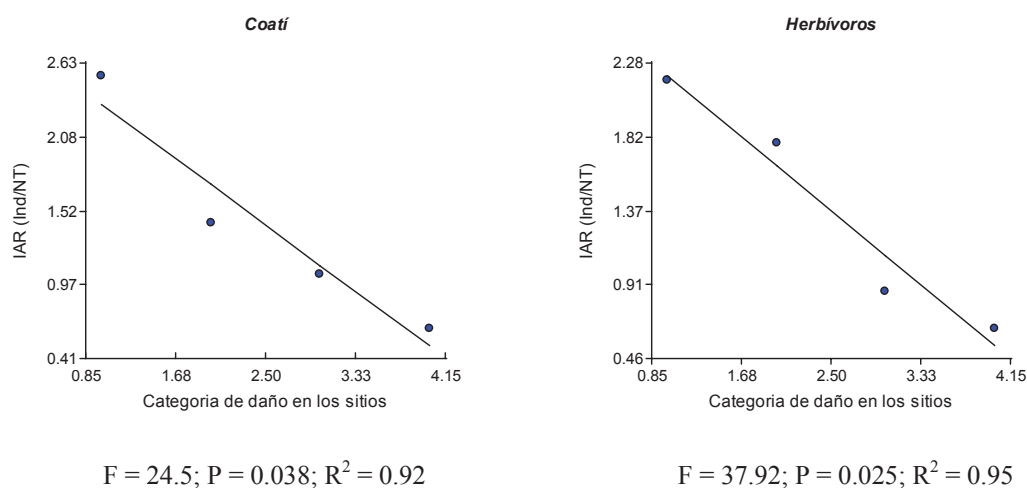


Figura 10. Relación lineal entre el IAR (Ind/NT) con el daño en el hábitat para el coatí y el grupo de los herbívoros.

4.4.2 Ocupación de hábitat y probabilidad de detección.- La ocupación de hábitat o parche permite conocer en que proporción o porcentaje se encuentra representada una especie mediante su presencia o ausencia en el sitio. La detección es la probabilidad de encuentro de una determinada especie en el hábitat. En el cuadro 11 se observa el comportamiento de estos dos parámetros (ψ , p) y los cuatro modelos generados en PRESENCE para las especies agrupadas por afinidad trófica, asimismo se observa el modelo con mejor ajuste representado con el menor valor de AIC y su peso relativo (AICw) con respecto a los otros modelos. En general, los tres mejores modelos para los tres grupos (herbívoros, omnívoros y carnívoros)

poseen un peso cercano al 50 % con respecto a los demás, por lo cual se asume que tienen un buen soporte. El *Naive estimate* indica la proporción (%) conservadora de cámaras del total instaladas donde fueron fotografiados los individuos (en este caso grupos funcionales). Para todos los casos, los valores de las mejores estimaciones de ocupación son mayores que el *Naive estimate*, lo cual indica que donde no hubo detecciones existe la posibilidad de que pueda estar ocupado por la especie o grupo funcional.

Cuadro 11. Cambios en los porcentajes de ocupación (ψ) y probabilidad de detección (p) de los grupos funcionales en sitios con alto y bajo daño de acuerdo con los cuatro modelos generados en PRESENCE. AIC = criterio de información de Akaike; AICw = peso relativo del AIC dentro de los cuatro modelos para cada caso. Cuando ψ o p son constantes (.) el valor no está asignado al alto o bajo daño en la tabla.

Modelo por grupos	% Ocupación (ψ)		Detectabilidad (p)		AIC	AICw
	Alto	Bajo	Alto	Bajo		
Herbívoros (<i>Naive estimate</i> = 8)						
$\psi(.), p(.)$	14		0.15		29.74	0.53
$\psi(.), p(\text{daño})$	14		0.16	0.5	31.74	0.19
$\psi(\text{daño}), p(.)$	14	50	0.16		31.74	0.19
$\psi(\text{daño}), p(\text{daño})$	14	50	0.16	0.5	33.74	0.07
Promedio	14	50	0.157	0.5		
Omnívoros (<i>Naive estimate</i> = 57)						
$\psi(.), p(\text{daño})$	85		0.18	0.5	142.61	0.47
$\psi(\text{daño}), p(\text{daño})$	70	100	0.21	0.5	143.1	0.37
$\psi(\text{daño}), p(.)$	61	100	0.29		145.98	0.08
$\psi(.), p(.)$	69		0.28		146.53	0.06
Promedio	71	100	0.24	0.5		
Carnívoros (<i>Naive estimate</i> = 43)						
$\psi(.), p(.)$	66		0.18		94.82	0.53
$\psi(.), p(\text{daño})$	66		0.18	0.5	96.82	0.19
$\psi(\text{daño}), p(.)$	66	55	0.18		96.82	0.19
$\psi(\text{daño}), p(\text{daño})$	66	50	0.18	0.5	98.82	0.07
Promedio	66	52	0.18	0.5		

De acuerdo con el promedio de los modelos generados, tanto para herbívoros como para omnívoros se encontró menor porcentaje de ocupación de hábitat en los sitios con alto daño del huracán (72 y 29 % menos, respectivamente) con respecto a los sitios de bajo daño; por el contrario, los carnívoros mostraron mayor porcentaje ocupación promedio (27 % más) en sitios con alto daño. En cuanto a la detectabilidad tanto para los herbívoros, omnívoros y carnívoros fue relativamente menor en los sitios con alto daño en comparación con los de bajo daño (69, 52 y 64 %, respectivamente).

En cuanto a la comparación de la ocupación de hábitat entre los grupos (visto verticalmente en el cuadro 11), se observan considerablemente menores valores para los herbívoros en los sitios con alto daño que el resto de los grupos (omnívoros y carnívoros), estas proporciones son menos pronunciadas en los sitios con bajo daño donde pueden considerarse condiciones normales (sin o con poco efecto del disturbio). La detectabilidad presenta este mismo comportamiento entre los grupos, donde los herbívoros, omnívoros y carnívoros presentaron menores valores de detección en los sitios con mayor daño, mientras que en los sitios con menor daño permanece constante (Cuadro 11).

4.5 Discusión y conclusión

Aunque pudo observarse consistentemente menor IAR para algunas especies en condiciones de alto daño del huracán, la falta de significancia estadística puede explicarse por la escasez de datos por especie, lo cual pudo resolverse al formar grupos tróficos, mismos que no solo mantuvieron las tendencias sino que confirmaron la influencia del daño positiva o negativamente sobre las especies. En conclusión, el grupo de los herbívoros mostró mayor sensibilidad al daño por el huracán, inclusive, presentaron los porcentajes más bajos de ocupación de hábitat en relación a los sitios de mayor daño; lo cual se observó también bajo la

perspectiva temporal antes-después del huracán y espacialmente en el gradiente de daño con datos de rastros de las especies (Capítulo II y III).

Destaca el grupo de los omnívoros, cuya respuesta muestra un efecto negativo ante el disturbio, observado tanto en el IAR como en la ocupación de hábitat y detectabilidad; lo cual resulta congruente con la recuperación temporal de las abundancias observadas en las sesiones de muestreo por rastros (Figura 8, Capítulo III), en este sentido, prácticamente todas las especies parten de un efecto negativo al inicio del disturbio y muestran una paulatina recuperación con el tiempo; en el caso del muestreo con cámaras trampa, los registros fotográficos corresponden con la primera y segunda sesión de muestreo de rastros y es posible que se haya detectado el momento en el cual las abundancias de los sitios de alto daño son aun menores que en los sitios de bajo daño (Cuadro 10). En cuanto al coatí, fue la única especie que mostró significativamente un efecto negativo en su abundancia en relación al mayor daño en los sitios de muestreo (Figura 10). Al igual que lo reportado en el Capítulo II y III (pag. 51 y 63, respectivamente), es posible que exista influencia de procesos de fusión y fisión de grupos, que dan como resultado mayor número de individuos por evento fotográfico en los sitios con bajo daño, donde se obtuvo mayor registro de grupos (2 grupos de 3 y 8 individuos), mientras que en los sitios con alto daño solo se detectaron individuos. Lo mismo sucedió con el pavo ocelado y el pecarí de collar, de los cuales se registraron más grupos en los sitios de bajo daño (Cuadro 10). Esta respuesta de fisión de grupos ha sido detectada en otros estudios con monos y flamingos (Schmitz y Baldassarre 1992, Pavelka et al. 2003) y se sustenta en una estrategia de forrajeo disperso y activo, en búsqueda de recursos alimenticios relativamente escasos en condiciones de disturbio (Krebs e Inman 1992).

Al parecer los carnívoros fueron los menos sensibles al daño en el hábitat ya que no presentaron diferencias significativas en sus abundancias relativas (IAR), a pesar de que se observan mayores valores en la abundancia y ocupación de hábitat en los sitios con alto daño.

Esto probablemente se debe a la reducida especificidad de hábitat y diversidad de alimento disponible (especies presa). Su carácter de especies generalistas y oportunistas pudo amortiguar el estrés general en el hábitat, al ser consumidores terciarios que no dependen estrictamente de la productividad primaria del hábitat (De la Rosa y Nocke 2000, Garla y Setz 2001). En suma, todas las especies herbívoras y omnívoras analizadas resultan ser presas potenciales para los carnívoros, y en el actual estado de disturbio, los carnívoros pueden redireccionar sus preferencias hacia las especies menos preferidas y disponibles. Esta puede ser la explicación por la cual los cambios en las ocupaciones y abundancias relativas de los carnívoros no se ven relacionados contundentemente con las condiciones de daño (Hernández-Díaz et al; artículo en revisión). Es posible que en una escala temporal, con muestreos antes y después del huracán, puedan observarse los cambios en su dieta y comportamiento, lo cual no fue analizado bajo el enfoque del presente diseño metodológico.

De acuerdo con Anderson (2001), los índices de abundancia relativa pueden ser el reflejo de diversos factores e inclusive de varios errores relacionados con el observador, el ambiente y la especie, los cuales pueden afectar su estimación. Otros autores, mencionan que los índices siguen siendo una de las mejores herramientas de estimación de abundancia relativa en condiciones que impiden tener mediciones absolutas de los parámetros poblacionales, como sucede en las selvas tropicales (Wilson y Delahay 2001, Engeman 2003, Engeman 2005, Krebs 2006). El enfoque de ocupación de hábitat y la estimación de la detectabilidad, proporcionaron información adicional y confieren mayor certeza a las estimaciones de abundancia relativa de foto-capturas. Existe congruencia en el sentido de que se identificó la influencia de la variable de daño en el hábitat y su efecto sobre las especies analizadas y grupos funcionales. Los cambios identificados en la ocupación de hábitat y en la detectabilidad de las especies obedecen en gran medida al efecto del huracán (Cuadro 11). A su vez, la respuesta de las especies o grupos funcionales son derivados de sus atributos

ecológicos específicos, de tal forma que tanto la dieta como la especificidad de hábitat explican el sentido (positivo o negativo) y la magnitud de respuesta ante el disturbio, lo cual fue evidente también con el método de huellas y rastros (Capítulo II y III).

Los valores de la probabilidad de detección en todos los modelos mostraron por un lado, la respuesta al disturbio cuando fueron consistentemente más bajos en los sitios de mayor daño del huracán. Por otro lado, los bajos valores de detección en general son un buen indicador de la necesidad de realizar modificaciones al diseño de muestreo e incrementar tanto el equipo (cámaras trampa) como el esfuerzo temporal y espacial en cada sitio para asegurar una mejor detectabilidad y por lo tanto una mejor estimación de ocupación de hábitat por especie y grupos (Bailey et al. 2004, O'Connell et al. 2006). La comparación de estos resultados con otros métodos de muestreo resaltan la importancia de distinguir entre una pobre detección del diseño del método, de una verdadera ausencia o baja abundancia de la especie o grupo funcional (MacKenzie et al. 2002, O'Connell et al. 2006), en el caso del muestreo con cámaras trampa, resulta ser una mezcla de estos factores, pero sin duda existe una fuerte influencia del disturbio sobre las abundancias.

Conclusiones generales y consideraciones para la conservación

El grado de daño provocado por el Huracán Dean en el hábitat fue la variable que mantuvo una fuerte influencia negativa en la abundancia de herbívoros (particularmente frugívoros y ramoneadores). Las especies con algún grado de omnivoría no mantuvieron una relación clara con el daño al hábitat, incluso se observa cierta ventaja relativa de las condiciones de estrés.

Tanto en la perspectiva temporal del huracán (antes-después) como en el gradiente espacial de daño (alto-bajo) se observa un efecto negativo en algunas especies, precisamente las que tienen mayor dependencia del hábitat y recursos como flores, frutos y follaje, afectados por el agente de disturbio. Bajo ambas perspectivas de análisis el cereque, tepezcuintle, temazate y venado cola blanca resultaron fuertemente afectadas. Por otra parte las especies con mayor grado de omnivoría, carnivoría y generalistas no presentaron afectación aparente e inclusive mostraron resistencia. Entre estas especies, el carácter oportunista les proveyó una ventaja relativa en las condiciones impuestas por el huracán. Así, el pavo de monte, coatí, pecarí de collar, armadillo y los carnívoros mostraron ser más resistentes al disturbio que el resto de las especies. El hocofaisán fue una especie poco abundante en circunstancias de disturbio; sin embargo, también presentó bajas abundancias antes del disturbio y en sitios con menor daño al hábitat, además no presentó ninguna tendencia de recuperación post-huracán, lo cual hace a esta especie sumamente sensible y posiblemente amenazada por otros factores como la cacería, fragmentación y pérdida de hábitat.

Los actuales resultados no solo son evidencia de la respuesta de las especies a disturbios naturales sino que también muestran los procesos de recuperación de las especies y por ende características intrínsecas de sus rasgos de vida. De esta manera se expresan procesos de resistencia o sensibilidad a disturbios así como de resiliencia. Esta información junto con evaluaciones de abundancia de las especies, puede ser incorporada en las políticas de

conservación, así como en las propuestas de manejo y aprovechamiento sustentable. En resumen, destacan algunas especies que pueden ser altamente sensibles a disturbios o procesos que afecten tanto la fuente de alimentos como su hábitat; en el presente estudio, están las especies que poseen características frugívoras, ramoneadoras y especialistas de hábitat entre las más afectadas, y las especies con hábitos omnívoros, carnívoros, generalistas de hábitat y comportamiento oportunista las que pueden sobrellevar de mejor manera el estrés post-disturbio. Aunque aquí se presentan las respuestas inmediatas de las especies ante un disturbio de gran magnitud e intensidad, la información es relevante para comprender e interpretar los efectos de otros procesos como la pérdida de hábitat, fragmentación y sobre explotación que afectan constantemente las poblaciones de fauna. Además permite poner en evidencia aspectos biológicos y ecológicos de las especies que pueden ser considerados en los planes de manejo y conservación regional y, en un contexto de cambio climático global, pueden ser herramientas para analizar posibles escenarios en condiciones de ampliación o reducción de ecosistemas derivados de cambios en los niveles de precipitación pluvial o en la mayor incidencia y frecuencia de disturbio naturales.

Agradecimientos

Agradezco a la gente y autoridades de los ejidos Petcacab, Andrés Quintana Roo, Kopchen, Dzula, X-Hazil, X-Conha, Felipe Carrillo Puerto e X-Maben (Señor) por su participación y la autorización de las actividades de investigación en sus respectivas comunidades. A las autoridades de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an por la autorización para el monitoreo en sitios dentro de la reserva. A mi tutor Gerald Islebe por su confianza y por su gran apoyo académico y en la propuesta de tesis. A Sophie Calme por todo su apoyo en innumerables partes del proyecto. A Héctor Hernández y Salvador Mandujano por las ideas y recomendaciones al proyecto y manuscrito. A Rafael Reyna y David González por aceptar ser parte de mi jurado, sus recomendaciones y revisión del manuscrito. A Nuria "Fundación Torrescano" por su invaluable apoyo durante la fase más delicada de mi proceso, la culminación. Un agradecimiento especial a Alejandro Tuz y Margarito, quienes fueron dos importantes estrategias para todo el trabajo de campo y el monitoreo de los muestreos, sin su ayuda y la de su familia, el esfuerzo de este trabajo se hubiera multiplicado. A Doña Mila y Carmen e hijos quienes me recibieron en sus hogares e hicieron más agradable el fuerte trabajo de campo. A las personas que estuvieron apoyando en las diferentes etapas del proyecto. A Rigoberto Váldez y Ángela Chan por recibirnos en su casa. A Don Elieser Sierra y Eulogio Cahuich por permitirnos usar sus ranchos para acceder a los sitios de Petcacab. A Malú por el apoyo en la captura de datos, y en el muestreo y la colocación de cámaras trampa, con lo cual elaboró su tesis de maestría. A Holger Weissenberger, por todo su apoyo en la elaboración de diversos mapas. A Virginie Calmé por recibir y enviarme el equipo donado por IDEA WILD. A mi prima Claudia García y Armando Guijosa por su apoyo para conseguir las cámaras trampa. A Gabriela y José de la biblioteca de ECOSUR por su apoyo documental. A Julio Moure por su apoyo para el financiamiento PNUD-COMPACT a través de SEYBA. A los fondos económicos, sin los cuales el presente proyecto no hubiera sido posible: CONABIO-SPFEQROO, CONACYT, CONAFOR-PROCYMAF II, GEF COMPACT-Sian Ka'an, IDEA WILD, ECOSUR y COQCYT, junto con la beca de doctorado CONACYT-103627.

Dedico esta tesis a mi madre Ma. De Jesús, a mi padre Eulogio, hermanos y a Nuria, quienes han estado conmigo y me dieron sustento material y emocional para ser quien soy y terminar mis metas.

Al Pueblo de México quien anónima y generosamente sustenta nuestros estudios.

Literatura citada

- ALLISON, S. D., Y J. B. H. MARTINY. 2008. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 11512–11519.
- ANDERSON, D. R. 2001. The need to get the basics right in wildlife field studies. *Wildlife Soc. B.* 29:1294-1297.
- ANTA, F. S., Y P. PÉREZ. 2006. Atlas de experiencias comunitarias en manejo sostenible de los recursos naturales de Quintana Roo. SEMARNAT. México. D. F.
- AMOR, C. D., I. BURGUÉS, L. C. FLECK, C. MANTEROLA Y J. REID. 2007. Análisis ambiental y económico de proyectos carreteros en la Selva Maya, un estudio a escala regional. Conservation Strategy Fund/Conservación estratégica/Serie Técnica/ No 9. Acceso en línea Enero 2011.
http://conservation-strategy.org/files/AE_carreteras_mex_gua.pdf
- ARANDA, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. CONABIO-Instituto de Ecología, A. C. México.
- ARRIAGA, L., J. M. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ Y E. LOA. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. CONABIO. México. Acceso en línea Junio 2010.
<http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/terrestres.html>
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. Y S. MANDUJANO. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*. 27, 1079–1096.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. Y S. MANDUJANO, J. BENÍTEZ-MALVIDO Y C. CUENDE-FANTON. 2007. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. *Biotropica*. 39: 760-766.
- BAILEY, L. L., T. R. SIMONS, AND K. H. POLLOCK. 2004. Estimating site occupancy and detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14:692-702.
- BAREA-AZCÓN, J. M., E. VIRGÓS, E. BALLESTEROS-DUPERÓN, M. MOLEÓN, Y M. CHIROSA. 2007. Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity and Conservation* 16: 1213–1230.
- BECK, J. L., R. C. SKORKOWSKY Y G. D. HAYWARD. 2011. Estimating occupancy to monitor northern goshawk in the Central Rocky Mountains. *Journal of Wildlife Management*. 75(3):513-524.
- BERTSCH, C., Y G. R. BARRETO. 2008. Diet of the yellow-knobbed curassow in the central Venezuelan llanos. *Wilson J. Ornith.* 120:767-777.
- BODMER, R. E. 1989a. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forests. *Oecologia* 81: 547–50.

- BODMER, R. E. 1989b. Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. *Journal of Zoology* 219:457–467.
- BONNELL, T. R., R. REYNA-HURTADO, C. A. CHAPMAN. 2011. Post-logging recovery time is longer than expected in an East African tropical forest. *Forest Ecol. Manag.* 261: 855–864.
- BROWN, J. S. 1996. Coevolution and community organization in three habitats. *Oikos* 75: 193-206.
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON, Y J. L. LAAKE. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monogr.* 72: 1-202.
- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodal inference: a practical information-theoretic approach. Second Edition. Springer, Nueva York, EUA. Pp. 353
- CARPENTER, S. R., C. E. KRAFT, R. WRIGHT, X. HE, P. A. SORANNO, Y J. R. HODGSON. 1992. Resilience and resistance of a lake phosphorus cycle before and after food web manipulation. *Am. Nat.* 140: 781-798.
- CARRILLO, E., G. WONG, Y A. D. CUARÓN. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conserv. Biol.* 14: 1580-1591.
- CAUGHLEY, G. Y A. SINCLAIR. 1994. *Wildlife ecology and management*. Blackwell Science. Cambridge. Massachusetts. USA
- CEBALLOS, G., Y A. MIRANDA. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. A field guide to the mammals of the Jalisco coast, Mexico. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. y Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- CEBALLOS, G., C. J. ARROYO-CABRALES, Y R. A. MEDELLÍN. 2002. Mamíferos de México. In G. Ceballos, and J. A. Simonetti (Eds.). *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*, pp. 377-413. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) and Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- CHAPMAN, C. A., L. J. CHAPMAN, R. WANGHAM, K. HUNT, D. GEBBO Y L. GARDNER. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*. 24: 527–531.
- CHAPMAN C. A., R. WRANGHAM, L. J. CHAPMAN. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forest. *Biotropica* 26: 160-171.
- CHIARELLO, A. G. 2000. Density population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic forest. *Conserv. Biol.* 14: 1649-1657.
- COATES-ESTRADA, R., Y A. ESTRADA. 1986. Manual de identificación de los mamíferos de la Estación de Biología “Los Tuxtlas”. UNAM. México.
- CONAFOR. 2011. México forestal. Revista electrónica de la comisión nacional forestal. 79. Acceso en línea February 2011.

<http://www.mexicoforestal.gob.mx/hemeroteca/etapa-2/numero-79#indice>

- CROW, T. R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12: 42-55.
- CUARÓN, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical Region: a modeling approach. *Conserv. Biol.* 14: 1676–1692.
- DAILY, G. C., G. CEBALLOS, J. PACHECO, G. SUZÁN, Y A. SÁNCHEZ-AZOFEIFA. 2003. Countryside biogeography of Neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conserv. Biol.* 17: 1814–1826.
- DE LA ROSA, C. L. Y C. C. NOCKE. 2000. A guide to the carnivores of Central America. 1a. edición. University of Texas Press, Austin, Texas. Pp. 262.
- DEL HOYO, J. 1994. Family Cracidae (Chachalacas, Guans and Curassows). In del Hoyo, J., A. Elliott, and J. Sargatal, (Eds.). *Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl*. pp. 310–363. Lynx Edicions, Barcelona.
- DITTUS, W. P. J. 1985. The influence of leaf-monkeys on their feeding trees in a cyclone-disturbed environment. *Biotropica* 17: 100-106.
- DIXON, D. 1991. Yucatan after the wind: Human and environmental impact of Hurricane Gilbert in the Central and Eastern Yucatan Peninsula. *GeoJournal* 23: 337-345.
- DUBOST, G. Y O. HENRY. 2006. Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. *J. Trop. Ecol.* 22: 641-651.
- DUNN, O. J. 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6: 241-252.
- EISENBERG, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: The northern Neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. Vol. 1. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- EMMONS, L. 1990. *Neotropical rainforest mammals*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- EMANUEL, K. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686–688.
- ENGEMAN, R. M. 2003. More on the need to get the basics right: population indices. *Wildlife Soc. B.* 31:286-287.
- ENGEMAN, R. M. 2005. Indexing principles and a widely applicable paradigm for indexing animal populations. *Wildlife Res.* 32:203–210.
- FAGAN, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am. Nat.* 150: 554–567.
- FLEMING, T. H., R. BREITWISCH, Y G. H. WHITESIDES. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 91-109.

- FORMAN, R. T. T. Y L. E. ALEXANDER. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 207–31.
- FOWLER, J., L. COHEN, Y P. JARVIS. 1998. *Practical statistics for field biology*. John Wiley and Sons. Chichester, UK.
- GALETTI M., A. KEUROGHLIAN, L. HANADA, Y M. INEZ-MORATO. 2001. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *Biotropica*. 33:723–726
- GARLA, R. C., E. Z. F. SETZ Y N. GOBBI. 2001. Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic rain forest of Southeastern Brazil. *Biotropica* 33: 691-696.
- GRAY, M. A., S. L. BALDAUF, P. J. MAYHEW, Y J. K. HILL. 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conserv. Biol.* 21: 133–141.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1–85.
- GU, W., Y R. K. SWIHART. 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biol. Conserv.* 116: 195–203.
- HANSEN, P. C., J. J. MILLSAUGH Y M. A. RUMBLE. 2011. Occupancy modeling of ruffed grouse in the Black Hills National Forest. *Journal of Wildlife Management* 75(1):71-77.
- HARMSSEN, B. 2006. The use of camera traps for estimating abundance and studying the ecology of jaguars (*Panthera onca*). Tesis de Doctorado, University of Southampton. Pp. 275.
- HEILBRUN, R. D., N. J. SILVY, M. J. PETERSON Y M. E. TEWES. 2006. Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras. *Wildlife society bulletin* 34: 69-73.
- HERNÁNDEZ-DÍAZ, M. L. I, RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., CHÁVEZ, C., B. SCHMOOCK Y S. CALMÉ. Uso de hábitat por los carnívoros en una selva impactada por el Huracán Dean (2007). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. (Artículo en revisión).
- HODELL, D., J. CURTIS Y M. BRENNER. 1995. Possible role of climate in the collapse of classic Maya civilization. *Nature* 375: 391– 394.
- HOGAN, B. E. 2008. Structure of a lowland neotropical galliform bird guild. MSc thesis, University of Florida.
- IMBERT, D., Y J. PORTECOP. 2008. Hurricane disturbance and forest resilience: Assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *Forest Ecol. Manag.* 255: 3494–3501.
- ISLEBE, G. A., H. HOOGHIEMSTRA, M. BRENNER, J. CURTIS Y D. HODELL. 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene* 6: 265–271.
- ISLEBE G. A, N. TORRESCANO-VALLE, M. VALDEZ-HERNÁNDEZ, M. TUZ-NOVELO, Y H. WEISSENBERGER. 2009. Efectos del impacto del Huracán Dean en la vegetación del sureste de Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana* 11:1405-7247.

- JERNVALL, J. Y M. FORTELIUS. 2004. Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: site occupancy and taxon resilience. *Am. Nat.* 164: 614-624.
- JORGENSEN, J. P. 1995. Maya subsistence hunters in Quintana Roo, Mexico. *Oryx* 29: 49-57.
- KAMPICHLER, C., S. CALMÉ, H. WEISSENBERGER, Y S. L. ARRIAGA-WEISS. 2010. Indication of a species in an extinction vortex: The ocellated turkey on the Yucatan peninsula, Mexico. *Acta Oecol.* 36: 561-568.
- KARANTH, K. U. Y J. D. NICHOLS. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79: 2852-2862.
- KISSLING, M. L., S. B. LEWIS Y G. PENDLETON. 2010. Factors influencing the detectability of forest owls in southeastern Alaska. *The Condor* 112: 539-548.
- KANOWSKI, J., J. WINTER, Y C. P. CATTERALL. 2008. Impacts of Cyclone Larry on arboreal folivorous marsupials endemic to upland rainforests of the Atherton Tableland, Australia. *Austral Ecol.* 33: 541-548.
- KAWABATA, Z. 2002. Food web dynamics in spatial heterogeneity under multiple disturbances. *Ecol. Res.* 17: 133.
- KELLY, M. J. Y E. L. HOLUB. 2008. Camera trapping of carnivores: Trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeast. Nat.* 15: 249-262.
- KENT, M. Y COKER, P. 1994. *Vegetation description and analysis*. John Wiley and Sons Inc., Chichester.
- KIKIRA, J. M., N. FARWING, Y K. BÖNHING-GAESE. 2008. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded Afrotropical tree. *Conserv. Biol.* 22: 318-328.
- KREBS, J. R., Y A. J. INMAN. 1992. Learning and foraging: Individuals, groups, and populations. *Am. Nat.* 140: S63-S84.
- KREBS, C. J. 2006. Mammals. pp. 351-410 in W. J. Sutherland. Ed. *Ecological census techniques: A handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- KREUZER, M. P., Y N. J. HUNTLY. 2003. Habitat-specific demography: evidence for source-sink population structure in a mammal, the pika. *Oecologia*. 134:343-349
- LABISKY, R. F., K. E. MILLER, Y C. S. HARTLESS. 1999. Effect of hurricane Andrew on survival and movements of white-tailed deer in the Everglades. *J. Wildlife Manage.* 63: 872-879.
- LEOPOLD, A. S. 2000. *Fauna silvestre de México: Aves y mamíferos de caza*. Editorial Pax. México.
- LÓPEZ-PORTILLO, J., M. R. KEYES, A. GONZÁLEZ, E. C. CANO Y O. SÁNCHEZ. 1990. Los incendios de Quintana Roo: catástrofe ecológica o evento periódico? *Ciencia y Desarrollo* 91: 43-57.

- LUGO, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: An international review. *Austral Ecol.* 33: 368–398.
- LYNCH, F. J. 1991. Effects of hurricane Gilbert on a dry tropical forest in the Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23: 488-496.
- LYNAM, A. J., R. LAIDLAW, W. S. W. NOORDIN, S. ELAGUPILLAY, E. L. BENNETT. 2007. Assessing the conservation status of the tiger *Panthera tigris* at priority sites in Peninsular Malaysia. *Oryx* 41:454-462.
- LYRA-JORGE, M. C., G. CIOCHETI, V. R. PIVELLO Y S. T. MEIRELLES. 2008. Comparing methods for sampling large- and medium-sized mammals: camera traps and track plots. *Eur. J. Wildl. Res.* 54: 739–744.
- MACKENZIE, D. L., J. D. NICHOLS, G. B. LACHMAN, S. DROEGE, A. J. ROYLE, Y C. A. LANGTIMM, 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83:2248-2255.
- MACKENZIE, D. I., L. L. BAILEY, Y J. D. NICHOLS. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* 73:546–555
- MACKENZIE, D. I. 2005. What are the issues with ‘presence/absence’ data for wildlife managers? *Journal of Wildlife Management* 69:849–860.
- MACKENZIE, R. J., C. P. PAUKERT, B. K. SANDERCOCK, Y P. S. GIPSON. 2011. Factors affecting detectability of river otters during sign surveys. *J. Wildl. Manage.* 75:144-150.
- MCPEEK, M. A. 1996. Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. *Am. Nat.* 148: 124-138.
- MCKINNEY, M. L. Y J. L., LOCKWOOD. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14: 450–453.
- MAGURRAN A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, N. J. EEUU. 179 pp.
- MANDUJANO, S., Y L. E. MARTÍNEZ-ROMERO. 2002. *Pecari tajacu sonorensis* (Mearns 1897). Pecarí de collar. In Noguera, A. F., R. J. Vega, A. A. García, and A. M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 411-413. Instituto de Biología, UNAM. México.
- MANOR, R. Y D. SALTZ. 2008. Conservation implications of competition between generalist and specialist rodents in Mediterranean afforested landscape. *Biodivers. Conserv.* 17: 2513–2523.
- MANOBAVAN, M., N. S. LUCAS, D. S. BOYD, Y N. PETFORD. 2003. The sensitivity and response of terrestrial South American vegetation to interannual climatic variability induced by the ENSO. *J. Environ. Info.* 2: 1-10.

- MARTÍNEZ-MORALES, M. A. 1999. Conservation status and habitat preferences of the Cozumel curassow. *The Condor* 101: 14-20.
- MATYAS, C. J., L. FERNANDEZ-SALVADOR, Y S. CALMÉ. 2007. Tree damage in Quintana Roo, Mexico caused by hurricane Dean (2007). 28th Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology. University of Florida, Gainesville, Florida. Acceso en línea May 2009.
- http://ams.confex.com/ams/28Hurricanes/techprogram/paper_137940.htm
- MILLER, F., F. THOMALLA, T. DOWNING Y M. CHADWICK. 2006. Resilient ecosystems, healthy communities: Human health and sustainable ecosystems after the December 2004 tsunami. *Oceanography* 19: 50-51.
- MIRANDA, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In: E. Beltran, (Ed.). Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. Tomo II: pp. 215-271. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables México. México.
- MURIE, O. J., Y M. ELBROCH. 2005. A field guide of animal tracks. Peterson field guide series. Nueva York. E. U. A. 391 p.
- NIEMBRO, R. A., M. VÁZQUEZ-TORRES, Y O. SÁNCHEZ-SÁNCHEZ. 2010. Árboles de Veracruz. 100 especies para la reforestación estratégica. Gobierno del Estado de Veracruz-CEVCBINCRM-Universidad Veracruzana. 253 p.
- O'BRIEN, T. G. 2008. On the use of automated cameras to estimate species richness for large- and medium-sized rainforest mammals. *Animal Conservation* 11: 179–181.
- O'BRIEN, T. G. 2011. Capítulo 6. Abundance, Density and Relative Abundance: A Conceptual Framework. In: A. F. O'Connell, J. D. Nichols, and K. U. Karanth, (eds.). *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. First edition. Springer, New York, New York, USA.
- O'CONNELL, A. F., N. W. TALANCY, L. L. BAILEY, J. R. SAUER, R. COOK, Y A. T. GILBERT. 2006. Estimating site occupancy and detection probability parameters for meso- and large mammals in a coastal ecosystem. *The Journal of Wildlife Management* 70: 1625-1633
- O'CONNELL, A. F. Y L. L. BAILEY. 2011. Capítulo 11. Inference for Occupancy and Occupancy Dynamics. Pages 191 – 206. in: A. F. O'Connell, J. D. Nichols, and K. U. Karanth, (eds.). *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. First edition. Springer, New York, New York, USA.
- OLMSTED, I., Y R. DURÁN. 1990. Vegetación de Sian Ka'an. (in: Navarro, D. y J. G. Robinson eds.). *Diversidad biológica de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. CIQRO. México. pp. 471.
- ORELLANA, L. R., C. ESPADAS, C. CONDE, Y C. GARCÍA. 2009. Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.
- PAVELKA, M. S., O. T. BRUSSELEERS, D. NOWAK, Y A. M. BEHIE. 2003. Population reduction and social disorganisation in *Alouatta pigra* following a hurricane. *Int. J. Primatol.* 24: 1037–55.

- PAVELKA, M. S. M., Y A. M. BEHIE. 2005. The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Alouatta pigra*) in Southern Belize. *Biotropica* 37: 102–108.
- PERES, C. A. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation* 77: 115-123.
- PERES, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv. Biol.* 15: 1490–1505.
- PEZZANITE, B. R., F. ROCKWELL, J. C. DAVIES, M. J. J. E. LOONEN Y R. J. SEGUIN. 2005. Has habitat degradation affected foraging behavior and reproductive success of lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*)? *Ecoscience* 12: 439-446.
- PIMM, S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- POLLOCK, K. H., J. D. NICHOLS, T. R. SIMONS, G. L. FARNSWORTH, L. L. BAILEY, Y J. R. SAUER. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13:105–119
- PORTER, W. F. 1994. Family Meleagrididae (Turkeys). In del Hoyo, J., A. Elliott, and J. Sargatal, (Eds.). *Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl.* pp. 364–375. Lynx Edicions, Barcelona.
- PORTER-BOLLAND, L., M. E. MEDINA-ABREO, J. MONTOY-KOH, P. MONTOY-KOH, G. MARTÍN-EK, Y G. MAY-PACHECO. 2009. Flora Melífera de la Montaña, Campeche: su importancia para la apicultura y la vida diaria. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Ver. México. 322 p.
- QUIJANO-HERNÁNDEZ, E., Y S. CALMÉ. 2002. Patrones de cacería y conservación de la fauna silvestre en una comunidad maya de Quintana Roo, México. *Etnobiología* 2: 1-18.
- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., N. TORRESCANO-VALLE, A. TECPA-JIMÉNEZ, Y J. VÁZQUEZ. 2001. Importancia y uso del entorno natural en una comunidad indígena maya Petcacab, Quintana Roo, México. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 4: 61-71.
- RAMÍREZ-BARAJAS P. J. 2004. La cacería de subsistencia en una comunidad de la zona maya, Quintana Roo, México. Tesis Maestría en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur). México.
- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., N. TORRESCANO-VALLE Y C. CHAN-RIVAS. 2006. Diagnóstico del aprovechamiento de flora y fauna por los mayas del ejido Petcacab y evaluación de la cacería y pesca, Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo. Informe técnico SNIB-CONABIO proyecto BJ008. Sociedad de Productores Forestales Ejidales de Quintana Roo S.C. México. Acceso en línea Marzo 2009.
- <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfBJ008.pdf>

- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., Y E. NARANJO. 2007. La cacería de subsistencia en una comunidad de la Zona Maya, Quintana Roo, México. *Etnobiología* 5: 65-85.
- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., G. A. ISLEBE, Y S. CALMÉ. 2011. Impact of Hurricane Dean (2007) on game species of the Selva Maya. *Biotropica*. (Artículo aceptado)
- RATHCKE, B. J. 2000. Hurricane causes resource and pollination limitation of fruit set in a bird-pollinated shrub. *Ecology* 81: 1951-1958.
- REGO, J. L., Y C. LI. 2009. On the importance of the forward speed of hurricanes in storm surge forecasting: A numerical study. *Geophys. Res. Lett.* 82:265-279. Acceso en línea, Mayo de 2011
<http://www.bama.ua.edu/~jcsenkbeil/gy4570/Rego%20and%20Li.pdf>
- REYNA-HURTADO, R., Y G. TANNER. 2005. Habitat Preferences of an Ungulate Community in Calakmul Forest, Campeche, Mexico. *Biotropica*. 37:676-685.
- ROBERTS, N. J. 2011. Investigation into survey techniques of large mammals: surveyor competence and camera-trapping vs. transect-sampling. *Bioscience Horizons* 4: 40-49.
- ROBINSON, J. G., Y K. H. REDFORD. 1986. Body size, diet and population density of neotropical forest mammals. *Am. Nat.* 128: 665-680.
- ROYLE, J. A. Y J. D. NICHOLS. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84:777-790.
- SÁNCHEZ-SÁNCHEZ, S. O., Y G. ISLEBE. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecol. Biogeog.* 8: 29-38.
- SÁNCHEZ-SÁNCHEZ, S. O., Y G. ISLEBE. 2002. Tropical forest communities of southeastern Mexico. *Plant Ecol.* 158: 183-200.
- SCHMITZ, R. A., Y G. A. BALDASSARRE. 1992. Correlates of flock size and behavior of foraging American flamingos following hurricane Gilbert in Yucatan, Mexico. *The Condor* 94: 260-264.
- SCHOWALTER, T. D., Y L. M. GANIO. 1999. Invertebrate communities in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following Hurricane Hugo. *Ecol. Entomol.* 24: 191-201.
- SILVEIRA, L., A. T. A. JÁCOMO, Y J. A. F. DINIZ-FILHO. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biol. Conserv.* 114: 351-355.
- SILVER, S. C., L. E. T. OSTRO, L. K. MARSH, L. MAFFEI, A. J. NOSS, M. J. KELLY, R. B. WALLACE, H. GÓMEZ Y G. AYALA. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38: 148-154.

- SNOOK, L. K. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Bot. J. Linn. Soc.* 122: 35–46.
- SUGIHARA, G., Y K. HESTON. 1981. Field notes on winter flocks of the oscillated turkey (*Agriocharis ocellata*). *The Auk* 98: 395-398.
- SUPERINA, M., F. FERNÁNDEZ CAMPÓN, E. L. STEVANI, Y R. CARRARA. 2009. Summer diet of the pichi *Zaedyus pichiy* (Xenarthra: Dasypodidae) in Mendoza Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73: 683-686.
- TANNER, E. V. J., V. KAPOS, Y J. R. HEALEY. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica* 23: 513-521.
- TEJEDA-CRUZ, C., Y W. J. SUTHERLAND. 2004. Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation*, 7:169-179.
- TEJEDA-CRUZ, C., Y W. J. SUTHERLAND. 2005. Cloud forest bird response to unusually severe storm damage. *Biotropica* 37: 88-95.
- TERBORG, J., S. K. ROBINSON, T. A. PARKER III, C. A. MUNN, Y N. PIERPONT. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213-238.
- TIMOTHY, C. M. Y J. S. DENSLOW. 1985. Neotropical avian frugivores: Patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornith. Monogr.* 36: 865-897.
- TOLEDO, V. M. 2009. Prologo. In Elizondo, D. and D. M. López. pp. 7-25. Las áreas voluntarias de conservación en Quintana Roo. Serie Acciones/Número 6. CBMM-CONABIO. Acceso en línea Enero 2011.
http://era-mx.org/biblio/Elizondo_AVC.pdf
- URQUIZA-HAAS, T., C. A. PERES, Y P. M. DOLLMAN. 2011. Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan, Peninsula, Mexico. *Anim. Cons.* 14: 271–282.
- VALENZUELA, D. G. 2002. *Nasua narica* (Merriam 1902). Tejón, coatí. In: Noguera, A. F., R. J. Vega, A. A. García, and A. M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 407-410. Instituto de Biología, UNAM. México.
- VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management.* 47(4):893-901.
- VÁZQUEZ, D. P. Y D. SIMBERLOFF. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *Am. Nat.* 159: 606-623.
- VETTER, D., M. M. HANSBAUER, Z. VÉGVÁRI, Y I. STORCH. 2011. Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review. *Ecography* 34: 1-8.

- WAIDE, R. B. 1991a. The effect of hurricane Hugo on bird populations in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 475-480.
- WAIDE, R. B. 1991b. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 508-512.
- WALKER, L. R. 1991. Tree damage and recovery from hurricane Hugo in Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 379-385.
- WALKER, L. R., D. J. LODGE, N. V. L. WALKER, Y R. B. WAIDE. 1991. An introduction to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 313–316.
- WALLACE, R. B., H. GÓMEZ, G. AYALA Y F. ESPINOZA. 2003. Camera trapping for jaguar (*Panthera onca*) in the Tuichi Valley, Bolivia. *Journal Neotropical Mammalogy* 10: 133-139.
- WEAVER, P. L. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean J. Sci.* 22: 53-70.
- WEBER, M. 2005. Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Region, south-eastern Mexico. Ph.D. Dissertation. Durham University, UK.
- WEBER, M. 2008. Un especialista, un generalista y un oportunista: Uso de tipos de vegetación por tres especies de venados en Calakmul, Campeche. In: Lorenzo, C., E., Medinilla, and J. Ortega (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones especiales*, pp. 483-496. Volumen II. AMMAC-ECOSUR.
- WEBER, M., P. C. DE GRAMMONT, Y A. D. CUARÓN. 2008. *Mazama pandora*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. Acceso en línea Junio 2009. www.iucnredlist.org
- WEBER, M., Y R. MEDELLIN. 2010. Yucatan brown brocket deer *Mazama pandora* (Merriam 1901). In J. M. B. Duarte, and S. González (Eds.). *Neotropical cervidology: Biology and medicine of Latin American deer*, pp. 211-216. IUCN/FUNEP, Gland.
- WEBSTER, P. J., G. J. HOLLAND, J. A. CURRY, Y H.-R. CHANG. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309: 1844.
- WEISBERG, R. H., Y Z. LIANYUAN. 2006. Hurricane Storm Surge Simulations for Tampa Bay. *Estuaries and Coasts*. 29:899–913.
- WILL, T. 1991. Birds of a severely hurricane-damaged Atlantic coast rain forest in Nicaragua. *Biotropica* 23: 497-507.
- WILSON, G. J., Y R. J. DELAHAY. 2001. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Res.* 28: 151-164.

- WILSON, R. F., M. GOOSEM, Y G. WILSON. 2008. Resilience of arboreal folivores to habitat damage by a severe tropical cyclone. *Austral Ecol.* 33: 573–579.
- WUNDERLE, M. JR., D. J. LODGE, Y R. B. WAIDE. 1992. Short-term effects of hurricane Gilbert on terrestrial bird populations on Jamaica. *The Auk* 109: 148-166.
- ZAR, J. H., 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.
- ZIMMERMAN, J. K., M. R. WILLIG, L. R. WALKER, Y W. L. SILVER. 1996. Introduction: Disturbance and Caribbean ecosystems. *Biotropica* 28: 414-423.

Anexo 1. Especies arbóreas en el área de estudio. N = número de individuos totales; IVI = Índice de valor de importancia. Las especies se ordenaron de mayor a menor valor del IVI. Alimento = especies que fueron reportadas como alimento para la fauna.

#	Nombre común	Especie	Familia	N	I.V.I.	Alimento
1	Yaiti	<i>Gymnanthes lucida</i>	Euphorbiaceae	414	26.46	Si
2	Chackya	<i>Pouteria reticulata</i>	Sapotaceae	234	17.91	Si
3	Zapote	<i>Manilkara zapota</i>	Sapotaceae	185	15.16	Si
4	Chaca roja	<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	190	13.48	Si
5	Boob	<i>Coccoloba spicata</i>	Polygonaceae	114	8.71	Si
6	Tadzi	<i>Neea choriophylla</i>	Nyctaginaceae	102	8.19	Si
7	Guayabillo	<i>Eugenia laevis</i>	Myrtaceae	88	7.95	Si
8	Tzilil	<i>Diospyros cuneata</i>	Ebenaceae	85	7.45	Si
9	Xul	<i>Lonchocarpus xuul</i>	Fabaceae	90	6.99	No
10	Jabin	<i>Piscidia piscipula</i>	Fabaceae	75	6.83	No
11	Tabaquillo	<i>Alseis yucatanensis</i>	Rubiaceae	76	6.63	No
12	Ramón	<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	59	6.62	Si
13	Kitamche	<i>Caesalpinia gaumeri</i>	Fabaceae	60	6.20	No
14	Yaaxnik	<i>Vitex gaumeri</i>	Verbenaceae	55	6.09	Si
15	Canchunub	<i>Thouinia paucidentata</i>	Sapindaceae	72	6.05	No
16	Tzalam	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	Fabaceae	54	5.71	No
17	Chechem	<i>Metopium brownei</i>	Anacardiaceae	58	5.55	Si
18	Ekulub	<i>Drypetes lateriflora</i>	Euphorbiaceae	60	5.54	Si
19	Sac chaca	<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	74	5.25	Si
20	Tastab	<i>Guettarda combsii</i>	Rubiaceae	61	4.94	Si
21	Amapola	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Bombacaceae	44	4.86	Si
22	Chichboob	<i>Coccoloba cozumelensis</i>	Polygonaceae	40	4.53	Si
23	Perezcutz	<i>Croton reflexifolius</i>	Euphorbiaceae	49	4.42	Si
24	Elemuy	<i>Malmea depressa</i>	Annonaceae	48	4.40	Si
25	Tzol	<i>Exothea paniculata</i>	Sapindaceae	41	4.35	Si
26	Isinche	<i>Casearia corymbosa</i>	Euphorbiaceae	40	4.32	Si
27	Kaniste	<i>Pouteria campechiana</i>	Sapotaceae	33	4.04	Si
28	Kanasin	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	Fabaceae	34	4.01	No
29	Limonaria	<i>Murraya paniculata</i>	Rutaceae	32	3.71	No

30	Laurelillo	<i>Nectandra coriacea</i>	Lauraceae	38	3.54	Si
31	Katalox	<i>Swartzia cubensis</i>	Fabaceae	27	3.46	Si
32	Huayuncox	<i>Exothea diphylla</i>	Sapindaceae	26	3.10	No
33	Tzizilche	<i>Gymnopodium floribundum</i>	Polygonaceae	23	2.93	No
34	Kaskat	<i>Luehea speciosa o candida</i>	Tiliaceae	28	2.90	Si
35	Chaclolche	<i>Erythrina standleyana</i>	Fabaceae	29	2.85	No
36	Pata vaca	<i>Bauhinia divaricata</i>	Fabaceae	26	2.83	No
37	Chintok	<i>Krugiodendron ferreum</i>	Rahmnaceae	25	2.68	No
38	Tres marías	<i>Forchhammeria trifoliata</i>	Capparidaceae	22	2.63	Si
39	Huano botan	<i>Sabal mexicana</i>	Araceae	19	2.60	Si
40	Sacyabin	<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	22	2.58	No
41	Palo de rosa	<i>Simira salvadorensis</i>	Rubiaceae	24	2.54	Si
42	Tziziya	<i>Sideroxylon salicifolium</i>	Sapotaceae	21	2.17	Si
43	Huaya	<i>Talisia olivaeformis</i>	Sapindaceae	15	2.06	Si
44	Tamay	<i>Zuelania guidonia</i>	Flacourtiaceae	19	2.06	No
45	Negrilo	<i>Simarouba glauca</i>	Simaroubaceae	15	2.06	Si
46	Sacpa	<i>Byrsonima bucidaefolia</i>	Malpighiaceae	14	2.02	Si
47	Cayumito	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Sapotaceae	18	1.85	Si
48	Copal	<i>Protium copal</i>	Burseraceae	14	1.82	Si
49	Kekenche	<i>Hyperbaena mexicana</i>	Menispermaceae	12	1.75	Si
50	Majahua	<i>Hampea trilobata</i>	Malvaceae	15	1.73	No
51	Guayacan	<i>Guaiacum sanctum</i>	Zygophyllaceae	12	1.40	No
52	Kaax	<i>Randia longiloba</i>	Rubiaceae	10	1.39	Si
53	Kishtel	<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>	Hernandiaceae	10	1.37	Si
54	Hopchejon	<i>Annona reticulata primigenia</i>	Annonaceae	13	1.31	Si
55	Tojyub	<i>Coccoloba cardiophylla</i>	Polygonaceae	11	1.31	Si
56	Tankasche	<i>Pilocarpus racemosus</i>	Rutaceae	19	1.24	No
57	Choy	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	8	1.18	Si
58	Chiit	<i>Thrinax radiata</i>	Arecaceae	11	1.11	Si
59	Despeinada	<i>Beaucarnea pliabilis</i>	Nolinaceae	8	1.06	No
60	Tusikeche	Sp 1		6	1.04	No
61	Belsininche	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Simaroubaceae	6	1.02	No

62	Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	5	1.01	Si
63	Caracolillo	<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	Sapotaceae	5	1.00	Si
64	Ceiba	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	8	1.00	Si
65	Chilillo	<i>Rourea glabra</i>	Connaraceae	6	0.97	Si
66	Napche	<i>Ximenia americana</i>	Olacaceae	5	0.91	Si
67	Huano blanco	<i>Sabal japa</i>	Araceae	10	0.85	Si
68	Uvillo	<i>Coccoloba acapulcensis</i>	Polygonaceae	5	0.82	Si
69	Yaax ek	<i>verde lucero</i>		5	0.81	No
70	Siricote	<i>Cordia dodecandra</i>	Boraginaceae	4	0.75	Si
71	Palo ruda	<i>Diphysa carthagenensis</i>	Fabaceae	4	0.74	Si
72	Hupich	Sp 2		4	0.73	No
73	Kulinche	<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	4	0.65	No
74	Higo	<i>Ficus</i> sp 1	Moraceae	4	0.59	Si
75	Akitz	<i>Thevetia gaumeri</i>	Apocynaceae	3	0.45	Si
76	Chacte	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Fabaceae	3	0.44	No
77	Kum	<i>Crysophila argentea</i>	Araceae	6	0.41	Si
78	Flor de mayo	<i>Plumeria obtusa</i>	Apocynaceae	2	0.40	No
79	Limoncillo	<i>Jacquinia macrocarpa</i>	Theophrastaceae	3	0.39	Si
80	Ichbach	<i>Allophylus cominia</i>	Sapindaceae	3	0.39	Si
81	Bojom	<i>Cordia gerascanthus</i>	Boraginaceae	2	0.36	Si
82	Guayabillo hoja ancha	<i>Eugenia</i> sp	Myrtaceae	4	0.35	Si
83	Sacahua	<i>Ficus</i> sp 2	Moraceae	2	0.34	Si
84	Jobillo	<i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae	2	0.34	Si
85	Piim	<i>Ceiba schottii</i>	Bombacaceae	3	0.30	No
86	Yuy	<i>Casimiroa tetrameria</i>	Rutaceae	3	0.29	Si
87	Granadillo	<i>Platymiscium yucatanum</i>	Fabaceae	1	0.25	No
88	Jaboncillo	<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae	2	0.21	No
89	Cacaoche	<i>Zygia stevensonii</i>	Fabaceae	1	0.21	Si
90	Canela de cuyo	<i>Canella winterana</i>	Canellaceae	1	0.21	Si
91	Puckte	<i>Bucida buceras</i>	Combretaceae	1	0.21	No
92	Pamolche	<i>Jatropha gaumeri</i>	Euphorbiaceae	1	0.21	Si
93	Pacalche	<i>Esenbeckia berlanderi</i>	Rutaceae	1	0.19	Si

94	Pimientillo	Sp 3		1	0.19	No
95	Jobo	<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	1	0.18	Si
96	Mora	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculaceae	1	0.18	Si
97	Payche	<i>Achyranthes aspera</i>	Amaranthaceae	1	0.18	No
98	Chimay	<i>Acacia milleriana</i>	Fabaceae	1	0.18	No
99	Chacteviga	<i>Caesalpinia mollis</i>	Fabaceae	1	0.18	No
100	Katsim	<i>Acacia riparia</i>	Fabaceae	1	0.17	No

Anexo 2. Relación de especies capturadas en las cámaras trampa, su abundancia relativa y número de eventos fotográficos. IAR = Índice de abundancia relativa de foto-capturas (# individuos foto-capturados/NT*100); Eventos = (# de eventos de foto-capturas independientes/ NT*100).

#	Nombre común	Especie	IAR		Eventos		Total Ind.	Total Eventos
			Alto daño	Bajo daño	Alto daño	Bajo daño		
1	Cereque	<i>Dasyprocta punctata</i>	0.00	0.89	0.00	1.43	5	8
2	Tepezcuintle	<i>Cuniculus paca</i>	0.39	1.27	0.39	2.53	9	16
3	Temazate	<i>Mazama sp.</i>	0.78	0.90	1.38	0.72	9	11
4	Venado cola blanca	<i>Odocoileus virginianus</i>	0.35	0.90	0.52	0.72	7	7
5	Hocofaisán	<i>Crax rubra</i>	1.98	1.81	1.77	2.71	20	24
6	Pavo ocelado	<i>Meleagris ocellata</i>	0.82	0.54	0.82	0.36	7	6
7	Coatí	<i>Nasua narica</i>	1.69	3.97	1.69	2.70	31	24
8	Pecarí de collar	<i>Tayassu tajacu</i>	1.90	2.86	0.91	1.61	26	14
9	Armadillo	<i>Dasyprocta punctata</i>	0.74	1.08	1.26	1.97	10	18
10	Ocelote	<i>Leopardus pardalis</i>	1.25	0.54	1.46	0.72	9	11
11	Puma	<i>Puma concolor</i>	1.25	0.36	2.10	0.72	8	14
12	Tigrillo	<i>Leopardus wiedii</i>	0.60	0.54	0.60	0.54	6	6
13	Jaguar	<i>Panthera onca</i>	0.35	0.36	0.35	0.36	4	4
14	Oso hormiguero	<i>Tamandua mexicana</i>	0.56	0.72	0.56	0.72	7	7
15	Ardilla	<i>Sciurus sp.</i>	0.43	0.36	0.43	0.72	4	6
16	Zorrillo	<i>Conepatus semistriatus</i>	0.56	0.36	0.56	0.18	5	4
17	Tlacuache	<i>Didelphis marsupialis</i>	0.56	0.54	0.56	0.90	6	8
18	Paloma	<i>Zenaida asiatica</i>	0.43	0.72	0.43	1.27	6	9
19	Tinamú	<i>Crypturellus cinnamomeus</i>	0.35	1.07	0.35	0.54	8	5
20	Cojolita	<i>Penelope purpurascens</i>	0.00	0.18	0.00	0.18	1	1
21	Puerco espín	<i>Coendu mexicanus</i>	0.00	0.18	0.00	0.18	1	1
22	Zorra	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.00	0.36	0.00	0.36	2	2
23	Halcón negro	<i>Buteogallus urubitinga</i>	0.00	0.18	0.00	0.18	1	1
Total			14.98	20.70	16.15	22.33	192	207

Anexo 3. Muestra fotográfica de las especies foto-capturadas mediante el muestreo sistemático con cámaras trampa.

1. Cereque *Dasyprocta punctata*



2. Tepezcuintle *Cuniculus paca*



3. Temazate *Mazama* sp.



4. Venado cola blanca *Odocoileus virginianus*



5. Hoco faisán *Crax rubra*



6. Pavo ocelado *Meleagris ocellata*



7. Coatí *Nasua narica*



8. Pecarí de collar *Tayassu tajacu*





17. Tlacuache *Didelphis marsupialis*



18. Paloma *Zenaida asiatica*



19. Tinamú *Crypturellus cinnamomeus*



20. Cojolite *Penelope purpurascens*



21. Puerco espín *Coendu mexicanus*



22. Zorra *Urocyon cinereoargenteus*



23. Halcón negro *Buteogallus urubitinga*



 Anexo 4. Artículos publicados y enviados

Artículo y autores	Revista	Estado
<i>Impact of Hurricane Dean (2007) on Game Species of the Selva Maya, Mexico</i>	Biotropica	Aceptado en producción
Pablo J. Ramírez-Barajas , Gerald A. Islebe, y Sophie Calmé		
<i>Afectación del hábitat post-huracán Dean y su influencia en la abundancia relativa de vertebrados mayores en la Selva Maya</i>	Revista Mexicana de Biodiversidad	Enviado
Pablo Jesús Ramírez-Barajas , Gerald A. Islebe, y Nuria Torrescano Valle		
<i>Uso de hábitat por los carnívoros en una selva impactada por el Huracán Dean (2007)</i>	Revista Mexicana de Biodiversidad	Enviado
Hernández-Díaz Malú, Ramírez-Barajas Pablo Jesús , Chávez Cuauhtemoc, Schmook Birgit y Calmé Sophie		

 Anexo 5. Proyectos sometidos y financiados

Proyecto	Fuente de financiamiento	Cantidad financiada
<i>Evaluación del impacto del huracán Dean sobre la fauna y su hábitat en Sian Ka'an y ejidos aledaños". (MEX/SGP COMPACT/OP4/Y2/RAF/2009/19)</i>	Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial--COMPACT: Programa de participación comunitaria en la conservación de Sian Ka'an México.	\$ 291,950
<i>Huracán Dean y su impacto sobre la flora y fauna en el centro-sur de Quintana Roo</i>	CONACYT	\$ 100,000
<i>Evaluación del impacto del huracán Dean sobre la fauna y flora del ejido Petcacab: alternativas de manejo y perspectivas de aprovechamiento</i>	PROCYMAF II -CONAFOR	\$ 80,500
<i>Detección remota de vertebrados terrestres mayores</i>	Donación IDEA WILD	Donación de nueve cámaras trampa Leaf River C1- BU.

Artículo aceptado

Impact of Hurricane Dean (2007) on Game Species of the Selva Maya, Mexico

Pablo J. Ramírez-Barajas, Gerald A. Islebe and Sophie Calmé

BIOTROPICA 0(0): 1–10 2011

10.1111/j.1744-7429.2011.00819.x

Impact of Hurricane Dean (2007) on Game Species of the Selva Maya, Mexico

Pablo J. Ramírez-Barajas^{1,3}, Gerald A. Islebe¹ and Sophie Calmé^{1,2}

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Avenida Centenario Km 5.5, C.P., 77014, Chetumal, Quintana Roo, Mexico

² Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 Boulevard de l'Université, J1K 2R1, Sherbrooke, Quebec, Canada

ABSTRACT

We assessed the effects of a high-intensity hurricane on the abundance of nine game species in the Yucatan Peninsula, Mexico. We sampled 370 km of linear transects in the 3 yr before the hurricane (*i.e.*, 2003–2005), and 315 km in 3 yr after the hurricane (2008–2010). Relative track abundances of all species declined by two-thirds of their prehurricane values. Abundances of Central American agouti *Dasyprocta punctata*, white-tailed deer *Odocoileus virginianus*, paca *Cuniculus paca*, and Great Curassow *Crax rubra* declined significantly after the hurricane swept the area. Relative track abundances showed a negative, but nonsignificant trend for Ocellated Turkey *Meleagris ocellata*, white-nosed coati *Nasua narica*, brocket deer *Mazama* sp., and collared peccary *Pecari tajacu*. Only nine-banded armadillo *Dasyurus novemcinctus* showed a significant increase in abundance. Strictly frugivore and habitat specialist species were more affected than omnivores and habitat generalist species. These latter characteristics, or their combination, seemed advantageous to withstand the stress of habitat disturbance. The trend of posthurricane recovery was incipient for affected species, and it was significant for five species after the impact. Overall, most frugivores and habitat specialists did not reach their prehurricane relative track abundances, and Great Curassow showed no recovery trend. The future expectation of increased frequency and intensity of hurricanes might have severe effects on such species.

Abstract in Spanish is available at <http://www.blackwell-synergy.com/loi/btp>.

2 *Key words:* functional groups; habitat disturbance; Neotropical vertebrates; relative track abundance; resilience; subsistence hunting; Yucatan Peninsula.

HURRICANES ARE CONSIDERED THE MOST COMMON DISTURBANCE EVENTS AFFECTING CARIBBEAN ECOSYSTEMS (Tanner *et al.* 1991), where they are part of the natural climate dynamics. Natural and anthropogenic disturbances, such as wild fire, drought, timber extraction, agriculture and extensive livestock production, aid us in understanding many ecological processes and are natural experiments that allow the observation and measurement of ecosystem responses to certain stresses with a well-defined baseline in space and time (Zimmerman *et al.* 1996, Pavelka *et al.* 2003). In spite of this, the effects of natural disturbances on ecosystems, species, and populations are relatively poorly documented (Zimmerman *et al.* 1996).

Hurricane winds cause defoliation, damage to the tree canopy, as well as tree fall, all of which modify the distribution of structural biomass in the forest (Lugo 2008). In addition, with the opening of the canopy, forest microclimate is altered by changes in temperature and humidity (Sánchez-Sánchez & Islebe 1999, Lugo 2008). The destruction of shelter, together with the loss of food resources such as leaves, flowers and fruits, among other components, increases mortality and reduces the population sizes of several species of wildlife, and can even induce their migration (Kawabata 2002, Lugo 2008). Consequently, hurricanes may change the composition and diversity of communities, in particular, the relative abundances of dietary functional groups, and alter trophic relationships for extended periods of time (Kanowski *et al.* 2008). Despite the growing importance of understanding hurricane effects on ecological processes, few publications are available with information prior to the disturbance,

making it difficult to interpret the effects of hurricane impacts and the patterns of subsequent wildlife recovery (Pavelka & Behie 2005).

It is vital to understand the impact of hurricanes on ecosystems and wildlife in the context of global change. Analysis of trends over the past 30 yr has shown that the frequency and intensity of hurricanes classed as Category 4–5 on the Saffir–Simpson scale have increased (Emanuel 2005, Webster *et al.* 2005). Consequently, the recovery of ecosystems after disturbances affects human populations, which depend on biological resources for subsistence (Miller *et al.* 2006).

We analyze the effects of Hurricane Dean, as represented by changes in the relative track abundances (RTAs) of nine of the most commonly hunted species of medium and large vertebrates. The approach was based on the comparison of pre- and posthurricane RTA and the subsequent recovery trends 8–14 and 15–30 mo after the disturbance. Due to the biological characteristics of each species, a differential response to a single but intense disturbance event such as Hurricane Dean is expected. Species were thus analyzed individually, and by examining their feeding habits and specificity of habitat. To our best knowledge, this is the first study to assess the effects of a hurricane on tropical game species, and to shed light on some ecological attributes that may influence their immediate response to the disturbance as well as their recovery in the short-term.

METHODS

STUDY AREA.—The study area is located in the Maya forest community of Petcacab, Quintana Roo, Mexico (19°11'15" N, 88°28'

Received 26 October 2010; revision accepted 25 June 2011.

³Corresponding author; e-mail: pab_rb@yahoo.com.mx

© 2011 The Author(s)

Journal compilation © 2011 by The Association for Tropical Biology and Conservation

Journal: BTP	Journal: BTP	Journal: BTP	Journal: BTP
CE: Rejesh	CE: Rejesh	CE: Rejesh	CE: Rejesh
PFI: Ann	PFI: Ann	PFI: Ann	PFI: Ann
No. of pages: 10	No. of pages: 10	No. of pages: 10	No. of pages: 10
Dispatch: 16.9.11	Dispatch: 16.9.11	Dispatch: 16.9.11	Dispatch: 16.9.11
Author Received:	Author Received:	Author Received:	Author Received:
8	1	9	B
Manuscript No.			
Journal Name			
			

45" W; Fig. S1), which is an *ejido* (a form of communal land-tenure in Mexico) that encompasses 51,177 ha and belongs to a region that is considered of high ecological integrity, with a vital connection function in the Mesoamerican Biological Corridor that links the biosphere reserves of Sian Ka'an and Calakmul (Arriaga *et al.* 2000).

The climate is warm subhumid, with mean annual temperature of 26°C, and precipitation averaging 1200 mm, with rainfall reaching a maximum between June and September (Orellana *et al.* 2009). Tropical medium-statured forest (MSF; semi-deciduous forest) is the main vegetation type (Miranda 1958, Sánchez-Sánchez & Islebe 2002). There are also patches of tropical low-statured forest (LSF), which is deciduous forest that loses almost 50 percent of its foliage (Miranda 1958). LSF is seasonally flooded and is connected to savanna, cenotes (freshwater sink-holes) and lagoons. Eighty percent of the study area is covered by either of these forest types (Ramírez-Barajas *et al.* 2001).

Hurricane Dean hit the Yucatan Peninsula as a Category 5 storm on 21 August 2007, with wind speeds of up to 280 km/h and affected vegetation for distances up to 50 km on either side of the eye's path (Fig. S1); Petcacab was situated within the area of greatest damage. The ecological impact was severe, as it affected an area of around 1.4 million ha of forest (CONAFOR 2011), including the southern portion of the Sian Ka'an Biosphere Reserve. Two of the most important local and regional economic activities were suspended, *viz.*, timber extraction and gum tapping for chicle (the latex of *Manilkara zapota* [L.] P. Royen, or sapodilla). Furthermore, maize and bean crops were destroyed, and beekeepers lost their apiaries because they could not artificially feed their hives. The two previous natural disturbances that affected the study area were Hurricane Gilberto (1988) and Hurricane Roxanne (1995). Both caused little structural damage to the forest compared with Hurricane Dean.

FOCAL SPECIES.—About twenty species of vertebrates are hunted in the Maya region (Jorgenson 1995). Game species constitute an important source of proteins and are emblematic species in Maya culture (Ramírez-Barajas & Naranjo 2007). Nine of these species of medium (2.5–10 kg) and large size (> 10 kg) vertebrates were the focal species in this study; they included Central American agouti (*Dasyprocta punctata*; Rodentia, Dasyproctidae), paca (*Cuniculus paca*; Rodentia, Cuniculidae), white-nosed coati (*Nasua narica*; Procyonidae), nine-banded armadillo (*Dasybus novemcinctus*; Dasyproctidae), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*; Cervidae), brocket deer (*Mazama americana*/*Mazama pandora*; Cervidae), collared peccary (*Pecari tajacu*; Tayassuidae), Great Curassow (*Crax rubra*; Galliformes, Cracidae), and Ocellated Turkey (*Meleagris ocellata*; Galliformes, Meleagrididae). As these game species are mainly terrestrial in their habits, one could easily find indications of their activities (*e.g.*, displacements, shelters), which allowed their systematic recording through tracks and sign activity on the ground.

Arboreal species, such as Crested Guan (*Penelope purpurascens*; Galliformes, Cracidae), monkeys (*Alouatta pigra* and *Ateles geoffroyi*; Atelidae), and kinkajou (*Potos flavus*; Procyonidae), together with

terrestrial vertebrates, such as the tapir (*Tapirus bairdii*; Tapiridae), which are not hunted in the Maya communities (Jorgenson 1995), were not included in this study. The rare white-lipped peccary (*Tayassu pecari*; Tayassuidae) is absent from this study because it has not been observed by hunters in Petcacab since 1980, and was not recorded in our evaluation period (Ramírez-Barajas & Naranjo 2007). Despite the coexistence of two brocket deer species in the Yucatan Peninsula (*M. americana* and the endemic *M. pandora*; Weber & Medellín. 2010), 3 yr of hunting records in Petcacab (corresponding to $N = 18$ brocket deer) showed that *M. pandora* was either absent or very rare, as it was never hunted (Ramírez-Barajas & Naranjo 2007). We recognize the possibility that *M. pandora* might have been present in the study area, especially posthurricane, but records for the two species were pooled because it is practically impossible to distinguish them by their tracks.

We expected species to respond to hurricane damage as a function of some key resources the availability of which is modified by the disturbance, such as food or shelter. Therefore, to analyze which ecological attributes make species more or less vulnerable to hurricanes, we assigned species to functional groups, based on literature surveys of their diet (*e.g.*, frugivore and omnivore) and habitat use (*i.e.*, specialist or generalist; Table 1). General predictions regarding these attributes state that omnivory is a trait that allows species to better withstand disturbance compared to herbivory, while habitat specialists are more prone to extinction than habitat generalists under the same conditions (McKinney & Lockwood 1999, Vázquez & Simberloff 2002, Tejeda-Cruz & Sutherland 2005). Therefore, herbivores (*i.e.*, frugivores and browsers in our study area) and habitat specialists were expected to decline more strongly immediately following the hurricane than omnivores and habitat generalists. After several months, we expected that browsers would recover as vegetation resprouted, while strict frugivores should remain severely affected as long as plants did not begin fruiting again.

In addition, we assumed that burrows protected their occupants while Hurricane Dean was in its path. Finally, for those gregarious species facing strong resource limitations in the post-hurricane period, we considered that groups likely split (Table 1).

SAMPLING METHODS.—Surveys by direct observation of small populations or of rare, nocturnal, evasive and cryptic species, can result in no-detection errors or false absences (*i.e.*, failure to detect a species when present). An alternative in the case of low fauna detectability in tropical regions is the sampling of tracks and signs as a noninvasive method (Carrillo *et al.* 2000, Silveira *et al.* 2003). Track surveys are widely used because they are relatively easy to implement, are low cost, and do not require the detection of individuals at a specific time of sampling (Wilson & Delahay 2001, Lyra-Jorge *et al.* 2008, Roberts 2011). In addition to the information on diet and habitat specialization, Table 1 summarizes our hypothesized changes in activity and abundances caused by the hurricane, as well as their consequences on track detection. This information constitutes our framework on the changes in RTA, enabling us to elaborate on the potential causes

TABLE 1. Game species under study, trophic status, habitat specificity, hypothesized posthurricane changes in activity and abundance, and their corresponding impact on track detection. Species are sorted based on major to minor dependence on an herbivorous diet. He, herbivore (includes Fr, frugivore, Br, browser); Om, omnivore; HS, habitat specialist (includes OGS, old growth forest specialist and SGT, second growth forest tolerant); HG, habitat generalist.

Common name	Scientific name	Diet			Habitat specificity		Hypothesized changes in activity and abundance	Track detection	References*
		He	Om	HS	HS	HG			
Central American agouti	<i>Dasyprocta punctata</i>	Fr			SGT		1—Increase in search activity for resources 2a—Unchanged number of individuals (burrow protection) 2b—Decreased number of individuals (mortality) 1 + 2a 1 + 2b	1—Higher 2—Unchanged 3—Lower 1 + 2a—Higher 1 + 2b—Unpredict.	3,4,6
Paca	<i>Cuniculus paca</i>	Fr			SGT		1—Increase in search activity for resources 2a—Unchanged number of individuals (burrow protection) 2b—Decreased number of individuals (mortality) 1 + 2a 1 + 2b	1—Higher 2—Unchanged 3—Lower 1 + 2a—Higher 1 + 2b—Unpredict.	3,4,6
Brockert deer	<i>Mazama</i> sp.	Fr + Br			OGS		1—Increase in search activity for resources 2—Decreased number of individuals (mortality) 1 + 2	1—Higher 2—Lower 1 + 2—Unpredict.	12,13,14
White-tailed deer	<i>Odocoileus virginianus</i>	Br + Fr			HG		1—No change in search activity for resources 2—Decreased forest use (may leave forest for savanna) 3—Decreased number of individuals (mortality) All possible Combinations of the hypothesized changes	1—Unchanged 2—Lower 3—Lower All—Lower 1—Higher 2—Lower 1 + 2—Unpredict.	6,13
Great Curassow	<i>Crax rubra</i>	Fr + Om			OGS		1—Increase in search activity for resources 2—Decreased number of individuals (mortality) 1 + 2	All—Lower 1—Higher 2—Lower 1 + 2—Unpredict.	1,2,5,7,8
Ocellated Turkey	<i>Melagris ocellata</i>	Fr + Br + Om			HG		1a—No change in search activity for resources 1b—Flock division 2—Decreased forest use (may leave forest for savanna) 3—Decreased number of individuals (mortality) All combinations of the hypothesized changes with 1a All combinations of the hypothesized changes with 1b	1a—Unchanged 1b—Higher 2—Lower 3—Lower All/1a—Lower All/1b—Unpredict.	5,10
Collared peccary	<i>Pecari tajacu</i>	Om + Fr			HG		1a—No change in search activity for resources 1b—Group division 2—Decreased number of individuals (mortality) 1a + 2 1b + 2	1a—Unchanged 1b—Higher 2—Lower 1a + 2—Lower 1b + 2—Unpredict.	4,6,9

(continued)

TABLE 1 (continued).

Common name	Scientific name	Diet		Habitat specificity		Hypothesized changes in activity and abundance	Track detection	References*
		He	Om	HS	HG			
White-nosed coati	<i>Nasua narica</i>		Om + Fr	HS	HG	1a—No change in search activity for resources 1b—Group division 2—Decreased number of individuals (mortality) 1a + 2 1b + 2	1a—Unchanged 1b—Higher 2—Lower 1a + 2—Lower 1b + 2—Unpredict.	3,4,6,11
Nine-banded armadillo	<i>Dasypus novemcinctus</i>		Om		HG	1—No change in search activity for resources 2—Unchanged number of individuals (burrow protection) 1 + 2	1—Unchanged 2—Unchanged 1 + 2—Unchanged	4,6

* (1) Bertsch & Barreto (2008), (2) del Hoyo (1994), (3) Eisenberg (1989), (4) Emmons (1990), (5) Hogan (2008), (6) Robinson & Redford (1986), (7) Terborg *et al.* (1990), (8) Timothy & Denslow (1985), (9) Mandujano & Martínez-Romero (2002), (10) Porter (1994), (11) Valenzuela (2002), (12) Weber (2008), (13) Weber *et al.* (2008), and (14) Weber & Medellín. (2010).

of these changes. According to Royle and Nichols (2003), a change in abundance also affects the detectability of a species, so it is possible that both parameters changed simultaneously, although the direction of change depends on the studied factor (abundance, foraging pattern) and their interactions.

Track data were collected along linear transects that were lightly cleared with a machete to free them of obstacles, such as branches and lianas, for ease of walking and observing. All transects were located in MSF, which is the predominant vegetation. MSF also yielded the best soil conditions for track identification, enabling the observation of faunal activity all year long. Seasonally flooded forest has saturated soil over the course of several months; when the soil hardens during the dry season, tracks are virtually undetectable. Transects were separated at least 500 m from one another within each sampling site, and sites were more than 2 km apart. During the prehurricane period, each site was sampled between 16 and 23 times over 3 yr (an average six multiple samplings per site per year). During the posthurricane period, each site was sampled seven times to match the sampling effort. A total of 370 and 315 km of transects were surveyed before and after Hurricane Dean, respectively. Surveys were conducted during the dry and wet seasons of sampled years to include seasonal and annual variation.

PREHURRICANE SAMPLING.—Eight 2.5-km-long transects were established in two sites: the first site is located in the Muchukux wildlife community reserve, where no logging activity has been conducted since 1980; the second site, Sac-Ayin, lies within the permanent forest area where selective logging is the main activity (Fig. S1). Both sites have similar vegetation characteristics and are located respectively 30 and 22 km away from the villages. Sampling was conducted for three consecutive years (2003, 2004 and 2005). The forest road network allowed relatively easy access to both sites in the prehurricane period.

POSTHURRICANE SAMPLING.—As it was impossible to access the original prehurricane sampling area, due to the number of fallen trees and woody debris, fifteen new, 3-km-long transects were established in areas with similar vegetation that were located as close as possible to the prehurricane sampling sites (5–10 km). These transects required substantial cleaning with a machete (sometimes, with a chainsaw) to allow walking; they were cleaned twice at least 4 wk in advance of sampling. Due to the tangled vegetation, the focal species in our study were probably using our transects to move, therefore increasing their overall detectability. Sampling started in April 2008, 8 mo after Hurricane Dean, and was continued until February 2010.

Track and sign sampling was conducted during diurnal walks (0600–1000 h) at an average speed of 1 km/h (Burnham *et al.* 1980). Transects were marked each 50–100 m to control speed and to obtain accurate positions of the tracks or signs. Signs and tracks consisted basically of animal trails and tracks, but recently used burrows and signs of feeding, such as digging, feces, hair and feathers, were used to confirm the identification of species. When a track or a sign was found, at least two signs were used

1 to identify the species; note, however, that this resulted in a single
 2 record. Each track or sign (except burrows, of course) was
 3 removed or erased to avoid double counting in a subsequent
 4 sampling. The identification of tracks and signs was based on a
 5 field guide book (Aranda 2000) and the knowledge and experi-
 6 ence of the work team, which included local hunters who were
 7 included to the project during all of the fieldwork. The work
 8 team was trained by the senior author in line-transect surveying
 9 and collection of data. All surveys were conducted by the senior
 10 author and Alejandro Tuz, an experienced Maya hunter and field
 11 technician who had worked with other researchers using a similar
 12 sampling method (Urquiza-Haas *et al.* 2010). Each track or sign
 13 was assigned to a species, and we noted the type of track or sign,
 14 its distance along the transect, and whether it belonged to a single
 15 individual or to a group. When we found tracks or signs of greg-
 16 arious species, we considered them as a single record because it
 17 was not possible to determine the number of individuals in
 18 groups; thus, our study was not designed to detect changes in
 19 group size.

20
 21 DATA ANALYSIS.—The relative abundance of each species for each
 22 sampling period was obtained using the index of RTA, which is
 23 derived from the number of tracks or signs of a given species
 24 per kilometer walked. The index allows comparisons of RTA
 25 under different spatial and temporal circumstances and for differ-
 26 ent groups of fauna, ranging from ungulates to large rodents,
 27 mammals, and birds (Carrillo *et al.* 2000, Wilson & Delahay
 28 2001, Krebs 2006). We chose RTA as a mean to evaluate changes
 29 in the species to reduce errors of detectability (Engeman 2005,
 30 MacKenzie *et al.* 2011).

31 Abundance of tracks did not meet assumptions of normality
 32 and homogeneity of the variance, even after transformation, so
 33 we opted to perform nonparametric Mann–Whitney *U*-tests (Zar
 34 1996) to examine differences between pre- and posthurricane
 35 track abundances, and to detect trends in posthurricane recovery
 36 of the different species and functional groups according to diet
 37 and habitat specificity.

38 Posthurricane data were divided in two subsets, accounting
 39 for sampling effort and seasonality; the first posthurricane period
 40 covered 8–14 mo posthurricane Dean (and corresponded to
 41 159 km of walked transects), while the second posthurricane per-
 42 iod covered 15–30 mo posthurricane (and corresponded to
 43 156 km of walked transects). We then tested for differences
 44 among the prehurricane and two posthurricane sets of track
 45 abundance data, using Kruskal–Wallis tests, followed by Dunn
 46 tests to determine which sampling period differed (Dunn 1964,
 47 Zar 1996). These *post-hoc* pairwise tests helped to explain the
 48 recovery trends of species (*i.e.*, resilience), as well as species' resis-
 49 tance (opposite to sensitivity). Here, we define resistance as the
 50 ability to remain unchanged in the face of a disturbance (*i.e.*, to
 51 maintain similar RTA after Hurricane Dean), and resilience as the
 52 ability to return to original state following a disturbance (*i.e.*, to
 53 return to RTA similar to those before the hurricane; Pimm
 54 1984).

RESULTS

PRE- AND POSTHURRICANE RTA BY SPECIES.—Overall, after 2.5 yr,
 the RTA of all species declined by two-thirds of its prehurricane
 values ($U = 11.67$; $P < 0.0001$; Table 2). Specifically, the track
 abundance of four of the nine study species decreased signifi-
 cantly after Hurricane Dean. Two of these species, the Central
 American agouti and white-tailed deer, which were the most
 abundant before the hurricane, had the lowest posthurricane
 track abundances, dropping by 86–95 percent of their prehurri-
 cane abundance. Paca and Great Curassow showed declines in
 abundance of almost 50 percent, while brocket deer, Ocellated
 Turkey, white-nosed coati, and collared peccary exhibited negative
 trends, but no significant differences between pre- and posthurri-
 cane abundances. Only the nine-banded armadillo showed a sig-
 nificant and positive trend in its abundance following the
 hurricane (Table 2).

CHANGES IN RESPONSE TO DIET AND HABITAT SPECIFICITY.—Spe-
 cies displayed responses that were generally in agreement with
 expectation, based on their dependence on certain food resources
 and on their habitat specificity. However, there were some nota-
 ble exceptions.

Overall abundances of the herbivore group, which includes
 frugivore and browser species (Table 1), fell 84 percent from pre-
 hurricane values. Frugivores such as the Central American agouti
 and paca were significantly less abundant compared with prehurri-
 cane values ($U = 13.55$; $P < 0.0001$ and $U = 6$; $P < 0.0001$,
 respectively; Table 2). White-tailed deer, a frugivore–browser, was
 the most affected ($U = 11.36$; $P < 0.0001$). However, brocket
 deer, another frugivore–browser, showed a negative but not sta-
 tistically significant trend ($U = 1.75$; $P = 0.08$; Table 2).

The four omnivorous species that included large amounts of
 fruits in their diet declined in abundance (Ocellated Turkey, Great
 Curassow, white-nosed coati and collared peccary; Tables 1 and 2),
 but this decline was significant only for the Great Curassow
 ($U = 3.18$; $P = 0.002$). The abundance of armadillo, the only
 omnivore with a lesser dependence on fruits, increased after the
 hurricane ($U = 2.43$; $P = 0.014$).

When species were grouped by habitat specificity, habitat
 specialists (*i.e.*, Central American agouti, paca, Great Curassow
 and brocket deer; Table 2) were clearly more affected than gener-
 alists by the hurricane with a decrease of 81 percent in their
 abundance. Habitat generalists showed divergent trends, from
 strong declines in abundance (white-tailed deer) to no significant
 changes (Ocellated Turkey, white-nosed coati, and collared pec-
 cary) and even increases (armadillo).

WILDLIFE RECOVERY TRENDS.—The abundance of eight of the
 nine studied species exhibited a positive trend toward recovery
 two and one half yr after Hurricane Dean, which was significant
 for only five species (*i.e.*, Central American agouti, paca, Ocellat-
 ed Turkey, brocket deer and white-tailed deer; Table 3). RTA of
 collared peccary, armadillo, and Great Curassow indicated no

TABLE 2. Pre- and posthurricane relative track abundances (RTAs) of species. Species are sorted based on the trend of major to minor impairment and statistical significance. N is number of pre- and posthurricane tracks; RTA, the index of relative track abundance (tracks/km); SD, the standard deviation from the mean; and Mann–Whitney U-tests. Fr, frugivore; Br, browser; Om, omnivore; HS, habitat specialist; HG, habitat generalist.

Species	Prehurricane		Posthurricane		RTA trend (%)	U	P-value	Preference Diet/Habitat
	N _{pre}	RTA (SD)	N _{post}	RTA (SD)				
Central American agouti	1082	2.92 (1.63)	42	0.13 (0.20)	−95	13.55	< 0.0001	Fr/HS
White-tailed deer	599	1.62 (1.42)	70	0.22 (0.23)	−86	11.36	< 0.0001	Br + Fr/HG
Paca	192	0.52 (0.54)	73	0.23 (0.27)	−55	6.00	< 0.0001	Fr/HS
Great Curassow	78	0.21 (0.29)	36	0.11 (0.18)	−46	3.18	0.002	Fr + Om/HS
Ocellated Turkey	74	0.20 (0.46)	54	0.17 (0.26)	−14	0.81	0.416	Fr + Om/HG
White-nosed coati	184	0.50 (0.57)	136	0.43 (0.38)	−13	1.28	0.312	Om + Fr/HG
Brocket deer	109	0.29 (0.33)	82	0.26 (0.27)	−12	1.75	0.080	Fr + Br/HS
Collared peccary	167	0.45 (0.45)	140	0.44 (0.31)	−2	1.01	0.312	Om + Fr/HG
Nine-banded armadillo	193	0.52 (0.49)	228	0.72 (0.56)	+39	2.43	0.014	Om/HG
All species	2678	7.24 (3.06)	861	2.73 (1.13)	−62	11.67	< 0.0001	

TABLE 3. Trends in relative track abundance (RTA) of species and diet influence on abundance in the posthurricane period. Species are sorted based on positive (+) to negative (−) trends of posthurricane recovery. Posthurricane sampling sessions: I = 8–14 mo later; and II = 15–30 mo later. K–W (Dunn) = Kruskal–Wallis H-tests and post-hoc tests of prehurricane sampling session vs. I and II posthurricane sampling session. Posthurricane trend significance was indicated by > or <; not significant (=); P < 0.05. Standard deviation (SD).

Species	Posthurricane sampling session		Test			Recovery trend (%)	Test K–W (Dunn)
	RTA (SD)		M–W	U	P		
	I	II					
Central American agouti	0.04 (0.11)	0.22 (0.24)	3340.5		< 0.0001	+80.4	Pre > I; Pre > II
Paca	0.11 (0.21)	0.35 (0.28)	3436		< 0.0001	+67.9	Pre > I; Pre > II
Ocellated Turkey	0.09 (0.17)	0.26 (0.30)	3195.5		0.001	+65.7	Pre = I; Pre < II
Brocket deer	0.19 (0.27)	0.33 (0.25)	3240		0.001	+43.4	Pre > I; Pre = II
White-tailed deer	0.17 (0.23)	0.28 (0.22)	3129.5		0.009	+38.4	Pre > I; Pre > II
Collared peccary	0.41 (0.36)	0.48 (0.25)	2991		0.1	+15	Pre = I; Pre = II
Nine-banded armadillo	0.71 (0.69)	0.74 (0.40)	2881		0.410	+3.6	Pre = I; Pre < II
Great Curassow	0.11 (0.18)	0.12 (0.17)	2781.5		0.840	+1.9	Pre > I; Pre > II
White-nosed coati	0.50 (0.42)	0.36 (0.32)	2489.5		0.074	−28	Pre = I; Pre = II

significant posthurricane change. Only the white-nosed coati exhibited a negative, although nonsignificant, trend in RTA.

DISCUSSION

ABUNDANCE SPECIES AND DIET.—Game species that are more dependent on plant resources were expected to be more greatly affected by immediate hurricane effects such as defoliation and flower or fruit loss. Indeed, frugivore and browser species (Tables 1 and 2) were the most greatly affected. The diets of these species include between 70 and 95 percent of fruits (Dubost & Henry 2006), which makes them vulnerable to the lack of posthurricane food. The degree of frugivory is a characteristic that is highly sensitive to perturbation, due to the higher probability of fruit shortages in a given habitat fragment or

following disturbance (Kikira *et al.* 2008, Bonnell *et al.* 2011, Vetter *et al.* 2011).

The high intensity of Hurricane Dean (Category 5) was a major factor in the negative response of herbivores, the abundances of which showed a sharp decline (84 percent on average). According to Rathcke (2000), hurricanes can further affect fruit production when they are of high intensity compared with those of lower intensity. Therefore, hurricanes are thought to have a greater negative effect on frugivorous than on insectivorous and omnivorous (Wunderle *et al.* 1992, Pavelka *et al.* 2003, Tejeda-Cruz & Sutherland 2005).

Not all studies report herbivore declines following a hurricane, but this depends on how strongly the disturbance affects the habitat. For instance, Kanowski *et al.* (2008) observed no changes in arboreal folivore marsupial abundance after Hurricane

Larry in Australia (2006, Category 4); however, this response was due probably to rapid resprouting of leaves and a low degree of damage to trees. Also, a study of white-tailed deer reported little deer mortality after Hurricane Andrew (1992, Cat. 4) in Florida (Labisky *et al.* 1999). These authors showed that tree damage was not severe and subsequent food limitation did not occur; in fact, individuals moved immediately to temporary open shelter sites such as meadows.

Depending on the degree of omnivory, some species were less affected by Hurricane Dean than expected. An increasing degree of omnivory that introduces a potential buffering mechanism, which may lessen the severity and duration of disturbance-induced changes, therefore, is an opportunistic life strategy for species adapted to withstand conditions of limited food resources in tropical forests (Bodmer 1989, Fagan 1997). In effect, omnivores tend to be opportunistic and include in their diet roots, insects, and other soil invertebrates, which could help compensate for the lack of fruits, flowers, and leaves. The case of the armadillo is the most compelling: it is considered an opportunistic omnivore and its diets are based on ants, termites, spiders, and other invertebrates, as well as carrion, and some fruits and fungi (Emmons 1990, Superina *et al.* 2009). These latter resources are produced in decomposed plant material and could explain the significant increase in abundance of the armadillo after the hurricane. In similar vegetation types, Sánchez-Sánchez and Islebe (1999) observed 100 percent defoliation after Hurricane Gilbert (1988, Cat. 5) and estimated that an average 4.5 ton/ha of biomass was on the ground. High temperatures, rainfall, wet conditions, sprouts, and nutrient-rich leaves are all factors promoting high productivity of posthurricane insects (Wunderle *et al.* 1992, Schowalter & Ganio 1999).

HABITAT SPECIFICITY.—Hurricane Dean dramatically affected habitat specialists, as their abundances dropped by 80 percent compared to prehurricane levels. Habitat specialists are related to sites of well-preserved arboreal vegetation (Eisenberg 1989, Emmons 1990), and can tolerate secondary vegetation and crops if they are adjacent to forest habitat, but they cannot maintain healthy populations by exclusively using croplands or disturbed areas (Cuarón 2000). The strong decline of these species in our study after the disturbance corresponded to the slow recovery of vegetation and low posthurricane food productivity. In the short-term, flower and fruit development remained low. Of the 813 trees that we evaluated 15–18 mo after the hurricane, 45 percent showed structural damage to trunks and canopies. Despite this damage, 97 percent of individuals had new leaves and resprouts, but only 3.9 percent of individuals had flowers and fruits, and in small amounts (RBPJ, unpubl. data).

In our study, habitat generalists that are also omnivores are best adapted to changes in their habitat and were less affected with respect to their abundances than herbivores and specialists under the same conditions of disturbance. Under optimal conditions, specialists tend to outperform generalists, but generalists are usually favored when the environment is variable or unpredictable, for example, following disturbance and the alteration of

trophic networks (Manor & Saltz 2008). After a hurricane, generalists can access habitat types and food resources that are not as severely affected by the disturbance (McKinney & Lockwood 1999, Vázquez & Simberloff 2002).

Indeed, white-tailed deer response differed from that of the other generalist species, but it was the only strict browser–frugivore among these species. As with the other herbivores, it exhibited lower posthurricane RTAs that were related to the severity of damage to vegetation. Although this suggests that the species responded more strongly to changes in food availability than to other changes in the habitat, we cannot rule out that white-tailed deer might have moved to nearby LSF and savanna in search of shelter and food, as observed by Labisky *et al.* (1999) after hurricane Andrew (1992, Cat. 4). Such a change of habitat would explain the dramatic decrease in the track abundance of white-tailed deer in MSF where transects were located.

For purposes of conservation, herbivores and/or habitat specialists should receive special attention, due to their sensitivity to hurricane disturbance that makes them more prone to local extinction after strong hurricanes. Due to climate change, vulnerability could even increase as the frequency and intensity of hurricanes increases. In addition, herbivore species are among the most favored game species (they constitute about 62 percent of the harvested biomass in Petcacab; Ramírez-Barajas & Naranjo 2007); therefore, a synergistic effect may exist between hunting and the current disturbance, as has been observed between hunting and forest fragmentation (Peres 2001). Contrary to observations by Dixon (1991), however, in the northern Yucatan Peninsula where there was intensive hunting after Hurricane Gilberto, the community assembly of Petcacab forbade hunting as a measure to protect wildlife. We were able to corroborate compliance with this measure during the study. Damage imposed by the hurricane on the forest prevented this activity by rendering hunting grounds inaccessible.

RESISTANCE AND RESILIENCE OF SPECIES TO DISTURBANCE.—As the study area had not suffered a strong disturbance since Hurricane Gilbert in 1988, our prehurricane abundances represent the best available baseline to perform comparisons over time. It must be considered, however, that these prehurricane abundances are the result of a complex set of positive and negative conditions of wildlife (*e.g.*, habitat, hunting, logging), which are not evaluated in the present study.

Species recovery trends reflect their resilience to disturbance. In our study, recovery was strong for five species after the impact (recovery trend percentage; Table 3). Generally, herbivores display high sensitivity and low resilience to habitat stress, which Jernvall and Fortelius (2004) have defined as low-taxon resilience. Although the Central American agouti, paca and white-tailed deer exhibited a strong trend toward recovery, their posthurricane abundances were still well below prehurricane values (Fig. 1). These species can be considered as having low resistance (or highly sensitivity) and low resilience to a strong hurricane disturbance. Brocket deer was highly sensitive, but quite resilient with posthurricane abundances that were close to or very similar

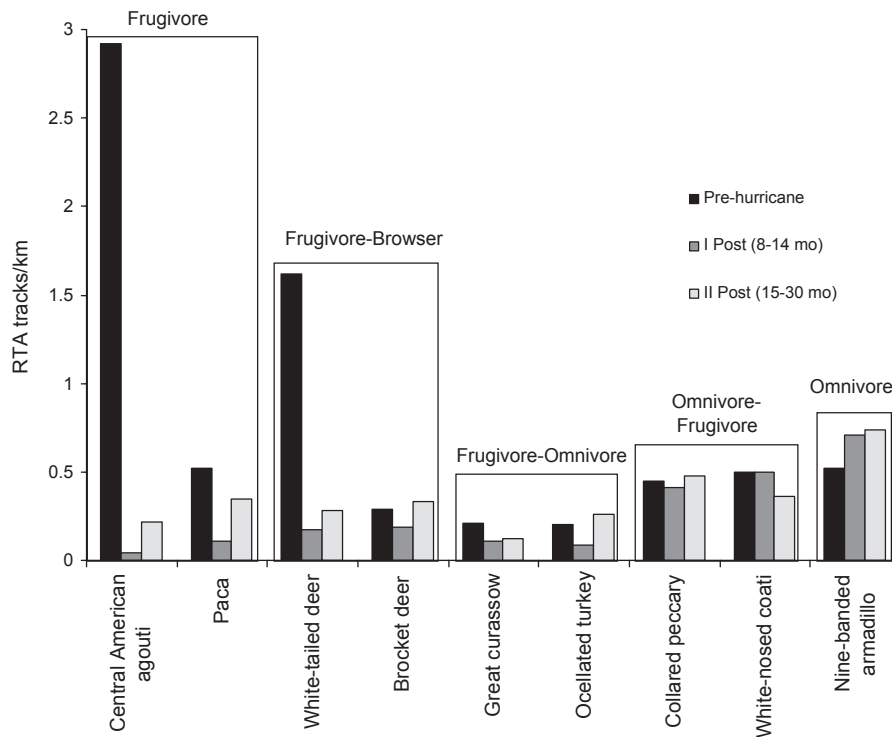


FIGURE 1. Posthurricane relative track abundance (RTA) trends of species in relation to prehurricane RTA.

to prehurricane values. Relatively rapid recovery by the brocket deer was the reason why no significant difference in pre- and posthurricane abundance was detected (Fig. 1, Tables 2 and 3). Unlike white-tailed deer, this species is a forest specialist that could take advantage of food recovery in form of sprouts in the MSF. Great Curassow was highly sensitive and nonresilient to disturbance after hurricane, as its abundance showed no signs of recovery. This response was likely due to higher habitat- and fruit-dependence (Martínez-Morales 1999, Bertsch & Barreto 2008), resulting in a higher risk for local populations (Fig. 2). An optimum level of resilience in species is given if the disturbance is less severe and key food resources are not damaged; therefore, the intrinsic resiliency of each species will be expressed differently in response to the intensity of the disturbance (Kanowski *et al.* 2008, Wilson *et al.* 2008).

The remaining species (white-nosed coati, collared peccary, nine-banded armadillo, and Ocellated Turkey) were resistant to hurricane disturbance. Moreover, armadillo and Ocellated Turkey even increased relative to their prehurricane abundance, whereas coati's RTA tended to decrease. With respect to Ocellated Turkey, it might simply have benefited from the clearing of forest, increases in food availability, and release from hunting pressure that is usually high on this species (Kampichler *et al.* 2010). The white-nosed coati was the only species with a negative (although not significant) trend toward the end of the posthurricane period; this response may reflect a recovery in the habitat that allowed groups to fusion (as supported by own observations) or fewer searches for food, causing less track detection. However, 30 mo

of hurricane recovery provide only initial insight into the trends in species abundances.

In the case of herbivores, resilience is based on the recovery of the structure and functioning of vegetation, but more immediately with the restoration of tree phenology. A greater frequency and intensity of hurricanes might adversely affect habitat recovery processes and cause population declines in vulnerable game species with low resistance and resilience. Initial recovery of tropical forest occurs within 2–6 yr, which includes the litter production, growth of stems, and recruitment (Imbert & Portecop 2008). However, the recovery of structure, composition, density, basal area, and phenology of trees to the predisturbance states can take longer periods of time, from 10 to 30 yr (Crow 1980, Weaver 1986).

The trend of recovery by functional groups shows a positive response of RTA for all groups. Groups that showed recovery trends were specialists and herbivores. In spite of this early recovery, posthurricane abundances were lower than prehurricane abundances. Omnivorous and generalist species that did not exhibit a well-defined trend suggest the best strategy against the hurricane. In the case of Ocellated Turkey, white-nosed coati, and collared peccary, which are all gregarious species, a negative effect should be complemented with direct observations to detect changes in group size. Changes in the abundance of species depend mainly on diet, habitat specificity, intrinsic resilience of the species, recovery of the forest, and restoration of food resources. The comparisons of functional groups helped to highlight species attributes that make them more vulnerable (or

resistant) and more (or less) resilient to hurricane disturbance. A greater frequency and intensity of hurricanes could affect recovery processes of habitat and cause population declines in vulnerable species with low resistance and resilience.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the community of Petcacab, especially Eulogio Cahulich, Elieser Sierra, and Vicente Chan for help during data collection. We are grateful to Alejandro Tuz and Margarito for their assistance in monitoring and sampling, to Holger Weissenberger for mapping support, to Bill Parsons for English editing, as well as to Salvador Mandujano, Héctor Hernández, and Kelly Marcella and three anonymous referees for helpful comments on this manuscript. Funding was provided by CONABIO-SPFEQROO, CONACYT, PROCYMAF, GEF COMPACT-Sian Ka'an, COQCYT, and a CONACYT-103627 PhD Scholarship to PJRB.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

FIGURE S1. Path of Hurricane Dean's eye on the Yucatan Peninsula and Petcacab community area.

Please note: Wiley-Blackwell is not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

LITERATURE CITED

- ARANDA, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. CONABIO-Instituto de Ecología, A. C. México.
- ARRIAGA, L., J. M. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ, AND E. LOA. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. CONABIO, México. Available at <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/terrestres.html> (accessed June 2010).
- BERTSCH, C., AND G. R. BARRETO. 2008. Diet of the yellow-knobbed curassow in the central Venezuelan llanos. *Wilson J. Ornith.* 120: 767–777.
- BODMER, R. E. 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forests. *Oecologia* 81: 547–550.
- BONNELL, T. R., R. REYNA-HURTADO, AND C. A. CHAPMAN. 2011. Post-logging recovery time is longer than expected in an East African tropical forest. *For. Ecol. Manag.* 261: 855–864.
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON, AND J. L. LAAKE. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr.* 72: 1–202.
- CARRILLO, E., G. WONG, AND A. D. CUARÓN. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conserv. Biol.* 14: 1580–1591.
- CONAFOR. 2011. México forestal. *Revista electrónica de la comisión nacional forestal*, p. 79. Available at <http://www.mexicoforestal.gob.mx/hemeroteca/etapa-2/numero-79#indice> (accessed February 2011).
- CROW, T. R. 1980. A rainforest chronicle: A 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12: 42–55.
- CUARÓN, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical Region: A modeling approach. *Conserv. Biol.* 14: 1676–1692.
- DEL HOYO, J. 1994. Family Cracidae (Chachalacas, Guans and Curassows). *In* J. del Hoyo, A. Elliott, and J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl*, pp. 310–363. Lynx Edicions, Barcelona.
- DIXON, D. 1991. Yucatan after the wind: Human and environmental impact of Hurricane Gilbert in the Central and Eastern Yucatan Peninsula. *Geojournal* 23: 337–345.
- DUBOST, G., AND O. HENRY. 2006. Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. *J. Trop. Ecol.* 22: 641–651.
- DUNN, O. J. 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6: 241–252.
- EISENBERG, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: The northern Neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana, Vol. 1.* University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- EMMONS, L. 1990. *Neotropical rainforest mammals.* University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- EMANUEL, K. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686–688.
- ENGEMAN, R. M. 2005. Indexing principles and a widely applicable paradigm for indexing animal populations. *Wildl. Res.* 32: 203–210.
- FAGAN, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am. Nat.* 150: 554–567.
- HOGAN, B. E. 2008. *Structure of a lowland neotropical galliform bird guild.* MSc thesis, University of Florida.
- IMBERT, D., AND J. PORTECOR. 2008. Hurricane disturbance and forest resilience: Assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *For. Ecol. Manag.* 255: 3494–3501.
- JERNVALL, J., AND M. FORTELIUS. 2004. Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: Site occupancy and taxon resilience. *Am. Nat.* 164: 614–624.
- JORGENSON, J. P. 1995. Maya subsistence hunters in Quintana Roo, Mexico. *Oryx* 29: 49–57.
- KAMPICHLER, C., S. CALMÉ, H. WEISSENBERGER, AND S. L. ARRIAGA-WEISS. 2010. Indication of a species in an extinction vortex: The ocellated turkey on the Yucatan peninsula, Mexico. *Acta Oecol.* 36: 561–568.
- KANOWSKI, J., J. WINTER, AND C. P. CATTERALL. 2008. Impacts of Cyclone Larry on arboreal folivorous marsupials endemic to upland rainforests of the Atherton Tableland, Australia. *Austral. Ecol.* 33: 541–548.
- KAWABATA, Z. 2002. Food web dynamics in spatial heterogeneity under multiple disturbances. *Ecol. Res.* 17: 133.
- KIKIRA, J. M., N. FARWING, AND K. BÖNHING-GAESE. 2008. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded Afrotropical tree. *Conserv. Biol.* 22: 318–328.
- KREBS, C. J. 2006. *Mammals.* *In* W. J. Sutherland (Ed.). *Ecological census techniques: A handbook*, pp. 351–410. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- LABISKY, R. F., K. E. MILLER, AND C. S. HARTLESS. 1999. Effect of hurricane Andrew on survival and movements of white-tailed deer in the Everglades. *J. Wildl. Manage.* 63: 872–879.
- LUGO, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: An international review. *Austral. Ecol.* 33: 368–398.
- LYRA-JORGE, M. C., G. CIOCHETTI, V. R. PIVELLO, AND S. T. MEIRELLES. 2008. Comparing methods for sampling large- and medium-sized mammals: Camera traps and track plots. *Eur. J. Wildl. Res.* 54: 739–744.
- MACKENZIE, R. J., C. P. PAUKERT, B. K. SANDERCOCK, AND P. S. GIPSON. 2011. Factors affecting detectability of river otters during sign surveys. *J. Wildl. Manage.* 75: 144–150.
- MCKINNEY, M. L., AND J. L. LOCKWOOD. 1999. Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14: 450–453.
- MANDUJANO, S., AND L. E. MARTÍNEZ-ROMERO. 2002. *Pecari tajacu sonorensis* (Mearns 1897). *Pecari de collar.* *In* A. F. Noguera, R. J. Vega,

- A. A. García, and A. M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 411–413. Instituto de Biología, UNAM, México.
- MANOR, R., AND D. SALTZ. 2008. Conservation implications of competition between generalist and specialist rodents in Mediterranean afforested landscape. *Biodivers. Conserv.* 17: 2513–2523.
- MARTÍNEZ-MORALES, M. A. 1999. Conservation status and habitat preferences of the Cozumel curassow. *Condor* 101: 14–20.
- MATYAS, C. J., L. FERNÁNDEZ-SALVADOR, AND S. CALMÉ. 2007. Tree damage in Quintana Roo, Mexico caused by hurricane Dean (2007). 28th Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology. University of Florida, Gainesville, Florida. Available at http://ams.confex.com/ams/28Hurricanes/techprogram/paper_137940.htm (accessed May 2009).
- MILLER, F., F. THOMALLA, T. DOWNING, AND M. CHADWICK. 2006. Resilient ecosystems, healthy communities: Human health and sustainable ecosystems after the December 2004 tsunami. *Oceanography* 19: 50–51.
- MIRANDA, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In E. Beltran (Ed.). *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*, Tomo II, pp. 215–271. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables México, México.
- ORELLANA, L. R., C. ESPADAS, C. CONDE, AND C. GARCÍA. 2009. Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- PAVELKA, M. S., O. T. BRUSSELEERS, D. NOWAK, AND A. M. BEHIE. 2003. Population reduction and social disorganisation in *Alouatta pigra* following a hurricane. *Int. J. Primatol.* 24: 1037–1055.
- PAVELKA, M. S. M., AND A. M. BEHIE. 2005. The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Alouatta pigra*) in Southern Belize. *Biotropica* 37: 102–108.
- PERES, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv. Biol.* 15: 1490–1505.
- PIMM, S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321–326.
- PORTER, W. F. 1994. Family Meleagrididae (Turkeys). In J. del Hoyo, A. Elliott, and J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the birds of the world*, Vol. 2. New World vultures to guineafowl, pp. 364–375. Lynx Edicions, Barcelona.
- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., N. TORRESCANO-VALLE, A. TECPA-JIMÉNEZ, AND J. VÁZQUEZ. 2001. Importancia y uso del entorno natural en una comunidad indígena maya Petcacab, Quintana Roo, México. *TIP Rev. Esp. Cienc. Quím. Biol.* 4: 61–71.
- RAMÍREZ-BARAJAS, P. J., AND E. NARANJO. 2007. La cacería de subsistencia en una comunidad de la Zona Maya, Quintana Roo, México. *Etnobiología* 5: 65–85.
- RATHCKE, B. J. 2000. Hurricane causes resource and pollination limitation of fruit set in a bird-pollinated shrub. *Ecology* 81: 1951–1958.
- ROBERTS, N. J. 2011. Investigation into survey techniques of large mammals: Surveyor competence and camera-trapping vs. transect-sampling. *Bio-sci. Horizons* 4: 40–49.
- ROBINSON, J. G., AND K. H. REDFORD. 1986. Body size, diet and population density of neotropical forest mammals. *Am. Nat.* 128: 665–680.
- ROYLE, J. A., AND J. D. NICHOLS. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84: 777–790.
- SÁNCHEZ-SÁNCHEZ, S. O., AND G. ISLEBE. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecol. Biogeogr.* 8: 29–38.
- SÁNCHEZ-SÁNCHEZ, S. O., AND G. ISLEBE. 2002. Tropical forest communities of southeastern Mexico. *Plant Ecol.* 158: 183–200.
- SCHOWALTER, T. D., AND L. M. GANIO. 1999. Invertebrate communities in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following Hurricane Hugo. *Ecol. Entomol.* 24: 191–201.
- SILVEIRA, L., A. T. A. JÁCOMO, AND J. A. F. DINIZ-FILHO. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: A comparative evaluation. *Biol. Conserv.* 114: 351–355.
- SUPERINA, M., F. FERNÁNDEZ CAMPÓN, E. L. STEVANI, AND R. CARRARA. 2009. Summer diet of the pichi *Zaedyus pichiy* (Xenarthra: Dasypodidae) in Mendoza Province, Argentina. *J. Arid Environ.* 73: 683–686.
- TANNER, E. V. J., V. KAPOŠ, AND J. R. HEALEY. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica* 23: 513–521.
- TEJEDA-CRUZ, C., AND W. J. SUTHERLAND. 2005. Cloud forest bird response to unusually severe storm damage. *Biotropica* 37: 88–95.
- TERBORG, J., S. K. ROBINSON, T. A. PARKER III, C. A. MUNN, AND N. PIERPONT. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213–238.
- TIMOTHY, C. M., AND J. S. DENSLÖW. 1985. Neotropical avian frugivores: Patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornith. Monogr.* 36: 865–897.
- ÚRQUIZA-HAAS, T., C. A. PERES, AND P. M. DOLLMAN. 2010. Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan, Peninsula, Mexico. *Anim. Cons.* 14: 271–282.
- VALENZUELA, D. G. 2002. *Nasua narica* (Merriam 1902). Tejón, coatí. In A. F. Noguera, R. J. Vega, A. A. García, and A. M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 407–410. Instituto de Biología, UNAM, México.
- VÁZQUEZ, D. P., AND D. SIMBERLOFF. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: Conjectures and refutations. *Am. Nat.* 159: 606–623.
- VETTER, D., M. M. HANSBAUER, Z. VÉGVÁRI, AND I. STORCH. 2011. Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: A quantitative review. *Ecography* 34: 1–8.
- WEAVER, P. L. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean J. Sci.* 22: 53–70.
- WEBER, M. 2008. Un especialista, un generalista y un oportunista: Uso de tipos de vegetación por tres especies de venados en Calakmul, Campeche. In C. Lorenzo, E. Medinilla, and J. Ortega (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones especiales, Vol. II, pp. 483–496. AMMAC-ECOSUR.
- WEBER, M., P. C. DE GRAMMONT, AND A. D. CUARÓN. 2008. *Mazama pandora*. In IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. Available at www.iucnredlist.org (accessed June 2009).
- WEBER, M., AND R. MEDELLIN. 2010. Yucatan brown brocket deer *Mazama pandora* (Merriam 1901). In J. M. B. Duarte and S. González (Eds.). *Neotropical cervidology: Biology and medicine of Latin American deer*, pp. 211–216. IUCN/FUNEP, Gland.
- WEBSTER, P. J., G. J. HOLLAND, J. A. CURRY, AND H.-R. CHANG. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309: 1844.
- WILSON, G. J., AND R. J. DELAHAY. 2001. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildl. Res.* 28: 151–164.
- WILSON, R. F., M. GOOSEM, AND G. WILSON. 2008. Resilience of arboreal folivores to habitat damage by a severe tropical cyclone. *Austral. Ecol.* 33: 573–579.
- WUNDERLE, M. JR., D. J. LODGE, AND R. B. WAIDE. 1992. Short-term effects of hurricane Gilbert on terrestrial bird populations on Jamaica. *Auk* 109: 148–166.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- ZIMMERMAN, J. K., M. R. WILLIG, L. R. WALKER, AND W. L. SILVER. 1996. Introduction: Disturbance and Caribbean ecosystems. *Biotropica* 28: 414–423.